

# INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS

# PADRÕES DA ÁREA DO XILEMA ATIVO EM ESPÉCIES FLORESTAIS AMAZÔNICAS NA REGIÃO DE MANAUS (AM)

Luiza Maria Teóphilo Aparecido

MANAUS, AMAZONAS MARÇO, 2014

# INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS

# PADRÕES DA ÁREA DO XILEMA ATIVO EM ESPÉCIES FLORESTAIS AMAZÔNICAS NA REGIÃO DE MANAUS (AM)

**ORIENTADOR: Dr. Joaquim dos Santos (INPA)** 

CO-ORIENTADOR: Dr. Norbert Kunert (MPI-BGC)

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) como parte dos requisitos para obtenção do titulo de Mestre em Ciências de Florestas Tropicais, área de concentração em Manejo Florestal.

Manaus, Amazonas

Março, 2014



Ministério da Ciência, Tecnologia e Inovação Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais

#### PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS

#### DEFESA PÚBLICA DISSERTAÇÃO / PPG-CFT - INPA

Ata da Defesa Pública da Dissertação de Mestrado de LUIZA MARIA TEOPHILO APARECIDO aluno (a) do Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS, realizada no dia 11 de março de 2014.

Aos onze dias do mês de março de 2014, às 09h00min, na Sala de Aula do Programa de PG em Ciências de Florestas Tropicais, PPG-CFT, Campus III, INPA-V8, realizou-se a Defesa Pública da Dissertação de Mestrado intitulada: **"PADRÕES DO FLUXO DE SEIVA EM ESPÉCIES FLORESTAIS AMAZÔNICAS NA REGIÃO DE MANAUS (AM)"**, em conformidade com o Artigo 68 do Regimento Interno do PPG-CFT e Artigo 52 do Regimento Geral da Pós-Graduação do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (MCTI-INPA) como parte final de seu trabalho para a obtenção do título de **MESTRE EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS**, área de concentração em **Manejo Florestal**. A Banca Examinadora foi constituída pelos seguintes professores doutores: SEBASTIÃO DO AMARAL MACHADO (UFPR), PLINIO BARBOSA DE CAMARGO (USP/ESALq) e RICARDO ANTONIO MARENCO MENDOZA (INPA). O (a) Presidente da Banca Examinadora, Dr. Joaquim dos Santos (orientador-INPA), deu início à sessão convidando os senhores membros e o(a) Mestrando(a) a tomarem seus lugares e informou sobre os procedimentos a serem observados para o prosseguimento do exame. A palavra foi, então, facultada ao (à) Mestrando(a) que apresentou uma síntese do seu estudo e respondeu às perguntas formuladas pelos membros da Banca Examinadora. Depois da apresentação e argüição, a referida Banca Examinadora se reuniu e decidiu por *M PROVA R* 

A sessão foi encerrada às <u>// !</u>e, para constar eu, Valdecira Azevedo, Secretária do PPG-CFT lavrei a presente Ata, que depois de lida e aprovada foi assinada pelo Presidente e membros da Banca Examinadora. Em Manaus (AM), 11 de março de 2014.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. : SEBASTIÃO DO AMARAL MACHADO

Prof. Dr. PLINIO BARBOSA DE CAMARGO

Prof. Dr. RICARDO ANTONIO MARENCO MENDOZA

Prof. Dr. Joaquim dos Santos (Presidente da Banca)

V. thus

Prof.Dr. Nobert Kunert (Co-orientadora)

Dr. José Francisco de C. Goncalves Coordenador do PPG-CFT



INPA INPA INTITO RACIONAL DE PROJUNAS DA ARCAPOLE Av. André Araújo, 2936 - Aleixo CEP: 69.060-010 - Manaus, AM, Brasil Fone/Fax: +55(92)3643-1838 www.cft.inpa.gov.br - email: cft@inpa.gov.br



A639 Aparecido, Luiza Maria Teóphilo Padrões da área do xilema ativo em espécies florestais amazônicas na região de Manaus (AM) / Luiza Maria Teóphilo Aparecido. --- Manaus: [s.n.], 2014. xvii, 120 f. : il. color.
Dissertação (Mestrado) --- INPA, Manaus, 2014. Orientador : Joaquim dos Santos. Coorientador : Norbert Kunert. Área de concentração : Manejo Florestal.
1. Ecofisiologia florestal. 2. Palmeiras. 3. Área do xilema. I. Título.

#### SINOPSE:

Estudou-se a variação das dimensões da área do xilema ativo e condutividade hidráulica em diferentes espécies arbóreas e uma espécie de palmeira em uma área de floresta amazônica primária. Esta variação apresentada por estas variáveis foram explicadas ao analisar dimensões das árvores (biometria), anatomia da madeira e ecologia sucessional.

Palavras-chave: Árvores, relações hidricas, madeira, manejo florestal.

Dedico aos meus pais que, alem de mentores, são **meus melhores amigos.** Às **florestas**, que permitiram entrar em seu domínio e observar seus mistérios.

## AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a Deus e Maria por me acompanharem diariamente em todos os passos dados em minha vida. Nada seria possível sem fé e esperança.

Aos meus pais, Maria Inês da Silva e João Batista Aparecido, pelo apoio e amor incondicional que depositam em mim. Sabiam que eu estaria longe e trabalhando em um ambiente considerado perigoso, mas sempre me disseram para seguir minha paixão, custe o que custar. Ao meu irmão André Luiz, que alem de achar tudo muito interessante o que eu estudo e trabalho, me deu em 2013 mais uma alegria de viver: minha sobrinha Gabriela.

Ao meu melhor amigo e companheiro de vida, Pedro Risso, pela paciência e acompanhamento a distância nestes dois anos de mestrado. A saudade foi intensa, mas sua admiração e credibilidade em mim nos uniram mais ainda. Obrigada por acalmar meu coração em momentos de angústia e vibrar comigo em momentos de alegria!

A CAPES, pela bolsa cedida, que auxiliou na permanência em Manaus (AM). Sem este auxilio provavelmente este mestrado não teria sido finalizado.

Ao INPA, pela infraestrutura, pesquisadores, coordenadores, secretárias, zeladores, técnicos de laboratório, técnicos de campo e motoristas. Não há do que reclamar. Tudo o que precisei, tive em mãos. Muito obrigada por ter sido tão bem acolhida!

Aos meus orientadores, Niro Higuchi e Joaquim dos Santos, pela tutoria. Meu amadurecimento acadêmico e agregação de conhecimento florestal se devem a vocês. Obrigada pela paciência, persistência na realização de seminários e auxílio em atividades de campo e cursos, cafezinhos da tarde, caronas, etc. etc. etc. Mas, principalmente por estarem presentes e ajudando sempre que precisei. Hoje me sinto uma nova pessoa graças a vocês!

Ao meu co-orientador, Nobby (Norbert Kunert), "my german big brother". Não há palavras suficientes para dizer o quanto você foi importante para esse mestrado e dissertação. Além de ter me dado uma perspectiva sobre pesquisa muito diferente do que era acostumada, você me apresentou as maravilhas da ecohidrologia/ecofisiologia. Espero ter sido uma aluna a sua altura e que eu não lhe tenha decepcionado muito. Ainda há muito que aprender, mas você me ensinou muito e ajudou a trilhar meu caminho. Muitíssimo obrigada!

Aos meus colegas de ZF-2 e LMF (Laboratório de Manejo Florestal). São tantas pessoas, que chega a ser difícil citar todos. Mas, quem conhece ou já fez parte ou faz parte

dessa FAMÍLIA, sabem que são. Agradeço pelos momentos de descontração e troca de ideias e informações. Contem comigo para o que precisarem!

Ao Laboratório de Anatomia da Madeira/INPA (Jorge, Francisco e Adenauer) e Laboratório de Engenharia de Artefatos de Madeira/INPA (Claudete e Jair), que alem de cederem um espaço para mim na serraria e também na xiloteca, me auxiliaram em todas as dúvidas que tive e também em procedimentos que eu não sabia que precisava. A sabedoria e solidariedade de vocês foram extremas e por isso eu agradeço. Obrigada!

Aos meus companheiros de casa (moradores e agregados: Sabrina, Bianca, Eliane, Marina, Rafu, Larissa, Alice, Gabriel McCrate, Diogo e Piaba), vocês foram meus anjos aqui em Manaus. Sem vocês minha estadia aqui teria sido muito difícil. Agradecerei eternamente pela companhia e amizade de vocês! Sei que poderei contar com cada um de vocês sempre.

Aos meus colegas de mestrado (turma CFT-2012), obrigada pela companhia nestes dois anos. Cada um possui alguma contribuição com esta dissertação.

Aos meus amigos e colegas de Ilha Solteira (SP) e Curitiba (PR), que apesar da distância física e também de contato, sempre que puderam me mandaram mensagens de apoio e admiração. Este mestrado também é de vocês.

# **MUITO OBRIGADA!**

"The clearest way into the Universe is through a forest wilderness."

-John Muir

## **RESUMO**

Processos hidrológicos em povoamentos florestais são influenciados, principalmente, pelas espécies vegetais ocorrentes e suas características fisiológicas. Padrões de uso de água distintos de determinadas espécies podem levar a uma limitação de práticas de manejo florestal. A maioria dos estudos realizados em florestas tropicais sobre padrões hidráulicos das plantas foram conduzidos fora do Brasil. Com isto, o objetivo desta dissertação foi determinar padrões da área do xilema ativo, por meio de imersões em corante, de espécies florestais próximas à cidade de Manaus- Amazonas. Os dados da área do xilema ativo foram relacionados à ecologia de espécies arbóreas e indivíduos da palmeira açaí (Euterpe precatoria) coletados, à anatomia da madeira, diâmetro a altura do peito (DAP), altura total e volume. Modelos alométricos foram aplicados para a estimativa da área do xilema ativo. Outra seção desta dissertação focou na análise da condutividade hidráulica (Ks) em diferentes alturas de palmeiras açaí e entre diferentes espécies arbóreas. E finalmente, comparar os resultados de ambos os grupos funcionais. Dados foram coletados na estação experimental ZF-2 em uma área de aproximadamente 6 ha situada no km 18 da estrada vicinal. 34 árvores foram escolhidas aleatoriamente. Altura total foi mensurada após a derrubada. Seções das árvores amostradas foram levadas para o laboratório onde foram imersas em uma solução corante de indigo carmine até que a coloração fosse observada na face superior da tora. Assumiu-se que a parte colorida de azul na seção transversal correspondia à área do xilema ativo e com isto foi medida juntamente com o diâmetro do indivíduo. Espécies foram identificadas através dos atributos anatômicos da madeira. Diâmetro, frequência e comprimento de elemento de vaso foram mensurados em um laboratório especializado. Padrões da área condutiva se diferenciaram entre e dentro das espécies, apesar de todas serem de porosidade difusa. O modelo alométrico foi desenvolvido por meio de regressões lineares e não-lineares. O melhor ajuste e relação foi obtido entre área do xilema ativo e DAP com modelo não-linear. O pior ajuste e relação foram obtidos com a variável frequência de vaso, que não apresentou relação ou influência aparente sobre área do xilema ativo. Os ajustes não apresentaram elevados parâmetros estatísticos, mas com exceção de diâmetro e frequência de vaso, todas as correlações foram positivas e conclusivas. Estes baixos parâmetros estatísticos podem ser explicados por determinadas características das espécies, microclima e fatores ecológicos. Ks entre as árvores amostradas foi bastante distinta com valores variando entre 0,09 e 24 kg m<sup>-1</sup>s MPa<sup>-1</sup>. Estas diferenças também foram explicadas por meio da autoecologia das espécies e microclima. Dez palmeiras açaí foram coletadas próximas à área de estudo das árvores e foram submetidas ao mesmo processo de coloração e análise anatômica da madeira. As palmeiras apresentaram área do xilema ativo com padrões similares entre e dentro das espécies. Ks foi diferente nas alturas analisadas. Ks na base da copa foi mais elevada do que na base do fuste, devido à alta frequência de vasos presentes na seção transversal e área do xilema ativa reduzida presente nesta altura. As palmeiras também apresentaram uma relação positiva com DAP. Ao comparar árvores com palmeiras, observou-se que árvores e palmeiras compartilham a mesma relação positiva com DAP, porém apresentam diferentes padrões de área condutiva e valores de Ks. Com isto, este estudo mostrou como espécies apresentam características diferentes que podem influenciar transporte de água, mas possuem variáveis em comum que contribuem com o equilibro do ecossistema em que vivem e podem também auxiliar na estimativa de transpiração florestal do povoamento.

**Palavras-chave:** *área do xilema ativo; ecofisiologia florestal; modelo alométrico; palmeiras; árvores amazônicas; anatomia da madeira; condutividade hidráulica.* 

## ABSTRACT

Hydrological processes in forest stands are mainly influenced by the stand forming plant species and their physiological characteristics. Distinct water use patterns of certain species can lead to limitation in forest management practices. Most tropical studies determining the water use pattern of forest plant species were conducted almost exclusively outside Brazil. Thus, the purpose of this thesis was to obtain sapwood area patterns through dye immersions in forest species near the city of Manaus – Amazonas. The data of sap wood area was associated with the ecology of the collected tree species and acai palm individuals (Euterpe precatoria), wood anatomy, diameter at breast height (DBH), height and volume. Allometric models to determine sapwood area were applied. Another section of this thesis focused on analyzing hydraulic conductivity at different heights of acai palms and hydraulic conductivity between different tree species. Finally, compare results obtained between trees and palms. Data were collected at the ZF-2 experimental field site on km 18 of the vicinal road. 34 sample trees were chosen randomly in an area of approximately 6 ha. Tree height was measured after cutting the tree. Stem sections of the harvested trees were taken to the laboratory to be immersed in indigo carmine dye solution until coloring was apparent on the upper side of the log. The colored cross section was assumed to be the conducting tissue of the sapwood and was measured along with diameter. Species were identified through anatomical wood characteristics. Vessel diameter, frequency and length were measured in a specialized wood laboratory. Sapwood patterns differed between and within species although all were diffuse porous. The allometric model was obtained through linear and non-linear regressions. The best relationship and model fit was obtained between sapwood area and DBH with a non-linear model. The null relationship and worse model fil was with vessel frequency that didn't present any apparent influence over sapwood area. Model fits didn't present high statistical parameters, but excluding vessel diameter and frequency, all relationships were positive and conclusive. These low statistical parameters can be explained through certain species characteristics, microclimate and ecological factors. Hydraulic conductivity between the sampled trees was very distinct with values varying from 0.09 to 24 kg m<sup>-1</sup>s MPa<sup>-1</sup>. These differences were also explained through species autoecology and microclimate. Ten açai palms were collected near the same study area as trees and were submitted to the same coloring process and wood anatomy analysis. Palms presented same sapwood pattern within and between species. Hydraulic conductivity was different in the heights analyzed. Hydraulic conductivity in the base of the crown was higher than in the base of the trunk, due to the high density of vessels in a small cross-section or sapwood area in this height. Palm trees also presented a positive relationship with DBH. When comparing trees and palms, we observed that trees and palms share the positive relationship with DBH, but presented different sapwood patterns and hydraulic conductivity values. Thus, this study showed how species present different characteristics that can influence water transport, but have common variables that can maintain the ecosystem balance they grow and assist in the estimation of forest stand transpiration.

**Keywords:** Sapwood area; forest ecophysiology; allometric model; palms; amazon trees; wood anatomy; hydraulic conductivity.

# SUMÁRIO

RESUMOviii
ABSTRACTix
SUMÁRIOx
LISTA DE TABELASxiii
LISTA DE FIGURASxv
1. INTRODUÇÃO1
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA4
2.1. Água e seu transporte pelo vegetal4
2.2. Anatomia do lenho5
2.3. Área do xilema ativo e sua determinação7
2.4. Condutividade hidráulica10
3. OBJETIVOS13
3.1. Objetivo Geral
3.2. Objetivos Específicos13
4. MATERIAL E MÉTODOS14
4.1. ÁRVORES14
4.1.1. Área de estudo14
4.1.2. Seleção, medição e corte dos indivíduos16
4.1.3. Aplicação do corante
4.1.4. Análise das seções20

4.1.5.	Anatomia da madeira21
4.1.6.	Condutividade hidráulica em árvores27
4.1.7.	Modelagem alométrica das árvores
4.1.8.	Análise Estatística (Árvores)
4.2. PA	LMEIRAS
4.2.1.	Área de estudo e coleta de indivíduos
4.2.2.	Determinação da área do xilema ativo e análise anatômica32
4.2.3.	Condutividade hidráulica de palmeiras33
4.2.4.	Análise estatística (Palmeiras)33
4.3. Co	mparação entre árvores e palmeiras33
5. RESUL	
5.1. Áre	ea do Xilema ativo: ÁRVORES
5.1.1.	Descrição dos dados34
5.1.2.	Equações Alométricas
5.1.3.	Variáveis Biométricas para estimativa de área condutiva40
5.1.4.	Anatomia da Madeira43
5.2. Co	ndutividade Hidráulica: ÁRVORES48
5.2.1.	Condutividade hidráulica e Variáveis biométricas e anatômicas48
5.3. Gê	nero <i>Eschweillera</i> 51
5.3.1.	Descrição dos dados51
5.4. Áre	ea do Xilema Ativo: PALMEIRAS56
5.4.1.	Descrição dos Dados56
	xi

	5.4.2.	Comparação com outras espécies	57
	5.4.3.	Variáveis Biométricas e Anatômicas relacionadas à Área do xilema ativo	60
	5.5. Cor	ndutividade Hidráulica: PALMEIRAS	63
	5.5.1.	Descrição dos dados	63
	5.5.2.	Ks e Variáveis Biométricas e Anatômicas	64
6.	DISCUS	SSÕES	69
	6.1. Áre	a do Xilema Ativo: ÁRVORES	69
	6.1.1.	Variáveis Biométricas para estimativa de área condutiva	69
	6.1.2.	Anatomia da Madeira	74
	6.2. Cor	ndutividade Hidráulica: ÁRVORES	75
	6.2.1. V	ariáveis biométricas	75
	6.2.2.	Variáveis anatômicas	76
	6.3. Gêr	nero Eschweillera	77
	6.4. Áre	a do Xilema Ativo: PALMEIRAS	78
	6.5. Cor	ndutividade Hidráulica: PALMEIRAS	79
	6.5.1.	Diâmetro e Área do Xilema Ativo	80
	6.5.2.	Altura total	80
	6.5.3.	Variáveis anatômicas	81
	6.6. Cor	nparação entre árvores e palmeiras	81
7.	SÍNTES	E DOS RESULTADOS	83
8.	CONCL	USÃO	85
9.	REFER	ÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	86
			xii

## LISTA DE TABELAS

Tabela	1.	Indivíduos	utilizados	neste	estudo	e	suas	referentes	dimensões	e	classificações
botânic	as.			•••••		••••				••••	17

 Tabela 6. Lista de espécies com amostras de seções da base da copa e suas respectivas

 dimensões.

 41

Tabela 8. Descrição das variáveis biométricas e anatômicas dos indivíduos pertencentes ao<br/>gênero *Eschweillera*.52

Tabela 11. Detalhamento das características biométricas das palmeiras açaí amostradas......56

Tabela 12. Parâmetros estatísticos obtidos por meio do ajuste de modelos lineares e nãolineares para palmeiras. Significância representada por \* (p<0,05); \*\* (p<0,01); \*\*\* (p<0,01); 0,001) e *ns* para não significativo (p>0,05)......60

Tabela 13. Lista dos resultados de condutividade hidráulica (Ks) e suas respectivas áreas condutivas e diâmetro de vaso. Observação: (■) Máximo; (■) Mínimo......63

# LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Coloração utilizando ácido fuchsin. Barra= 5 mm. A) Seção 10 cm acima da introdução
do corante; B) Aproximação da mesma seção. Barra= 1 mm. FONTE: UMEBAYASHI et al.,
2007. C) Seção mostrando os vasos de condução tingidos pelo corante. Barra= 50 µm. FONTE:
SANO et al., 2005
Figura 2. Localização da área de estudo14
Figura 3. Precipitação e temperatura média mensal durante 13 anos de medições na área de
estudo. Adaptado: Kunert <i>et al.</i> em processo de escrita15
Figura 4. Seções das árvores amostradas imersas na solução de corante
Figura 5. Frasco de indigo carmine
Figura 6. Representação das medições realizadas em cada seção
Figura 7. Preparação dos corpos-de-prova das 34 árvores amostradas
Figura 8. Diferença de exsudatos encontrados em diferentes espécies do estudo. A) Seiva; B)
Látex; C) Resina
Figura 9. Visão macroscópica no aumento 10x dos poros de alguns indivíduos amostrados. A)
Cecropia sciadophylla Mart. (nº. 1); B) Virola calophylla (Spruce) Warb. (nº. 6); C) Protium
heptaphyllum (Aubl.) March. (n°. 8); D) Ocotea neesiana (Miq.) Kosterm. (n°. 15); E)
Eschweilera wachenheimii Sandwith (nº. 16); F) Gustavia speciosa (Kunth) DC. (nº. 21); G)
Byrsonima crispa A. Juss (nº. 24); H) Pouteria caimito Radlk. (nº. 30); I) Micrandropsis
scleroxylon W. Rodr. (nº. 34)
Figura 10. Etapas do processo de confecção de lâminas histológicas. A) Branqueamento dos
cortes histológicos. B) Coloração dos cortes utilizando solução corante safranina. C) Fechamento
das lâminas. D) Medição de diâmetro e frequência de vaso utilizando o aparelho projetor
Figura 11. Disposição (A) e detalhamento (B) de feixes vasculares da base do indivíduo nº. 23 de
Euterpe precatoria Mart. das amostras coletadas. FONTE: Arquivo pessoal

Figura 13. Árvores amostradas após imersão no corante mostrando claramente a área onde o
xilema é ativo. A) Eschweillera wachenheimmii (nº 2; seção mais abaixo na figura) e Cecropia
sciadophylla (nº 4 e 5; outras duas seções na figura). B) Sclerolobium chrysophyllum (nº 23, DAP
e copa; seções inferiores na figura) e Eschweilera wachenheimii (nº 16, acima na figura). C)
Seções do DAP e copa de <i>Protium heptaphyllum</i> (nº 8)
Figure 14 Perresentação de curve ejustade do modelo não linear para área do vileme etivo
utilizando o voriável DAR
utilizando a variavel DAF
Figura 15. Representação da curva ajustada com o modelo não-linear para a estimativa da área do
xilema ativo com a variável diâmetro da base da copa
Figura 16 Representação da curva do modelo não linear ajustada para área do vilema ativo
utilizando a variável altura total
Figura 17. Representação da curva ajustada do modelo não-linear para área do xilema ativo
utilizando a variável volume
Figura 18 Representação percentual da classificação diamétrica dos vasos das árvores
amostradas
Figura 19. Representação da curva ajustada do modelo não-linear para área do xilema ativo
utilizando a variável diâmetro de vaso
Figura 20 Representação percentual da classificação do comprimento dos elementos de vaso das
árvores amostradas
Figura 21. Representação da curva ajustada do modelo não-linear para área do xilema ativo
utilizando a variável comprimento do elemento de vaso
Figura 22 Representação percentual da classificação da frequência de vasos das árvores
amostradas 47
Figura 23. Representação da curva ajustada do modelo linear para área do xilema ativo utilizando
a variável frequência de vaso
Figura 24. Valores de condutividade hidráulica (Ks) para cada um dos 34 indivíduos arbóreos
amostrados (eixo x= número designado a cada indivíduo)

Figura 31. Gráfico de barras representando os valores de Ks para base e copa...... 64

# 1. INTRODUÇÃO

Diferenças entre espécies de árvores e sua fisiologia já foram reconhecidas como as características que mais influenciam os impactos hidrológicos de povoamentos florestais (DIJK & KEENAN, 2007; BIGELOW, 2001; BRUIJNZEEL, 1997; GEBAUER *et al.*, 2008). Isto contrasta com estudos que mostram que o uso da água em indivíduos ou povoamentos é predominantemente influenciado pela altura da árvore e estrutura de florestas maduras (MEINZER *et al.*, 2001; MEINZER *et al.*, 2005; MCJANNET *et al.*, 2007).

Um padrão presente em todas as plantas lenhosas é aquele referente à trajetória da água, também conhecido como padrões do uso de água. Estes padrões podem ser baseados em variáveis relacionadas à condução de água no fuste da planta, como área do xilema ativo e condutividade hidráulica. Ao se comparar árvores e outras plantas lenhosas, como palmeiras, espera-se que estas apresentem padrões similares de área condutiva e condutividade hidráulica em relação ao tamanho do indivíduo, independentemente da espécie passar por alguma limitação biofísica fixa (MEINZER *et al.*, 2005; ANDRADE *et al.*, 2005).

Árvores e palmeiras coexistem em equilíbrio em florestas tropicais, sendo que palmeiras possuem um padrão de hiperdominância na floresta amazônica brasileira, como a espécie *Euterpe precatoria* (STEEGE *et al.*, 2013). Porém, árvores e palmeiras são pertencentes a grupos funcionais distintos, ou seja, dividem o mesmo habitat com diferenças significativas em sua anatomia do lenho, morfologia e fisiologia. Estas diferenças resultam em diferentes padrões de uso de água. A combinação das características exclusivas destes grupos funcionais e seus padrões de uso de água mantém o equilíbrio do povoamento florestal ao contribuírem com a interação solo-planta- atmosfera através da absorção da água pelas raízes e subsequente transpiração pelas folhas (PIMENTEL, 2004).

A área do xilema ativo pode ser modelada ao relacionar variáveis específicas de cada indivíduo, podendo posteriormente auxiliar na estimativa da transpiração de uma única árvore ou de uma floresta inteira (WULLSCHLEGER *et al.*, 1998; ENQUIST, 2002; WEST *et al.*, 1999; ČERMAK *et al.*, 2004; OREN *et al.*, 1998). Além do tamanho, diferenças anatômicas no lenho, ecologia da espécie, microclima e idade do indivíduo são fatores que afetam diretamente os padrões de uso da água (GEBAUER *et al.*, 2008; HORNA *et al.*, 2011; MENCUCCINI *et al.*, 2007; BAKER *et al.*, 2003; ANDRADE *et al.*, 1998). Assim, uma

estimativa de transpiração sem erros significativos requer estudos aprofundados sobre a variedade de comportamentos ecológicos, fisiológicos e anatômicos no nível de espécie existente dentro de uma floresta (HOFFMAN, 2012; ČERMAK & NADEZHDINA, 1998; ENQUIST, 2002; WEST *et al.*, 1999).

Condutividade hidráulica, que equivale à capacidade da árvore impulsionar água através dos vasos xilemáticos (MULKEY *et al.*, 1996), também é um padrão de uso de água importante ao funcionamento do indivíduo e equilíbrio do ambiente. A alta diversidade de espécies encontradas na floresta amazônica brasileira leva a crer que suas características anatômicas influenciem a condutividade hidráulica. Esta influência afeta diretamente na eficiência condutiva do indivíduo. Esta eficiência condutiva é associada ao destino do uso de carbono no metabolismo do vegetal.

Árvores são comumente associadas à eficiência condutiva baixa por necessitarem de um volume de água suficiente para o desenvolvimento de galhos, novas folhas, novas raízes e incremento diamétrico (alburno) a partir da fotossíntese (RENNINGER *et al.*, 2013). Com isto, árvores que possuem alguma limitação hídrica (embolismo, cavitação ou obstrução por tilose) ou capacidade natural baixa de absorção de água tornam-se pouco eficientes para suprir esta demanda de água utilizada no ciclo do carbono (SPERRY *et al.*, 2008; MEINZER *et al.*, 2010; HACKE *et al.*, 2006). Já palmeiras são consideradas hidraulicamente eficientes, por não apresentarem crescimento secundário diamétrico, não haver bifurcação do fuste e copa pouco frondosa. Com isto, necessitando de uma demanda baixa de água para a fotossíntese apesar de possuírem uma grande porcentagem de sua seção transversal como área do xilema ativo (RENNINGER *et al.*, 2013). Este padrão, como a área condutiva, também possui diferença entre espécies e grupos funcionais que devem ser reconhecidas para compreender melhor a participação destes indivíduos em um povoamento florestal.

O entendimento das interações ecológicas a um nível físico e nos processos fisiológicos, como as relações hídricas, é de imensa importância. Perturbações naturais ou induzidas pelo homem podem causar um desequilíbrio que acarrete no enfraquecimento e até morte de indivíduos arbóreos, principalmente, devido a déficits hídricos (BRÉDA *et al.*, 2006). Perturbações podem causar redução na umidade relativa do ar, umidade do solo e aumento de temperatura (EWERS & BANKS-LEITE, 2013; TURTON & FREIBURGER, 1997). Espécies florestais amazônicas são comumente adaptadas em locais com alta umidade relativa do ar e do solo e temperaturas constantes em torno de 26°C (WOOD *et al.*, 2013;

GENTRY, 1988). Com isto, mudanças drásticas em seu ambiente podem resultar em um ambiente intolerável para determinadas espécies (HARPER *et al.*, 2005; KIRSCHBAUM, 2000; FEARNSIDE, 1995). Por isto, estudos que possam acrescentar informações úteis e pertinentes ao funcionamento ecológico de uma floresta a nível hidrológico são imprescindíveis para manter um ecossistema equilibrado e sadio.

# 2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

### 2.1. Água e seu transporte pelo vegetal

A água é uma das mais importantes substâncias na face da terra, sendo essencial para a existência da vida. Sua disponibilidade não só rege a ocupação humana, como também possui uma importante influência sobre a distribuição dos vegetais na superfície terrestre e seu crescimento. Isto é claro ao se observar a precipitação, por exemplo, que é um fator determinante no balanço de água no solo, que juntamente com a temperatura, irão afetar na decomposição da matéria orgânica, na liberação do nitrogênio e na consequente assimilação pelas raízes (LANDESBERG & GOWER, 1997). Ou seja, a água está presente em componentes importantes no equilíbrio do ecossistema florestal como nas reações fotossintéticas, resfriamento das folhas através da transpiração, e manutenção da umidade ideal nas células vegetais.

Apesar da importância da água para o metabolismo, constituição e distribuição vegetal, a quantidade de água transpirada pela planta é maior que a água existente em seu organismo (PIMENTEL, 2004). Esta água que é obtida do solo a partir da difusão, por uma diferença entre os gradientes de potencial hídrico entre planta e solo, será transportada através da planta e subsequentemente para a atmosfera. Estes gradientes são predominantemente influenciados pela transpiração que resulta em uma redução do gradiente de potencial hídrico das folhas, que se torna mais negativo que o do solo, criando uma tensão capaz de criar um fluxo de água do solo para as raízes (TURNER, 2004). Este fluxo de água retirado do solo é, por sua vez, transportado através do xilema. Este fluxo é possível devido à coesão das moléculas de água que são unidas por pontes de hidrogênio e também pela adesão às paredes do xilema, que permite a subida destas moléculas independentemente da altura das árvores (BRODRIBB, 2009).

O xilema possui elementos de condução espessos e paredes celulares secundárias lignificadas, que garantem a função de prover uma condução de resistência baixa para o fluxo de água na planta (NOBEL, 1999). Os elementos de condução são divididos em "vasos" (presente em folhosas) e "traqueídes" (em coníferas). Os traqueídes são células fusiformes

com paredes espessas e angulares, contendo perfurações nas paredes e pontoações controlando a condução de água e auxiliando na minimização dos efeitos do embolismo e cavitação (SPERRY *et al.*, 2006). Já os vasos lenhosos são células menores e mais largas em diâmetro com desintegração parcial ou total da parede transversal (poros) entre várias células permitindo a "comunicação" entre os vasos no momento da condução hidráulica (ESAÚ, 1974).

Para que não haja confusão entre os canais do floema e do xilema, vale esclarecer que o xilema é responsável pela transferência de água das raízes para a parte aérea ou dossel, bem como nutrientes absorvidos pelo solo e vários compostos orgânicos sintetizados pelas raízes. Já o floema é um caminho de transferência de carboidratos dos seus locais de síntese em folhas maduras até onde serão utilizadas, como respiração e crescimento, armazenamento e ciclagem mineral (MINCHIN & LACOINTE, 2005; RABER, 1937). Apesar do xilema e floema servirem para diferentes finalidades, estes são importantes para o metabolismo da planta, por isto não tem como serem desvinculados no que se refere aos processos fisiológicos do vegetal (HOLBROOK & ZWIENIECKI, 2005).

## 2.2. Anatomia do lenho

Vasos xilemáticos são elementos constituintes do lenho ou madeira (INGROUILLE, 1992). Madeira é uma estrutura formada por tecidos fibrosos encontrados em troncos e raízes de árvores e outras plantas lenhosas. É um material orgânico composto por fibras celulósicas e lignina que garante a sustentação mecânica. Outros elementos constituintes da madeira são parênquimas (raios e axiais), pontoações e tiloses. Tiloses são células parenquimáticas excrescentes nos elementos de vasos, que causam bloqueio nas passagens hidráulicas. Há registros de que tiloses podem reduzir a condução de água em até 50% (KITIN *et al.*, 2010; MCELRON *et al.*, 2010; SILVA *et al.*, 2010; GERRY, 1914; COCHARD & TYREE, 1990). Parênquimas são células vivas que auxiliam no transporte radial (raios) e reparo (AMIRTPHALE & SHARMA, 2003). Os axiais podem ou não serem distintos, mas quando aparentes podem ser características fundamentais para identificação de determinadas espécies (FREITAS & VASCONCELLOS, 2010). Pontoações são equivalentes à passagem presente nas paredes dos vasos e traqueídes, que permitem a troca de água e nutrientes entre as células

(AMIRTPHALE & SHARMA, 2003). Pontoações maximizam e regulam o fluxo da água para que o vaso ou traqueíde não sofram cavitação. Porém, traqueides possuem uma membrana chamada torus que minimiza a chance a de cavitação em traqueídes comparada aos vasos (SPERRY *et al.*, 2006).

Madeira também é definida como xilema secundário (HICKEY & KING, 2001). Além do transporte de água e nutrientes para raízes, folhas e tecidos, este crescimento secundário resulta na formação de alburno e cerne. Cerne é considerado como a parte da seção transversal sem funções condutivas (CHISHOLM, 1911). Esta perda das funções condutivas é espontânea e ocorre devido à predisposição genética da espécie (CAPON, 2005). Cerne normalmente se apresenta em uma cor mais escura do que o alburno e se desenvolve juntamente com o aumento da idade da árvore (SELLIN, 1994; GJERDRUM, 2003; YANG & BENSON, 1997; COYEA *et al.*, 1990). Alburno é a parte mais jovem e considerada como a parte viva da madeira (CHISHOLM, 1911; CAPON, 2005). Suas principais funções são a condução e armazenamento de água das raízes até as folhas de acordo com a sazonalidade. Quanto mais vigoroso é o crescimento em diâmetro e produção de folhas, maior é o volume necessário para conduzir água pelos vasos (HSIAO & XU, 2000).

Os vasos, comumente conhecidos como poros, podem estar dispostos como anéis porosos (concentração ao longo do lenho inicial), semiporosos (classificação intermediária entre anéis porosos e difusos) e difuso (distribuição homogênea ao longo da seção transversal e quanto ao tamanho). Podem estar agrupados (múltiplos de 2, 3, 4 ou mais) ou solitários (FREITAS &VASCONCELLOS, 2010).

A estrutura dos vasos facilita o fluxo longitudinal da água na árvore como também na penetrabilidade. Mas, sua efetividade é dependente do tamanho, número, distribuição, presença de substâncias incrustantes e pontoações nos elementos de condução da madeira. Assim sendo fatores determinantes na condução hidráulica pelos elementos da madeira (THOMAS, 1976; AL-KALIFAH *et al.*, 2006). Na Amazônia, a diferença na anatomia da madeira entre espécies varia de poros visíveis a olho nu a microscópicos, sozinho ou agrupado, com presença ou ausência de anéis e diferentes padrões de disposição ao longo da seção (cerne e alburno) (MACIEL *et al.*, 2008). Marques (2008), ao estudar 41 espécies amazônicas, constatou que 88% das espécies apresentam alguma obstrução dos poros, sendo estes largos ou estreitos, interferindo na condução de água.

Gebauer *et al.* (2008) focaram seu estudo na comparação da densidade do fluxo de seiva entre espécies com poros nos anéis de crescimento e aquelas com poros difusos e também analisar a relação entre a área do xilema ativo e o diâmetro do fuste. A maioria das espécies apresentou a densidade de fluxo máxima logo abaixo do câmbio nos elementos de condução mais jovens. Ao se comparar a área do xilema ativo entre as espécies, o resultado não foi tão semelhante. As espécies com poros difusos apresentaram 70-90% de sua área transversal como área de xilema ativo, contra 21% das outras espécies com porosidade diferente. Mostrando que apesar de apresentarem o fluxo máximo na mesma localização, espécies com poros difusos apresentam uma área maior de condução de água.

#### 2.3. Área do xilema ativo e sua determinação

Área do xilema ativo ou área condutiva, conhecido na língua inglesa como "sapwood area", equivale à porção da área transversal em que há produção da seiva ou transporte da água. A importância do conhecimento desta área na árvore é que ao se estimar a densidade do fluxo em todo perfil pode-se acarretar grandes erros, como ao se assumir que o perfil possui a mesma densidade de fluxo em profundidades desconhecidas ou qualquer. Ao se determinar o padrão da área do xilema ativo é possível utilizá-lo como uma variável em equações alométricas para estimativa da transpiração de um povoamento ou floresta juntamente com medições do fluxo de seiva (GEBAUER *et al.*, 2008; MEINZER *et al.*, 2005).

A área do xilema estoca carboidratos e transporta água e solutos do solo para a copa. Entretanto, a área do xilema ativo é de difícil quantificação devido à falta de clareza do limite da borda entre a parte ativa e inativa do xilema. A quantidade de xilema ativo e seu papel de condução diferem entre espécies, estrutura anatômica, idade e condições ambientais (ČERMAK & NADEZHDINA, 1998). A condução de água pelo xilema também é dependente da formação de dutos em determinadas sazonalidades. Por exemplo, espécies que apresentam porosidade nos anéis de crescimentos distintos (dutos mais largos) somente conduzem água nos anéis presentes nas extremidades da área transversal (GRANIER *et al.*, 1994). Espécies com poros difusos, a área do xilema ativo ocupa a maior parte da área transversal, porém com dutos mais estreitos (ČERMAK & NADEZHDINA, 1998). Um método bastante difundido na literatura é a estimativa desta área a partir da coloração do xilema utilizando corantes (FIGURA 1). O corante pode ser introduzido na árvore viva, aplicado diretamente nos discos retirados do seccionamento das árvores abatidas ou através de rolos de madeira obtidos da tradagem da árvore em pé (GEBAUER *et al.*, 2008). Determinados corantes, como indigo carmine (ANDRADE *et al.*, 1998; MEINZER *et al.*, 2001), safranina ou ácido fucsina (SANO *et al.*, 2005; UMEBAYASHI *et al.*, 2007; GRANIER *et al.*, 1994), dentre outros, são introduzidos nos vasos do xilema e tingem suas paredes celulares. No caso dos rolos extraídos, a área do xilema ativo é determinada somente em alguns pontos do tronco e depois estes dados são extrapolados ao assumir que a profundidade área de xilema ativo é constante em todos os sentidos. Alguns estudos como de Sano *et al.* (2005), Umebayashi *et al.* (2007), Baker e James (1933) e Navarro *et al.* (1992) aprofundam mais nas técnicas de aplicação, escolha e metodologias envolvendo corantes para avaliação do fluxo de seiva.

Segundo Tyree e Zimmerman (1983), ao se aplicar o corante nos dutos do xilema, sua tendência é espalhar-se tangencialmente ao longo dos poros do anel de crescimento. Entretanto, é importante lembrar que a solução do corante aplicada em pressão ambiente irá sofrer com a pressão do gradiente presente nos vasos de condução, adotando um movimento lateral alem do axial, permitindo uma movimentação tanto para cima quanto para baixo do ponto em que foi introduzido no vaso. Por isso, há coloração não somente no ponto de aplicação do corante, como também ao longo da área transversal e a uma determinada altura. Umebayashi *et al.* (2007) constataram que o corante utilizado no estudo chegou a atingir 10 cm acima do ponto de aplicação.

A aplicação de corante no tronco da árvore em pé ou em árvores já abatidas tem como vantagem sobre os rolos de madeira extraídos por permitir a avaliação da área transversal inteira ao invés de se basear em uma extrapolação incerta. Porém é desvantajoso por ser um método destrutivo, como o método de imagens térmicas (GRANIER *et al.*, 1994; ANFODILLO *et al.*, 1993). Uma alternativa também precisa e não destrutiva, mas custosa e limitada a um número reduzido de indivíduos do povoamento, é a tomografia computacional, raio-x ou ressonância (HIROSE *et al.*, 2005; RUST, 1999; NIKOLOVA *et al.*, 2009; BIEKER & RUST, 2010; CHAVARRO-RINCON, 2009 ). Mas, alguns autores como Lu *et al.* (2004) e Delzon *et al.* (2004) acreditam que a utilização de somente a medição do fluxo de seiva pelo

método não-destrutivo de dissipação térmica é suficiente para estimar a área do xilema ativo, já que este método possibilita a construção de um perfil do fluxo de seiva ao longo da área transversal ao se utilizar termopares em profundidades diferentes.



Figura 1. Coloração utilizando ácido fuchsin. Barra= 5 mm. A) Seção 10 cm acima da introdução do corante; B) Aproximação da mesma seção. Barra= 1 mm. FONTE: UMEBAYASHI *et al.*, 2007. C) Seção mostrando os vasos de condução tingidos pelo corante. Barra= 50 µm. FONTE: SANO *et al.*, 2005.

Os padrões de densidade do fluxo de seiva e área de xilema ativo são extremamente dependentes da espécie da árvore ou vegetal em questão, já que seu desconhecimento pode acarretar em conclusões errôneas em relação ao fluxo de seiva. Podendo causar interferência na estimativa de transpiração, se estes erros não forem corrigidos ou reconhecidos. Com isto, diversos autores focaram neste tema, como Dijk e Keenan (2007), Bigelow (2001), Bruijnzeel (1997), Dalsgaard *et al.* (2011), Delzon *et al.* (2004), Ford *et al.* (2004), Hirose *et al.* (2005), dentre outros, devido a sua importância, para discutir o padrão do fluxo de seiva e área do xilema ativo em determinadas espécies e em condições variadas, como diferentes tamanhos, idades, espaçamentos, sazonalidade, propriedades da madeira etc.

Meinzer *et al.* (1999) estudaram a densidade do fluxo de seiva e área de xilema ativo de 22 indivíduos de quatro espécies do cerrado brasileiro, sendo que estas estão compreendidas entre as famílias Fabaceae, Melastomataceae, Araliaceae e Proteaceae. Ou seja, quatro famílias com características anatômicas e morfológicas distintas. O estudo concluiu que apesar destas diferenças, os indivíduos apresentaram taxas do fluxo de seiva na área do xilema ativo parecidas entre si tanto na estação seca quanto na chuvosa. Todas as espécies apresentaram padrões similares de área de xilema ativo, que quanto maior o diâmetro maior a área do xilema ativo. Com isto, mostrando que a taxa de condução de água e consequentemente, de transpiração foi similar entre espécies com características tão diferentes.

Horna *et al.* (2011) ao estudar o fluxo de seiva e área do xilema ativo de sete espécies provenientes de florestas tropicais na Indonésia e relacioná-lo entre as espécies, fatores ambientais e tamanho dos indivíduos, concluíram que a floresta apresenta padrões que mostram que o controle do fluxo de seiva é feito por fatores ambientais. Alem disso, verificaram que o consumo diferenciado de água foi devido à competição entre espécies dominantes e dominadas. Assim, apresentando uma forte relação entre a densidade do fluxo de seiva e o tamanho do indivíduo, tanto em diâmetro, quanto em altura. Jimenéz *et al.* (2000) analisando o padrão do fluxo de seiva e área condutiva em cinco espécies de Lauraceae nas Ilhas Canárias verificaram que as espécies não apresentaram relação entre o fluxo de seiva e o tamanho dos indivíduos analisados, diferentemente de Horna *et al.* (2011). Observaram também que o xilema mais externo da área transversal contribuiu mais na distribuição de água do que as partes internas.

### 2.4. Condutividade hidráulica

Além de constituir a área condutiva da árvore ou planta lenhosa, os vasos possuem a importante função de regular e otimizar o fluxo de seiva. Para que haja aumento ou redução nos fluxos de transpiração nas folhas é necessário um sistema hidráulico condutivo que suporte o volume transportado (K) (BRODRIBB, 2009). O sistema hidráulico nas plantas requer um investimento substancial nos elementos de vaso para garantir a condutividade. Este investimento em estrutura é para garantir que não haverá limitações para fornecimento de água para a realização da fotossíntese e para alocação de nutrientes (BRODRIBB, 2009). Devido à susceptibilidade de embolismo-cavitação nas árvores é importante que haja investimento na formação de novos vasos, recuperação de vasos danificados e enrijecimento da parede dos vasos existentes (SPERRY *et al.*, 2006).

A condutividade hidráulica pode ser estudada a nível foliar (condutividade hidráulica específica foliar- K<sub>1</sub>), sobre um determinado gradiente de pressão (condutividade hidráulica-K<sub>h</sub>) e sobre a porosidade do indivíduo (condutividade hidráulica específica- K<sub>s</sub>) (MULKEY *et* 

*al.*, 1996). Esta última é baseada na lei da capilaridade de Hagen- Poisseuille, em que Ks deve ser linearmente relacionado ao número de vasos ou se elevado a quarta potência seria relacionado linearmente ao diâmetro do vaso (TYREE & ZIMMERMANN, 1983). Ou seja, diâmetro e espessura da parede dos vãos podem influenciar a resistência do fluxo de seiva (SPERRY *et al.*, 2006). Apesar de que quanto maior for o diâmetro do vaso, maior será sua condutividade hidráulica, isto não garante a segurança de condução (AMRITPHALE & SHARMA, 2010). Portanto, a eficiência da condução hidráulica é dependente do tamanho e forma dos dutos (SPERRY *et al.*, 2006).

Em um povoamento florestal, as espécies possuem diferentes tamanhos de vasos e também número de vasos. Portanto, deve-se considerar esta heterogeneidade ao estudar o padrão de uso da água em determinados ambientes. A arquitetura hidráulica pode limitar relações hídricas e gasosas, distribuição sucessional e altura, diâmetro e área do xilema ativo das plantas (MULKEY et al., 1996). A eficiência hidráulica em florestas tropicais pode ser até 30 vezes maior do que em florestas temperadas. Isto é devido à diferença em porosidade, já que em florestas tropicais é mais comum árvores com poros difusos e em florestas temperadas folhosas com anéis porosos ou coníferas com traqueídes (BUSH et al., 2010). Outra influência dos poros sobre a condutividade hidráulica é que o rápido crescimento de pioneiras é comumente associado à alta condutividade hidráulica (MULKEY et al., 1996). Outro aspecto a se considerar, é a diferença entre grupos funcionais. Segundo Renninger et al. (2013), palmeiras são mais eficientes hidraulicamente por poderem investir mais em enrijecimento de elementos condutores do que em galhos e crescimento diamétrico. Já lianas, que possuem taxas fotossintéticas e de respiração mais elevadas do que árvores, possuem uma condutividade hidráulica maior do que árvores. Apesar de lianas não apresentarem copas frondosas e elevado crescimento diamétrico, lianas investem na sustentação mecânica e flexível de seus fustes compridos (EWERS et al., 1990).

Estas diversas influências de relações hídricas em espécie, grupo funcional, ecologia e desenvolvimento do individuo demonstra a importância de se fazer estudos sobre o uso da água das espécies que estão sendo escolhidas para fins comerciais, onde este conhecimento irá influenciar na silvicultura das mesmas (ex.: sistema de irrigação). Também para o manejo florestal e conservação das florestas para garantir o equilíbrio do ecossistema ao se escolher as espécies que serão exploradas ou mantidas e quanto estarão contribuindo ou não para a disponibilidade de água da floresta remanescente ou conservada. Para fins hidrológicos, ter o

conhecimento da quantidade de água sendo consumida e armazenada na árvore afetará diretamente no ciclo da água e consequentemente na água disponível no solo e atmosfera. Além do comportamento fisiológico, é importante também conhecer a autoecologia da espécie e fatores externos a que está sendo submetida em campo, como competição ou fatores climáticos extremos.

Estudos abordando o uso da água pela floresta são crescentes em áreas distintas. Os fisiologistas utilizam a modelagem de parâmetros fisiológicos, como a densidade do fluxo de seiva e área total do xilema ativo, para estimar a transpiração do dossel (movimentação estomática) e também para obter os padrões radiais da água do xilema em espécies com diferentes propriedades da madeira. Já os hidrologistas focam no manejo de recursos hídricos, avaliando o papel da transpiração na floresta e a quantidade de água usada pela floresta, que afetam diretamente o ciclo hidrológico tanto da floresta quanto do mundo. Com isto, a agregação de conhecimento do uso da água pela planta toda ou por processo fisiológico é uma ferramenta fundamental para a extrapolação destes dados para uma escala maior e para manter o equilíbrio hidrológico do ecossistema (WULLSCHLEGER *et al.*, 1998).

# **3. OBJETIVOS**

### 3.1. Objetivo Geral

Analisar o padrão do transporte de água ao longo da área transversal (xilema ativo) em espécies encontradas na floresta amazônica de terra-firme próxima a cidade de Manaus (AM).

- 3.2. Objetivos Específicos
- Relacionar e analisar a área de xilema ativo de árvores e palmeiras com espécie, anatomia da madeira (diâmetro, comprimento e frequência de vaso), diâmetro à altura do peito (DAP), altura e volume.
- Determinar condutividade hidráulica da espécie açaí (*Euterpe precatoria*) em diferentes alturas e entre as diferentes espécies de árvores.
- Desenvolver um modelo alométrico para estimar área do xilema ativo a partir da variável biométrica ou anatômica que apresentar o melhor ajuste para árvores.
- Comparar o padrão de condução de água (área do xilema ativo e condutividade hidráulica) entre árvores e palmeiras.

# 4. MATERIAL E MÉTODOS

## 4.1. ÁRVORES

## 4.1.1. Área de estudo

O presente estudo foi realizado em uma área (02°37'31,8"S e 60°08'24,7"W) de floresta amazônica preservada localizada, aproximadamente, 70 km ao noroeste da cidade de Manaus (AM) na Estação Experimental ZF-2 do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) no km 18 da estrada vicinal ZF-2 que está localizada no km 50 da Rodovia BR-174 (Manaus-Boa Vista) (FIGURA 2). 6 ha foram destinados para se aplicar os métodos escolhidos.



Figura 2. Localização da área de estudo.

A área é totalmente coberta por floresta de platô e possui clima do tipo "Amw", caracterizado como quente e úmido durante o ano inteiro, na classificação de Köppen. A temperatura média é de, aproximadamente, 26 °C (FIGURA 3), com umidade relativa do ar variando de 84 a 90% ao longo do ano (OLIVEIRA & AMARAL, 2004; MOTA & MEDEIROS, 2002). A precipitação anual acumulada é de, aproximadamente, 2547 mm, sendo que na época seca (entre os meses de Junho e Dezembro) a precipitação acumulada está em torno de 857 mm. Os solos dos platôs apresentam textura argilosa e são classificados como Latossolo Amarelo e Espodossolos nos baixios (FERRAZ *et al.*, 1998). O relevo é levemente ondulado e a maioria das ondulações é formada por pequenos platôs e a vegetação predominantemente "sempre-verde" e de alta biodiversidade. No baixio, a vegetação é caracterizada por uma biodiversidade menor, composta predominantemente por palmeiras (BRAVARD & RIGHI, 1989; CASTILHO *et al.*, 2006).



Figura 3. Precipitação e temperatura média mensal durante 13 anos de medições na área de estudo. Adaptado: Kunert *et al.* em processo de escrita.

#### 4.1.2. Seleção, medição e corte dos indivíduos

Neste estudo 34 indivíduos arbóreos foram selecionados aleatoriamente. Isto é, sem uma espécie determinada, mas seguindo determinados critérios logísticos e observação de porte no campo. Nos certificamos que os indivíduos selecionados não ultrapassassem diâmetro acima de 40 cm, considerando que seu transporte e manuseio para análises seriam dificultados. Desta forma, indivíduos foram selecionados com diâmetro entre 5 cm e 40 cm e próximos (até 100 m dentro da floresta como limite) da estrada. Os indivíduos tiveram seções de 40 cm de comprimento retirados, aproximadamente, à altura do peito (1,30m do solo) e também na base da primeira bifurcação de galhos nas árvores em que houve possibilidade de acesso à copa derrubada (ao todo, 17 indivíduos). As coletas foram realizadas no período entre Dezembro/2012 e Maio/2013. Este período corresponde à estação chuvosa (FIGURA 3) e garantiu que os indivíduos coletados estavam com sua área condutiva plena e também sem influencia de possíveis estresses hídricos. Algumas espécies reduzem sua área condutiva em períodos de seca (baixa precipitação e/ou baixa umidade do solo) para não haver perda excessiva de água pela transpiração (AMBROSE *et al.*, 2010).

Dentre estes 34 indivíduos compreendem-se 27 espécies. Algumas espécies possuem réplicas, mas, com porte diferenciado entre si. Tabela 1 mostra a identificação das espécies coletadas e suas respectivas medidas de diâmetro à altura do peito (DAP) e altura até o topo da copa, medidos no momento da derrubada. Identificação das espécies foi a partir da análise das características anatômicas da madeira e se necessário, houve verificação de exsicatas botânicas. Alguns indivíduos foram eliminados da amostragem no momento da derrubada. Por isto a numeração das placas indicadas na Tabela 1 não segue uma ordem crescente contínua.

N**	Nome Científico	Nome Popular	Família	Altura Total (m)	DAP (cm)
1	Cecropia sciadophylla Mart.	Imbaúba	Urticaceae	16,5	16,64
		Matá-Matá			
2	Eschweilera wachenheimii Sandwith	Amarelo	Lecythidaceae	12	10,04
3*	Vantanea micrantha Ducke	Pajurazinho	Humiriaceae	21,7	21,08
4	Cecropia sciadophylla Mart.	Imbaúba	Urticaceae	15,5	12,48
5*	Cecropia sciadophylla Mart.	Imbaúba	Urticaceae	17,55	15,32
6*	Virola calophylla (Spruce) Warb.	Vermelha	Myristicaceae	22,5	29,76
7	Cordia silvestris Fresen.	Freijó-Branco	Boraginaceae	19,8	20,6
8*	Protium heptaphyllum (Aubl.) March.	Breu-Branco	Burseraceae	11,2	9
9*	Neea madeirana Standl.	João Mole	Nyctaginaceae	11,25	7,28
10*	Tachigali paniculata Aubl.	Tachi	Fabaceae - Caesalpinoideae	14,2	8,6
13*	Duguetia flagellaris Huber	Envira Amarela	Annonaceae	13	9,2
14*	Chrysophyllum ucuquirana-branca (Aubrev & Pellegr) T. D. Penn.	Abiurana	Sapotaceae	20,1	18,04
15*	Ocotea neesiana (Miq.) Kosterm.	Louro Preto	Lauraceae	20	17,96
16*	Eschweilera wachenheimii Sandwith	Mata-Matá	Lecythidaceae	22,5	18,4
17*	Virola surinamensis (Rol. Ex. Rottb.) Warb	Ucuuba-Preta	Myristicaceae	28,5	36,4
18*	Eschweilera wachenheimii Sandwith	Mata-Matá Amarelo	Lecythidaceae	19	18,16
19	Eschweilera wachenheimii Sandwith	Mata-Matá Amarelo	Lecythidaceae	18	16.04
20*	Mahea caudata Pax & K Hoffm	Taquari-Branco	Euphorbiaceae	16	10,68
21*	Gustavia speciosa (Kunth) DC	Mucurão	Lecythidaceae	19	17 36
22	Jacaranda conaia (Auhl ) D. Don	Caroba	Bignoniaceae	25.1	19.72
	Sucuranai copina (Muol.) D. Don	Culobu	Fabaceae -	23,1	19,72
23*	Sclerolobium chrysophyllum Poepp.	Tachi-Vermelho	Caesalpinoideae	25,1	21,12
24*	Byrsonima crispa A. Juss	Murici	Malpighiaceae	16	16,28
25*	Mabea caudata Pax & K. Hoffm.	Taquari-Branco	Euphorbiaceae	17,15	17,64
26	Vantanea micrantha Ducke	Pajurazinho	Humiriaceae	23	38,44
27	Brosimum utile (Kunth) Pittier	Amapá	Moraceae	27	26,32
28	Pourouma guianensis Aubl.	Embaubarana	Urticaceae	19	26,92
29	Eschweilera odora (Poepp. ex O. Berg)	Mata-matá	Lecythidaceae	22,7	20,7
30	Pouteria caimito Radlk.	Abiurana	Sapotaceae	22,6	25,08
31	Bocageopsis multiflora (Mart.) R. E. Fries	Envira Preta	Annonaceae	26,7	26,36
32	Eschweilera fracta R. Knuth	Mata-Matá Amarelo	Lecythidaceae	18,5	21,16
34	Micrandropsis scleroxylon W. Rodr.	Piãozinho	Euphorbiaceae	28	27,32
47	Iryanthera ulei Warb	Ucuubarana	Myristicaceae	23,2	17,68
48	Caliptanthes spruceana Berg.	Cumarirana	Myrtaceae	21	14,76
49	Eschweilera wachenheimii Sandwith	Mata-Matá Amarelo	Lecythidaceae	18	13,16

Tabela 1. Indivíduos utilizados neste estudo e suas referentes dimensões e classificações botânicas.

Observações: \*Indivíduos com amostras à altura de copa/ \*\*Número referente à placa de identificação e não ao numero de indivíduos.

A partir da tabela 1 é possível verificar que os indivíduos selecionados aleatoriamente representam de forma satisfatória a floresta próxima à região de Manaus, possuindo pelo menos um indivíduo das quatro famílias mais comuns nesta área experimental. Segundo Carneiro *et al.* (2005), as espécies mais frequentes encontradas nesta mesma área experimental são espécies da família Lecythidaceae (407 indivíduos de 35 espécies em 6 gêneros); Sapotaceae (287 indivíduos de 61 espécies em 6 gêneros); Burseraceae (192 indivíduos de 27 espécies em 4 gêneros); e Fabaceae (143 indivíduos de 31 espécies em 10 gêneros). No total, os autores encontraram 53 famílias botânicas diferentes nesta área, e neste estudo foram 16 famílias distintas. Esta aleatoriedade de escolha garantiu essa grande diversidade de espécies e famílias e também englobou espécies de diferentes estágios sucessionais com diâmetro e altura diferentes.

#### 4.1.3. Aplicação do corante

O método escolhido para a marcação da área condutiva foi o de imersão da seção do tronco diretamente em uma solução corante dentro de um recipiente (FIGURA 4). Este método também foi utilizado por Chavarro-Rincon (2010), Umebayashi et al. (2007) e Kitin et al. (2010) para determinação da área do xilema ativo. O corante utilizado foi o Indigo Carmine (FIGURA 5), já utilizado por outros autores em estudos envolvendo o fluxo de seiva e área condutiva do tronco, como Meizner et al. (1999), Andrade et al. (1998), Meizner et al. (2001), Gebauer et al. (2008), Wullschleger e Norby (2001), dentre outros. Este corante tem como vantagem, para este tipo de estudo, por não ser absorvido por células vivas, o que poderia causar danos a estas células e consequentemente se dispersando para áreas da madeira que não compreendem os vasos ativos de condução de água, como o cerne (DAVIES et al., 2007; SANO et al., 2005). Este corante é encontrado em forma de pó, portanto foi diluído em água para que pudesse formar uma solução que conseguisse ser transportada pelos elementos de condução da planta. Há diversos métodos para colorir a as vias ativas no xilema, desde injeções no tronco até recipientes com corante acoplados na árvore viva. Porém, a escolha deste método específico foi devido a fatores como tamanho da árvore e inviabilidade de instalação de equipamentos. Para a escolha, outros testes foram aplicados em alguns indivíduos e o método de imersão apresentou-se como o mais eficiente.


Figura 4. Seções das árvores amostradas imersas na solução de corante.

As seções do tronco à altura do peito e também da base da copa, retiradas no momento da derrubada, foram levadas com agilidade para o recipiente contendo a solução do corante, garantindo que as funcionalidades de transporte de água continuassem ativas. As seções permaneceram imersas por horas ou até dias dentro da solução para garantir a coloração. Este cuidado foi devido ao fato de que as espécies possuíam diferentes velocidades de ascensão de água.



Figura 5. Frasco de indigo carmine.

### 4.1.4. Análise das seções

As seções foram analisadas após a aparição da coloração na parte superior das toras. Algumas toras não apresentaram coloração na parte superior, mas puderam ser verificadas ao cortar as toras em discos a partir da base da tora. Em algumas espécies, o corante reagiu com substâncias presentes na madeira e a coloração azul esperada apresentou-se em tons esverdeados e até preto. Porém, delimitando com precisão a área de condução ativa.

O diâmetro foi obtido a partir de duas medições (diâmetro maior e diâmetro menor) na seção transversal da tora. A média das duas medições resultou no diâmetro total. Para a medição da área do xilema ativo, as seções tiveram cinco raios demarcados, considerando que o primeiro raio equivale ao raio maior e à partir deste, demarcados os outros 4 raios. Este método de medição é baseado nas medições de análise de tronco completa proposto por Barusso (1977). Cada raio obteve duas medições: raio total (equivalente à distância entre a medula e a casca) e raio menor (equivalente à distância entre a medula até a área apresentando coloração). A partir destes dois raios, obteve-se área transversal maior e área transversal menor, que subtraídas resultam na área condutiva daquela seção (FIGURA 6). Este método garante abranger as variações presentes em áreas transversais irregulares e também em espécies que apresentaram diferentes profundidades de área condutiva dentro de sua seção. As seções foram analisadas manualmente com um auxilio de régua e demarcação de raios com lápis. Essas foram as mesmas realizadas para seções de copa.

Para obtenção do volume, ao invés de utilizar métodos clássicos de cubagem (MACHADO & FIGUEIREDO FILHO, 2009), optamos pela estimativa do volume através de uma equação de volume desenvolvida na área de estudo. Fernandes *et al.* (1983) desenvolveram diferentes equações de volume para a área experimental ZF-2. A equação utilizada para esta dissertação foi a equação que apresentou os melhores parâmetros estatísticos utilizando a variável altura com unidade de medida em metros (m) juntamente com a variável DAP também com unidade de medida em metros ( $V(m^3)=a\cdot D^b \cdot H^c$ ; sendo, a=3,2917; b=2,157; c=4,202). Escolheu-se uma equação que utilizasse a variável altura para verificar quanto que a área do xilema ativo seria influenciada acrescentando outra variável que não fosse diretamente relacionada ao volume, como o DAP. Para comparação, também se

calculou volume utilizando uma equação em que apenas se utiliza a variável DAP ( $V=a\cdot D^b$ ; sendo, a=2,105; b=0,00059).



Figura 6. Representação das medições realizadas em cada seção.

# 4.1.5. Anatomia da madeira

# 4.1.5.1. Identificação das espécies

Seguindo as normas técnicas recomendada pela Comissão Pan-americana de Normas Técnicas (COPANT, 1974), realizadas as medições necessárias com a seção transversal dos indivíduos, estes foram levados para serem reduzidos a corpos-de-prova (FIGURA 7) com dimensões 1,5 (seção tangencial) x 2,0 (seção radial) x 3,0 cm (seção transversal) retirados na altura 1,30m ou equivalente à metade das toras. O acabamento foi por polimento na seção transversal para análise macroscópica do lenho com auxílio de lupa com aumento de 10 vezes. Amostras de cada indivíduo estão em processo de registro na xiloteca do INPA (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia).



Figura 7. Preparação dos corpos-de-prova das 34 árvores amostradas.

Esta análise macroscópica consiste na caracterização das estruturas existentes no lenho. Para este estudo, esta caracterização foi necessária para a identificação das espécies dos indivíduos coletados. As características levadas em consideração para a identificação foram: distinção entre cerne e alburno; cor (cerne e alburno); presença ou ausência de brilho; cheiro; resistência ao corte manual (macia, moderadamente dura ou dura); grã (quando fosse uma característica predominante da espécie); textura (fina, média ou grossa dos poros) (FIGURA 9); desenho e descrição do parênquima axial e radial, quando presentes; presença de canais secretores; e tipo de casca. Características observadas no momento da derrubada também foram consideradas na identificação (por exemplo, exsudatos e cheiro) (FIGURA 8). Todas estas características foram necessárias para haver confirmação da espécie a partir das amostras de madeiras registradas na xiloteca.



Figura 8. Diferença de exsudatos encontrados em diferentes espécies do estudo. A) Seiva; B) Látex; C) Resina.



Figura 9. Visão macroscópica no aumento 10x dos poros de alguns indivíduos amostrados. A) *Cecropia sciadophylla* Mart. (n°. 1); B) *Virola calophylla* (Spruce) Warb. (n°. 6); C) *Protium heptaphyllum* (Aubl.) March. (n°. 8); D) *Ocotea neesiana* (Miq.) Kosterm. (n°. 15); E) *Eschweilera wachenheimii* Sandwith (n°. 16); F) *Gustavia speciosa* (Kunth) DC. (n°. 21); G) *Byrsonima crispa* A. Juss (n°. 24); H) *Pouteria caimito* Radlk. (n°. 30); I) *Micrandropsis scleroxylon* W. Rodr. (n°. 34).

### 4.1.5.2. Descrição microscópica

Com os indivíduos devidamente identificados, procedeu-se os métodos de descrição microscópica, que consiste na observação das características físico-morfológicas dos tecidos e células constituintes do lenho, que são observados apenas com o uso de um microscópio (FREITAS & VASCONCELLOS, 2010). Para este estudo não foi necessário analisar outros parâmetros anatômicos, como fibras, raios e parênquimas por não possuírem relação aparente entre estes e área de condução ativa. O foco desta análise foi nas variáveis: diâmetro, frequência e comprimento de vaso. As variáveis foram agrupadas em classes (TABELA 2) determinadas pela COPANT (1974).

Tabela 2. Classes determinadas pela COPANT (1974) para organização de dados referentes às estruturas constituintes do lenho.

Classes de Comprimento (µm)	Classes de Diâmetro (µm)	Número por mm <sup>2</sup> (Frequência)		
Muito Curtos (até 300)	Extremamente Pequenos (até 30)	Muito Pouco (até 2)		
Curtos (301-500)	Muito Pequenos (31-50)	Poucos (3-5)		
Longos (501-750)	Pequenos (51-100)	Pouco Numerosos (6-10)		
Muito Longos (751-1000)	Médios (101-200)	Numerosos (11-20)		
Extremamente Longos (acima 1000)	Grandes (201-300)	Muito Numerosos (21-40)		
	Muito Grandes (301-400)	Numerosíssimos (41-80)		
	Extremamente Grandes (maior 400)	Extremamente Numerosos (maior 80)		

# 4.1.5.3. Lâminas histológicas

As lâminas histológicas tiveram como finalidade expor detalhes apenas da seção transversal dos indivíduos deste estudo. Estas lâminas tiveram medições referentes ao diâmetro de poro, frequência de poros por mm<sup>2</sup> e presença de tilose.

Para a confecção destas lâminas, retiraram-se cortes histológicos de 18 µm utilizando um micrótomo American Optical 860 de cada indivíduo. Diversos cortes foram feitos para garantir que pelo menos um corte seja claro e sem quebra de elementos. Os cortes foram hidratados com água destilada e posteriormente são descoloridas em uma solução 1:1 de água destilada e alvejante por 15 minutos (FIGURA 10A). Depois de descoloridos, os cortes passam por uma série etílica como parte de um processo de desidratação. Esta série etílica consiste na lavagem destes cortes com álcool 50%, seguido pelos de 70 e 100% (JOHANSEN, 1940). Cada lavagem dura em torno de 10 minutos. Esta desidratação é necessária devido à alta solubilidade da solução safranina com água. Após a série etílica, os cortes foram banhados com solução safranina (corante rosado-avermelhado) por 20-30 minutos (FIGURA 10B). Corante fixado aos cortes, estes foram submetidos novamente à série etílica para retirada de excessos do corante. Os cortes devidamente coloridos foram armazenados em um recipiente com xileno (fixador do corante), enquanto as bordas dos cortes são aparadas e finaliza ao fechar as lâminas. O fechamento necessitou de uma lâmina e uma lamínula para microscópio, bálsamo do Canadá (colagem) e etiqueta para identificação do indivíduo. Secagem foi à temperatura ambiente (FIGURA 10C).

As medições foram feitas em um aparelho projetor Olympus Tokyo com aumento 100 vezes utilizando uma escala micrométrica representando 1 mm<sup>2</sup> (FIGURA 10D). Foram feitas 25 medições aleatórias de cada indivíduo para cada variável. Ocorrência de tilose foi analisada juntamente com. Após medições, lâminas histológicas foram armazenadas para uso em estudos futuros.



Figura 10. Etapas do processo de confecção de lâminas histológicas. A) Branqueamento dos cortes histológicos. B) Coloração dos cortes utilizando solução corante safranina. C) Fechamento das lâminas. D) Medição de diâmetro e frequência de vaso utilizando o aparelho projetor.

# 4.1.5.4. Maceração

Os componentes do lenho também foram analisados a partir do material macerado, onde porções de cada corpo-de-prova sofreram tratamento seguindo a metodologia de Johansen (1940). Este método permite dissociar os elementos lenhosos (fibras, parênquima e vasos) e serem visualizados no microscópio. Para este estudo, o propósito em utilizar este método foi apenas para medição de comprimento de vaso.

Para iniciar a maceração, uma solução macerante teve que ser confeccionada. Esta solução é composta por 50% de ácido acético, 38% de peróxido de hidrogênio e 12% água

destilada. Esta solução tem como função descolorir, amolecer e dissociar os elementos lenhosos. Em seguida, retiraram-se cavacos finos de cada corpo-de-prova. A quantidade de cavacos deve ser suficiente para garantir que haja vasos sem danos e suficientes para medição. Em frascos com boa vedação, identificação da amostra e material resistente a produtos químicos corrosivos e tóxicos, depositou-se os cavacos e a solução. Estes frascos foram mantidos na estufa por dois dias a 50-60°C. Após este período, o material foi retirado da estufa e as amostras tiveram que ser lavadas para retirar o ácido acético remanescente utilizando uma rede de malha extremamente fina (para não se perder material) sobre a abertura do frasco e lavá-los com água corrente até o cheiro dissipar. Com uma pequena quantidade de água destilada, agitaram-se os frascos para haver dissociação dos elementos constituintes do lenho.

Com o material dissociado, iniciou-se a etapa de coloração. O material é depositado diretamente na solução safranina por cerca de 30 minutos. Depois de corado, o material passa por uma série etílica para tirar o excesso do corante. Sem excessos, inicia-se a fase final de confeccionar as lâminas. Com uma pinça retirou-se uma pequena quantidade de material macerado e depositou-se na lâmina microscópica. Para dissociar na lâmina, utilizou-se um bastão para espalhar o material e glicerina para facilitar o manuseio do material. Com o material bem distribuído e dissociado, cobre-se a lâmina com uma lamínula. Foram feitas 20 medições aleatórias também no aparelho projetor Olympus Tokyo aumento 100x com uma escala micrométrica. Para esta análise, as lâminas foram temporárias, ou seja, após a medição a lâmina foi limpa e reaproveitada posteriormente. Porém, o material macerado foi armazenado para estudos futuros. Comprimento de vaso também foi agrupado em classes (TABELA 2) determinadas pela COPANT (1974).

# 4.1.6. Condutividade hidráulica em árvores

Para obter a condutividade hidráulica dos indivíduos arbóreos tivemos que estimar a condutividade específica ( $K_s$ ). Ressalta-se que este parâmetro foi estimado, portanto são valores teóricos. Para obter o valor real destes parâmetros é necessário fazer medições em campo ou casa de vegetação utilizando equipamentos especializados e metodologia especifica

(por exemplo, medições para raízes, para galhos, para mudas, dentre outros) (KOLB *et al.*, 1996; TYREE *et al.*, 1994a; SPERRY *et al.*, 1988; TYREE *et al.*, 1994b; TYREE *et al.*, 1992; SPERRY *et al.*, 1996).

Condutividade hidráulica especifica ( $K_s$ ) é uma função sobre características anatômicas do xilema, principalmente, dimensão dos poros. Condutância capilar é teoricamente descrita pela equação Hagen-Poiseuille, onde o fluxo é dado pela soma do diâmetro dos vasos elevados a quarta potência (MULKEY *et al.*, 1996). Diâmetro de vasos apresenta-se altamente correlacionado à condutância hidráulica em árvores, segundo Ewers & Fisher (1989). Devido a essa alta correlação, utilizou-se a equação elaborada por Tyree & Zimmermann (1983) para determinação da condutividade hidráulica específica teórica em árvores.

$$Ks = \frac{\pi/8\eta(\Sigma r^4)}{As} \cdot \rho \qquad [\text{kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1})]$$

Onde,  $\rho$  é densidade da água (equivalente a 998,2 kg/m<sup>3</sup> a 20°C), r é o raio dos vasos xilemáticos,  $\eta$  é a viscosidade da água (equivalente a 1,002 · 10<sup>-3</sup> MPa a 20°C) e *As* é a área do xilema ativo. Este parâmetro indicou como funciona a arquitetura hidráulica nas diferentes espécies analisadas neste estudo. O valor teórico da condutividade hidráulica (Ks) teve como finalidade mostrar a facilidade com que a água consegue ser conduzida através dos poros.

# 4.1.7. Modelagem alométrica das árvores

Modelagem alométrica é importante ser delineada para prever como as proporções de plantas vasculares e características de comunidades vegetais mudam ou agem. Esta modelagem voltada para uso da água normalmente é feita sobre dados de dissipação de energia pelo transporte do fluido, sistemas vasculares nos galhos e sobre tamanho da planta e seus atributos anatômicos e fisiológicos. A relação entre o tamanho do indivíduo e seus processos metabólicos é o primeiro passo para a determinação de uma função para entender o funcionamento da planta toda. É importante saber que a modelagem da utilização de espaço e recursos por plantas é fundamental para o desenvolvimento de uma visão global de como as plantas se desenvolvem e agem no ecossistema (ecologia e diversidade) (ENQUIST, 2002; WEST *et al.*, 1999).

A partir das medições da área do xilema ativo, delineamos uma equação matemática capaz de estimar este parâmetro para uma floresta amazônica em uma região próxima a Manaus. Assim, dispensando um novo processo de corte de árvores e metodologia trabalhosa, custosa e demorada como realizada para este estudo. O modelo alométrico não-linear para área do xilema ativo nesta região utilizada foi  $Y=aX^b+\varepsilon$ , em que Y equivale à área de xilema ativo; *a* a uma constante de normalização; X ao raio ou diâmetro do fuste; e *b* é um expoente de escala alométrica. Esta equação foi escolhida por ter sido utilizada em diversos estudos como o de Meizner *et al.* (2005), Wullscheleger & Norby (2001) e Gebauer *et al.* (2008). Esta equação também foi citada em revisões sobre o assunto feitos por Enquist (2002), West *et al.* (2009) e Wullscheleger *et al.* (1998), onde ressaltam a importância de se conseguir relacionar a estrutura vegetal com sua função no ecossistema. Por vias de comparação, também houve ajuste utilizando equação linear simples ( $Y=a+bx+\varepsilon$ ).

A importância deste delineamento além da praticidade na estimativa da área do xilema ativo a partir de uma variável de fácil obtenção é utilizar esta variável em equações destinadas para a estimativa de transpiração de indivíduos ou povoamentos florestais. O ideal seria medir a densidade do fluxo de todas as árvores do povoamento, mas isto iria requerer uma alta quantidade de sensores de fluxo de seiva. Com isto, a solução para determinar a taxa de transpiração da floresta é através da determinação da relação existente entre o fluxo de seiva, área do xilema ativo e variáveis biométricas da árvore, como diâmetro, área transversal, área do xilema ativo e índice de área foliar (ČERMAK et al., 2004). A partir de qualquer uma destas relações, a transpiração pode ser extrapolada para uma unidade de área conhecida (SMITH & ALLEN, 1996; VERTESSY et al., 1995). Esta extrapolação é feita por meio de uma equação utilizada em estudos de Hatton et al. (2005), Horna et al. (2011), e Kumagai et al. (2005), em que a área do xilema ativo é uma das variáveis utilizadas na estimativa de transpiração.. Hatton et al. (2005) afirmaram que área do xilema ativo é uma variável fortemente relacionada à transpiração. Assim, sendo considerada uma variável ideal e confiável para estimativa e transpiração para um povoamento florestal. Em florestas tropicais, em que a heterogeneidade da floresta poderia ser um fator limitante para esta estimativa, Granier et al. (1996) afirmaram que a estimativa à partir da área do xilema ativo é confiável tanto em nível de indivíduo quanto para uma floresta de área conhecida. Portanto, o ajuste desta variável para a floresta amazônica localizada próxima Manaus seria uma grande ferramenta para se utilizar ao estimar a transpiração para esta região.

# 4.1.8. Análise Estatística (Árvores)

A partir dos ajustes com equações lineares e não-lineares, foram submetidos a uma análise de variância (ANOVA) e correlação de Pearson (*r*) (medindo o grau de correlação entre as variáveis escolhidas). As análises estatísticas foram realizadas no software estatístico R e Microsoft Office Excel. Os parâmetros estatísticos que indicam a qualidade do ajuste foram coeficientes de determinação ( $R^2$ ), erro padrão da estimativa percentual ( $S_{yx\%}$ ), valor de F ( $F_{tab0,05}$ =4,413;  $F_{tab0,01}$ = 7,44;  $F_{tab0,001}$ =12,97), valor-p (níveis de significância: 0,05; 0,01; 0,001) e dispersão de resíduos.

## 4.2. PALMEIRAS

# 4.2.1. Área de estudo e coleta de indivíduos

Este estudo referente a palmeiras foi conduzido em uma área de baixio próxima à estrada vicinal ZF-2. Esta área está na mesma área experimental onde foi conduzido o experimento de árvores, mas a 8 km de distância entre elas, se encontrando, aproximadamente, 60 km ao noroeste da cidade de Manaus, Brasil.

Ao todo foram coletados 10 indivíduos acima de 10 cm de DAP e altura ente 7-20 m de palmeiras da espécie *Euterpe precatoria* Mart. nos meses Fevereiro e Março de 2013. A decisão de escolher apenas uma espécie de palmeira a ser analisada é devido ao fato de palmeiras não apresentarem bibliograficamente grandes diferenças na sua área de condução, apenas apresentando área de xilema ativo mais amplo ou mais reduzido. Oposto a árvores, palmeiras apresentam feixes vasculares ativos presentes em toda área transversal, como mostram as FIGURAS 11A e 11B. Sua escolha dentre a variedade de espécies de palmeiras

presentes nas florestas amazônicas foi sobre sua importância econômica e facilidade de localização e coleta.



Figura 11. Disposição (A) e detalhamento (B) de feixes vasculares da base do indivíduo nº. 23 de *Euterpe precatoria* Mart. das amostras coletadas. FONTE: Arquivo pessoal.

Vulgarmente conhecida como açaizeiro, *Euterpe precatoria* é uma espécie de palmeira nativa da região amazônica com ocorrência em áreas periodicamente alagadas (baixios, várzea e igapó) (LORENZI *et al.*, 2006). *Euterpe precatoria* são palmeiras que crescem solitárias com diâmetro de fuste entre 5-23 cm e até 20m de altura. Desenvolvem raízes adventícias sobre o solo e 10-20 folhas pinadas com 43-91 pinas distribuídas igualmente (LORENZI *et al.*, 2006). Esta espécie é muito conhecida por ser consumida em grande escala no setor alimentício, artesanal e de ornamentação.

Mediu-se em campo em cada indivíduo escolhido as variáveis: diâmetro da base (DAB), diâmetro à altura da copa (DAC) e altura total (Ht), sendo que a última foi medida após a derrubada. Devido à formação de raízes adventícias, medidas do DAB foram ligeiramente acima destas formações.

#### 4.2.2. Determinação da área do xilema ativo e análise anatômica

A determinação da área do xilema ativo foi igual ao método utilizado para determinar em árvores. Apesar de ter coletado seções em diferentes alturas para palmeira, apenas seções da base foram tingidas com corante (FIGURA 12). Medições diferenciaram no aspecto de não haver necessidade de distinguir o raio maior, considerando que a maioria das seções transversais das palmeiras apresentou uma circunferência regular. Desta forma, foram necessárias apenas quatro medições provindas dos raios obtidos ao cruzar as duas medições diamétricas da seção. Para fins comparativos, também analisamos seções das espécies popularmente conhecidas como Patauá (*Oenocarpus bataua*) e Bacaba (*Oenocarpus bacaba*) para confirmar se o padrão de área condutiva varia ou não entre espécies de palmeiras.



Figura 12. Seções dos açaís amostrados imersos na solução corante.

Análise anatômica para palmeiras abrangeu apenas análise diamétrica e frequência de vasos metaxilemáticos, já que a equação de condutividade hidráulica exige apenas a primeira variável. Frequência por ser relacionada a diâmetro de vaso. Medições foram realizadas em seções transversais da base (DAB) e base da copa (DAC) através do método de maceração. Metaxilema são maiores do que protoxilemas, portanto sendo mais fáceis de medir e também por representarem a maior porcentagem de massa de água transportada pelos feixes vasculares (TYREE & ZIMMERMANN, 1983). Foi utilizado o mesmo método das árvores.

4.2.3. Condutividade hidráulica de palmeiras

O parâmetro de condutividade hidráulica (Ks) também foi estimado para palmeiras, utilizando a mesma equação utilizada para as árvores. Variáveis biométricas e anatômicas mensuradas foram relacionadas com Ks para identificar quais influenciam ou não este parâmetro.

### 4.2.4. Análise estatística (Palmeiras)

Como nas análises feitas com os indivíduos arbóreos, relacionou-se área do xilema ativo da palmeira com variáveis biométricas: diâmetro de base, altura total, frequência e diâmetro. A estreiteza desta relação foi determinada através do coeficiente de correlação de Pearson (r) e também através de regressões linear e não-linear (qual melhor representar a tendência dos dados). O foco não foi criar um modelo para determinação de área de xilema ativo, porém se as equações apresentarem parâmetros estatísticos satisfatórios (R<sup>2</sup>, S<sub>yx</sub>, F ( $F_{tab0,05}=5,12$ ;  $F_{tab0,01}=10,57$ ;  $F_{tab0,001}=22,86$ ), valor-p (níveis de significância: 0,05; 0,01; 0,001) e distribuição de resíduos), a melhor equação poderá ser utilizada para estimativa da área condutiva.

# 4.3. Comparação entre árvores e palmeiras

Resultados obtidos para cada grupo funcional (árvore e palmeira) serão comparados entre si. Uma das comparações serão diferenças nos padrões da área do xilema ativo entre e dentro de espécies do gênero *Eschweillera* (7 indivíduos). Este gênero foi selecionado para comparação por ser o que apresenta o maior número de indivíduos nesta amostragem, alem de ser o gênero mais frequente na área experimental (CARNEIRO, *et al.*, 2005). Esta comparação será baseada nos parâmetros estatísticos ( $R^2$  e r) obtidos por meio de regressões linear e não-linear e seus respectivos gráficos ( $F_{tab0,05}$ = 5,99;  $F_{tab0,01}$ =13,75;  $F_{tab0,001}$ =35,51) apresentados pelos indivíduos de *Eschweillera*, pelo povoamento de diversas espécies e *Euterpe precatoria* ao relacionar as variáveis biométricas e anatomia da madeira com área do xilema ativo e condutividade hidráulica (Ks).

# 5. RESULTADOS

# 5.1. Área do Xilema ativo: ÁRVORES

# 5.1.1. Descrição dos dados

Área do xilema ativo mensurado nos 34 indivíduos arbóreos variou entre 31,79 cm<sup>2</sup> até 950,7 cm<sup>2</sup>, sendo que a razão entre área do xilema ativo e área transversal ficou entre 10,4% e 100% (TABELA 3). A área do xilema ativo se diferenciou interespecificamente em aspectos como: ausência ou presenca de cerne (65% apresentaram cerne parcial ou totalmente visível); ausência ou presença de exsudatos (26% apresentaram algum tipo de exsudato); ocorrência de tiloses (50% com poros parcial ou totalmente obstruídos); fuste oco ou doença (38%); área do xilema ativo que atinge o cerne ou não (53% atingem o cerne) (TABELA 4 E FIGURA 13). A única característica predominante em todos os indivíduos foi ocorrência de poros difusos no lenho, que é uma característica comum em espécies arbóreas amazônicas (FERREIRA et al., 2004; MARQUES, 2008; MOUTINHO, 2008). Apesar da maioria das árvores amostradas apresentarem anéis de crescimento, estes não foram empecilhos para a determinação da área condutiva. O fato de 47% dos indivíduos não possuírem área condutiva atingindo o cerne já torna inviável determinadas metodologias de cálculo ou estimativa da área do xilema ativo que deduzem que toda área do alburno é condutiva. Esta metodologia foi utilizada em estudos por Giothiomi & Dougal (2012), Gartner (2002), Ryan (1989), dentre outros.

N	Espécies	Família	Altura Total (m)	DAP (cm)	Área do Xilema Ativo (cm²)	Área Transversal (cm²)	Área Condutiva/ Área Transversal (%)	Volume (DAP;Ht) (m <sup>3</sup> )	Diâmetro médio de vaso (µm)	Frequência média de vaso (un/mm <sup>2</sup> )	Comprimento médio de vaso (µm)
1	Cecropia sciadophylla Mart.	Urticaceae	16,50	16,64	214,92	217,47	98,83	0,2234	232,8	3,1	448,00
2	<i>Eschweilera wachenheimii</i> Sandwith	Lecythidaceae	12,00	10,04	78,38	79,17	99,01	0,0657	126	8	432,69
3	Vantanea micrantha Ducke	Humiriaceae	21,70	21,08	241,86	349,00	69,30	0,4174	176,4	3,25	758,97
4	Cecropia sciadophylla Mart.	Urticaceae	15,50	12,48	101,74	122,33	83,17	0,1170	238	2,5	441,47
5	Cecropia sciadophylla Mart.	Urticaceae	17,55	15,32	182,42	184,33	98,96	0,1918	210,4	3,2	500,37
6	Virola calophylla (Spruce) Warb.	Myristicaceae	22,50	29,76	648,79	695,59	93,27	0,8917	87,2	12,3	1020,67
7	Cordia silvestris Fresen.	<i>rdia silvestris</i> Fresen. Boraginaceae 19,80 20,60 124,11 333,29 37,24 0,3822		0,3822	105,2	5,1	331,60				
8	Protium heptaphyllum (Aubl.) March.	Burseraceae	11,20	9,00	36,83	63,62	57,89	0,0504	80,4	22	428,75
9	Neea madeirana Standl.	Nyctaginaceae	11,25	7,28	41,62	41,62	100,00	0,0320	58,8	12	147,67
10	Tachigali paniculata Aubl.	Fabaceae - Caesalpinoideae	14,20	8,60	53,86	58,09	92,72	0,0505	125,6	7,8	381,67
13	Duguetia flagellaris Huber	Annonaceae	13,00	9,20	66,48	66,48	100,00	0,0563	75,2	11,8	448,40
14	Chrysophyllum ucuquirana- branca (Aubrev & Pellegr) T. D. Penn.	Sapotaceae	20,10	18,04	72,23	255,60	28,26	0,2889	86	15,1	636,94
15	Ocotea neesiana (Miq.) Kosterm.	Lauraceae	20,00	17,96	76,62	253,34	30,25	0,2855	100	17,6	578,40
16	Eschweilera wachenheimii Sandwith	Lecythidaceae	22,50	18,40	186,74	265,90	70,23	0,3161	112	6,9	406
17	Virola surinamensis (Rol. Ex. Rottb.) Warb	Myristicaceae	28,50	36,40	950,70	1040,61	91,36	1,5207	110,4	6,9	1176,55
18	Eschweilera wachenheimii Sandwith	Lecythidaceae	19,00	18,16	91,60	259,01	35,36	0,2862	129,2	6,4	443,13
19	<i>Eschweilera wachenheimii</i> Sandwith	Lecythidaceae	18,00	16,04	44,59	202,07	22,07	0,2140	139,2	5,8	543,6
20	Mabea caudata Pax & K. Hoffm.	Euphorbiaceae	16,00	10,68	47,50	89,58	53,02	0,0847	134,4	5,6	701,54
21	Gustavia speciosa (Kunth) DC.	Lecythidaceae	19,00	17,36	133,91	236,70	56,57	0,2597	66	29,2	495,16
22	Jacaranda copaia (Aubl.) D. Don	Bignoniaceae	25,10	19,72	137,09	305,42	44,89	0,3843	151,6	3,3	595,94
23	Sclerolobium chrysophyllum Poepp.	Fabaceae - Caesalpinoideae	25,10	21,12	143,19	350,33	40,87	0,4456	212,4	3,1	482,12
24	Byrsonima crispa A. Juss	Malpighiaceae	16,00	16,28	95,82	208,16	46,03	0,2103	93,6	17,7	857,19
25	Mabea caudata Pax & K. Hoffm.	Euphorbiaceae	17,15	17,64	152,78	244,39	62,52	0,2575	126,8	4,95	681,15

Tabela 3. Sumário das características biométricas e anatômicas das árvores amostradas (n=34). Abreviações: DAP, diâmetro à altura do peito; Ht: altura total.

26	Vantanea micrantha Ducke	Humiriaceae	23,00	38,44	117,62	1160,53	10,14	1,5631	136,4	4,7	452,50
27	Brosimum utile (Kunth) Pittier	Moraceae	27,00	26,32	202,98	544,08	37,31	0,7386	118	6,5	470,31
28	Pourouma guianensis Aubl.	Urticaceae	19,00	26,92	210,83	569,17	37,04	0,6690	224	2,55	470,77
29	<i>Eschweilera odora</i> (Poepp. ex O. Berg)	Lecythidaceae	22,70	20,70	83,82	334,91	25,03	0,4090	130,4	5,95	622,80
30	Pouteria caimito Radlk.	Sapotaceae	22,60	25,08	262,75	494,02	53,19	0,6177	79,6	19,95	463,02
31	Bocageopsis multiflora (Mart.) R. E. Fries	Annonaceae	26,70	26,36	209,85	545,73	38,45	0,7376	122	6,6	410,75
32	Eschweilera fracta R. Knuth	Lecythidaceae	18,50	21,16	222,17	351,66	63,18	0,3936	113,2	6,85	1181,43
34	Micrandropsis scleroxylon W. Rodr.	Euphorbiaceae	28,00	27,32	259,36	586,21	44,24	0,8128	176,4	4,1	575,77
47	Iryanthera ulei Warb	Myristicaceae	23,20	17,68	192,69	245,50	78,49	0,2938	82	10	765,60
48	Caliptanthes spruceana Berg.	Myrtaceae	21,00	14,76	108,61	171,10	63,48	0,1909	76,4	18,5	479,76
49	Eschweilera wachenheimii Sandwith	Lecythidaceae	18,00	13,16	31,79	136,02	23,37	0,1397	103,2	9,8	395,17
	MÉDIA		19,57	18,77	171,36	325,33	58,40	0,39	127,62	9,09	572,68
DESVIO PADRÃO			4,68	7,43	177,62	258,48	27,02	0,03	49,22	6,50	225,37
	MÍNIMO		11,20	7,28	31,79	41,62	10,14	0,03	58,80	2,58	147,67
	MÁXIMO		28,50	38,44	950,70	1160,53	100	1,56	238	29,20	1181,43

N	INDIVÍDUOS	POROS	CERNE DISTINTO*	EXSUDATO	TILOSE	OCO	ÁREA ABRANGENTE
1	Cecropia sciadophylla	Difusos	-	-	-	Х	Х
2	Eschweilera wachenheimii	Difusos	Х	-	Х	Х	Х
3	Vantanea micrantha	Difusos	Х	-	Х	Х	Х
4	Cecropia sciadophylla	Difusos	-	-	-	-	Х
5	Cecropia sciadophylla	Difusos	-	-	-	Х	Х
6	Virola calophylla	Difusos	-	-	-	-	Х
7	Cordia silvestris	Difusos	X	-	Х	-	-
8	Protium heptaphyllum	Difusos	X	-	-	-	Х
9	Neea madeirana	Difusos	-	-	-	-	-
10	Tachigali paniculata	Difusos	-	-	-	Х	Х
13	Duguetia flagellaris	Difusos	Х	-	-	-	Х
14	Chrysophyllum ucuquirana-branca	Difusos	Х	Látex	-	-	-
15	Ocotea neesiana	Difusos	Х	-	-	Х	Х
16	Eschweilera wachenheimii	Difusos	Х	Resina	Х	Х	Х
17	Virola surinamensis	Difusos	-	Seiva	Х	Х	Х
18	Eschweilera wachenheimii	Difusos	Х	-	Х	Х	-
19	Eschweilera wachenheimii	Difusos	Х	-	-	Х	-
20	Mabea caudata	Difusos	-	-	Х	-	-
21	Gustavia speciosa	Difusos	X	-	-	-	-
22	Jacaranda copaia	Difusos	Х	-	Х	-	Х
23	Sclerolobium chrysophyllum	Difusos	Х	Látex	-	-	Х
24	Byrsonima crispa	Difusos	X	-	-	Х	-
25	Mabea caudata	Difusos	Х	-	Х	-	-
26	Vantanea micrantha	Difusos	X	-	Х	-	-
27	Brosimum utile	Difusos	Х	Resina	-	-	-
28	Pourouma guianensis	Difusos	X	Látex	-	-	Х
29	Eschweilera odora	Difusos	Х	-	Х	Х	-
30	Pouteria caimito	Difusos	-	-	Х	-	-
31	Bocageopsis multiflora	Difusos	Х	Seiva	-	-	Х
32	Eschweilera fracta	Difusos	Х	-	Х	X**	-
34	Micrandropsis scleroxylon	Difusos	Х	Látex	Х	-	-
47	Iryanthera ulei	Difusos	-	Resina	Х	-	Х
48	Caliptanthes spruceana	Difusos	-	-	Х	-	-
49	Eschweilera wachenheimii	Difusos	Х	_	Х	_	-
	TOTAL	34	22	9	17	13	18
	%	100	65	26	<u>5</u> 0	<u>3</u> 8	53

Tabela 4. Descrição das características físicas observadas em cada indivíduo amostrado. Observação: \*completamente visível= X; parcialmente visível= X. \*\*Doença.



Figura 13. Árvores amostradas após imersão no corante mostrando claramente a área onde o xilema é ativo. A) *Eschweillera wachenheimmii* (nº 2; seção mais abaixo na figura) e *Cecropia sciadophylla* (nº 4 e 5; outras duas seções na figura). B) *Sclerolobium chrysophyllum* (nº 23, DAP e copa; seções inferiores na figura) e *Eschweilera wachenheimii* (nº 16, acima na figura). C) Seções do DAP e copa de *Protium heptaphyllum* (nº 8).

### 5.1.2. Equações Alométricas

Tabela 5 sumariza os coeficientes e parâmetros estatísticos obtidos por meio de equações linear e não-linear para a determinação da variável do xilema ativo à partir de seis variáveis independentes (DAP, altura total, volume, diâmetro, frequência e comprimento de vasos). À partir destes parâmetros estatísticos e facilidade de obtenção, a variável escolhida para estimar área condutiva foi o DAP ( $F_{NLin}=27,32$ ;  $R^2_{aj}=0,46$ ; r=0,66). Em contrapartida, a variável que apresentou o pior ajuste foi a variável frequência de vasos ( $F_{NLin}=0,163$ ;  $R^2_{aj}=-0,005$ ; r=-0,10). Todas as variáveis apresentaram uma distribuição de resíduos com a mesma tendência para ambas as equações. Portanto, a distribuição de resíduos não foi considerada como parâmetro de seleção da melhor variável independente.

Tabela 5. Análise de regressão da área do xilema ativo com diâmetro à altura do peito (DAP, cm), altura total (m), volume (m<sup>3</sup>), diâmetro de vaso ( $\mu$ m), comprimento do elemento de vaso ( $\mu$ m) e frequência de vaso (n/mm<sup>2</sup>) utilizando o modelo linear y = a + bx e o modelo não-linear  $y = ax^b$ . Significância representada por \* (p<0,05); \*\* (p<0,01); \*\*\* (p<0,001) e *ns* para não significativo (p>0,05). E= erro padrão.

Variáveis	Modelo	a	b	3	R <sup>2</sup> <sub>aj</sub>	Syx%	r	F	р
DAP	Não-Linear	0,8227	1,7805	27,04	0,4606	0,773	0,6652	27,32	p<0,001***
	Linear	-130,53	15,897	23,10	0,4424	0,786		25,39	p<0,001***
Altura Total	Não-Linear	0,013	3,11	25,24	0,3343	0,858	0,5355	16,07	p<0,001***
	Linear	-230,09	20,33	26,13	0,2867	0,889		12,86	p<0,05**
Volume	Não-Linear	457,09	0,846	22,72	0,4606	0,773	0,6765	27,32	p<0,001***
(DAP)	Linear	436,43	28,13	22,78	0,4577	0,775		27,01	p<0,001***
Volume	Não-Linear	376,95	0,8171	22,23	0,4835	0,757	0,6968	29,96	p<0,001***
(DAP; Ht)	Linear	334,61	37,54	22,19	0,4855	0,755		30,20	p<0,001***
Diâmetro	Não-Linear	121,72	0,0715	30,92	0,00072	1,052	0,01352	0,0023	p=0,091 <sup>ns</sup>
de Vaso	Linear	165,3	0,0488	30,93	0,00018	1,053		0,0058	p=0,077 <sup>ns</sup>
Comprimento	Não-Linear	0,000007	2,628	18,39	0,6467	0,626	0,6929	58,58	p<0,001***
Elemento de Vaso	Linear	-166,63	0,6092	22,31	0,4797	0,759		29,49	p<0,001***
Frequência	Não-Linear	210,89	-0,106	30,86	-0,0051	1,049	-0,1025	0,163	p=0,624 <sup>ns</sup>
de Vaso	Linear	196,82	-2,79	30,77	-0,0106	1,047		0,339	p=0,564 <sup>ns</sup>

### 5.1.3. Variáveis Biométricas para estimativa de área condutiva

# 5.1.3.1. Diâmetro à altura do peito (DAP)

DAP apresentou parâmetros estatísticos similares entre os modelos linear e não-linear, assim, ambos os modelos poderiam ser utilizados para a estimativa da área do xilema ativo. O modelo não-linear foi escolhido por ser ligeiramente melhor do que o outro modelo. Coeficiente de determinação 0,46 e 66% de correlação de Pearson mostra um ajuste positivo entre DAP e área do xilema ativo (FIGURA 14). Apesar de apresentar um ajuste positivo, R<sup>2</sup><sub>aj</sub> obtido não foi tão elevado quanto em outros estudos. Este fato pode ter ocorrido por influência de propriedades biológicas e ecofisiológicas presentes nas árvores amostradas.



Figura 14. Representação da curva ajustada do modelo não linear para área do xilema ativo utilizando a variável DAP.

Os resultados obtidos na análise adicional da área do xilema ativo das seções obtidas logo abaixo da primeira inserção dos galhos (ou base da copa) apresentaram a mesma tendência e altos valores estatísticos que a variável DAP. Esta análise compreendeu 17 indivíduos das 34 árvores amostradas (TABELA 6). O diâmetro variou entre 4,1cm e 23,1cm e 25,7% e 100% para cobertura da área transversal pela área do xilema ativo. Seu ajuste utilizando o modelo não-linear resultou em um coeficiente de determinação 70% e correlação de Pearson 79% entre o diâmetro e área condutiva (FIGURA 15).

		Diâmetro	Área do Xilema	Área	
Ν	Espécie (n=17)	(cm)	Ativo (cm <sup>2</sup> )	Transversal (cm <sup>2</sup> )	%
3	Vantanea micrantha Ducke	4,4	15,21	15,21	100,00
5	Cecropia sciadophylla Mart.	5,9	12,25	27,34	44,82
6	Virola calophylla (Spruce) Warb.	7,3	36,05	41,85	86,14
8	Protium heptaphyllum (Aubl.) March.	7,6	37,18	45,36	81,95
9	Neea madeirana Standl.	7,8	46,51	47,78	97,33
10	Tachigali paniculata Aubl.	8,4	35,73	55,42	64,47
13	Duguetia flagellaris Huber	11,5	53,88	103,87	51,87
14	Chrysophyllum ucuquirana-branca T. D. Penn	12,4	72,92	120,76	60,39
15	Ocotea neesiana (Miq.) Kosterm.	13,2	86,40	136,85	63,14
16	Eschweillera wachenheimii Sandwith	13,6	56,54	145,27	38,92
17	Virola surinamensis Warb.	14	57,68	153,94	37,47
18	Eschweillera wachenheimii Sandwith	14,65	156,09	168,56	92,60
20	Mabea caudata (Pax & K.) Hoffm.	15,75	162,47	194,83	83,39
21	Gustavia speciosa (Kunth) DC.	16,9	69,54	224,32	31,00
23	Sclerolobium chrysophyllum Poepp.	18,6	69,80	271,72	25,69
24	Byrsonima crispa A. Juss.	22,35	181,36	392,32	46,23
25	Mabea caudata (Pax & K.) Hoffm.	23,15	361,43	420,91	85,87
	Média	12,61	86,37	146,47	64,08
	Desvio Padrão	5,40	84,13	118,67	23,80
	Mínimo	4,4	12,25	15,21	25,69
	Máximo	23,15	361,44	420,91	100

Tabela 6. Lista de espécies com amostras de seções da base da copa e suas respectivas dimensões.



Figura 15. Representação da curva ajustada com o modelo não-linear para a estimativa da área do xilema ativo com a variável diâmetro da base da copa.

### 5.1.3.2. Altura total

Comparada ao DAP, A altura apresentou um ajuste menos positivo em ambos os modelos. Apesar disto, são ajustes positivos que indicam que altura possui algum grau de influência sobre a formação da área condutiva, porém não tanto quanto o diâmetro. Ao comparar os parâmetros estatísticos observou-se que o melhor ajuste foi obtido a partir do modelo não-linear ( $F_{Nlin}$ = 16,07;  $R^2_{aj}$ = 0,33; r=0,54). Diferentemente do DAP, os parâmetros estatísticos dos ajustes foram bastante distintos entre si, indicando que somente o modelo não-linear poderia ser utilizado. A Figura 16 demonstra quanto os dados de altura estão mais dispersos do que DAP quando relacionado com área do xilema ativo.



Figura 16. Representação da curva do modelo não linear ajustada para área do xilema ativo utilizando a variável altura total.

#### 5.1.3.3. Volume

Volume é uma variável diretamente relacionada ao DAP. Com isto, já era previsto que seria uma variável altamente relacionada à área do xilema ativo (FIGURA 17). Parâmetros estatísticos mostram que o volume, quando calculado com a variável altura, resulta em um modelo mais preciso do que utilizando a variável DAP. Ao utilizar a equação de volume utilizando somente a variável DAP, os parâmetros estatísticos são idênticos aos resultantes do ajuste com o modelo não-linear utilizando a variável DAP.

O volume apresentou parâmetros muito similares entre os modelos lineares e nãolineares, podendo ambos serem utilizados para estimar área do xilema ativo ( $F_{Lin}$ = 30,20;  $R^2_{aj}$ = 0,4855/  $F_{NLin}$ = 29,96;  $R^2_{aj}$ =0,4835/ r= 0,6968). Apesar deste ajuste satisfatório, esta variável não foi selecionada como a melhor para estimativa devido a sua dificuldade de obtenção, quando comparada ao DAP.



Figura 17. Representação da curva ajustada do modelo não-linear para área do xilema ativo utilizando a variável volume.

#### 5.1.4. Anatomia da Madeira

### 5.1.4.1. Diâmetro do Vaso

O diâmetro de vaso não apresentou variação elevada entre espécies. A maioria das espécies foi incluída nas categorias intermediárias, variando entre 50-300 µm. Apesar de estas categorias abrangerem vasos considerados pequenos, médios e grandes, acima de 100 µm são considerados como vasos grandes, quando comparados às espécies de poros difusos no geral (TOMBESI *et al.*, 2010). Diâmetro de vaso variou entre 20 e 320 µm e uma média de 125,6 µm, valor no qual se encaixa na classificação como um vaso médio. Podendo considerar como um padrão da arquitetura hidráulica de árvores amazônicas (FIGURA 18).



Figura 18. Representação percentual da classificação diamétrica dos vasos das árvores amostradas.

Diâmetro de vaso não apresentou um ajuste satisfatório com nenhum dos modelos para estimativa da área condutiva e nem apresentou uma relação próxima entre estas variáveis ( $F_{NLin}=0,0023$ ;  $R_{aj}^2=0,00072/F_{Lin}=0,0058$ ;  $R_{aj}^2=0,000182/r=0,0135$ ). Parâmetros estatísticos indicam que esta variável não possui nenhum ou pouco efeito sobre a área do xilema ativo ao apresentar coeficiente de determinação e índice de correlação de Pearson próximos a zero, além de rejeitar-se valor de F e p (>0,05). Figura 19 demonstra quanto os dados estão dispersos.



Figura 19. Representação da curva ajustada do modelo não-linear para área do xilema ativo utilizando a variável diâmetro de vaso.

### 5.1.4.2. Comprimento de Elementos de Vaso

Ao contrário de diâmetro de vaso, indivíduos foram categorizados em mais classes em função do comprimento de elementos de vaso. Comprimento dos elementos de vaso variaram entre 70 e 2550 µm e média de 553,18 µm. A maioria foi classificada como comprimentos curtos, mas houve pelo menos um indivíduo para cada classe. Devido ao número de espécies amostradas neste estudo e que 54% foram classificadas como vasos curtos, este pode ser considerado também como um padrão das espécies amazônicas (FIGURA 20).



Figura 20. Representação percentual da classificação do comprimento dos elementos de vaso das árvores amostradas.

Também diferente dos resultados do diâmetro de vaso, parâmetros estatísticos para comprimento de elemento de vaso se apresentaram conclusivos ( $F_{Nlin}$ = 58,58;  $R_{aj}^2$ = 0,65/ $F_{Lin}$ = 29,49;  $R_{aj}^2$ = 0,48/ r= 0,69). Parâmetros indicaram um ajuste melhor do que DAP com, aproximadamente, 70% de correlação entre área do xilema ativo e comprimento de elemento de vaso e 65% do coeficiente de determinação para o modelo não-linear, que apresentou um ajuste melhor do que o modelo linear (FIGURA 21). Porém, semelhante à variável volume,

esta variável é de difícil obtenção, que necessita, alem do corte da árvore ou vegetal, análises laboriosas e de longa duração em laboratório.



Figura 21. Representação da curva ajustada do modelo não-linear para área do xilema ativo utilizando a variável comprimento do elemento de vaso.

## 5.1.4.3. Freqüência de Vasos

Semelhante ao comprimento de elementos de vaso, frequência de vasos também apresentou uma ampla variação entre a classificação dos indivíduos amostrados. Esta variação mostra o quanto as espécies estudadas variam entre si. A maioria das espécies apresentaram poucos ou pouco numerosos vasos por mm<sup>2</sup>. Frequência variou entre 1 a 56 vasos/mm<sup>2</sup> e uma média de 7 vasos/mm<sup>2</sup> (pouco numerosos). Já que 34% (poucos) e 28% (pouco numerosos) juntos representam mais do que metade dos indivíduos, pode-se dizer que o padrão para maioria espécies amazônicas é de apresentar uma frequência baixa de vasos (FIGURA 22).



Figura 22. Representação percentual da classificação da frequência de vasos das árvores amostradas.

Analisando os parâmetros estatísticos, frequência de vaso resultou em parâmetros indicam que esta variável não possui nenhuma influência sobre a área do xilema ativo, como diâmetro de vaso ( $F_{NLin}$ = 0,163;  $R_{aj}^2$ = -0,0051/  $F_{Lin}$ = 0,339;  $R_{aj}^2$ = -0,0106/ r= -0,103). Devido aos parâmetros negativos e valor de F e p rejeitados no nivel de significância 95%, acredita-se que dentre as variáveis analisadas, esta não possui nenhuma relação com a variação existente da área do xilema ativo nas espécies analisadas neste estudo (FIGURA 23).



Figura 23. Representação da curva ajustada do modelo linear para área do xilema ativo utilizando a variável frequência de vaso.

# 5.2. Condutividade Hidráulica: ÁRVORES

Figura 24 mostra a Condutividade hidráulica teórica (Ks) para os indivíduos arbóreos amostrados e indicando a alta variação entre as espécies. Isto já era esperado considerando a alta variabilidade de espécies com diferentes comportamentos ecológicos. Ks variou entre 0,09 e 23,35 kgm<sup>-1</sup>s<sup>-1</sup>MPa<sup>-1</sup>. A média foi 3,31 kgm<sup>-1</sup>s<sup>-1</sup>MPa<sup>-1</sup> e desvio padrão 4,591. Vinya *et al.* (2012) ao estudar 9 espécies africanas obteve valores de Ks entre 5,74 e 24,19 e Dettmann *et al* (2013) obteve com 4 espécies de altas altitudes do Chile entre 1,8 e 10,5 kgm<sup>-1</sup>s<sup>-1</sup>MPa<sup>-1</sup>.



Figura 24. Valores de condutividade hidráulica (Ks) para cada um dos 34 indivíduos arbóreos amostrados (eixo x= número designado a cada indivíduo).

### 5.2.1. Condutividade hidráulica e Variáveis biométricas e anatômicas

Como procedido para área do xilema ativo, foi necessário realizar análises de regressão para elucidar quais variáveis influenciam ou não a condutividade hidráulica. Porém, sem focar no desenvolvimento de equações alométricas para esta variável. Resultados estatísticos satisfatório poderão ser utilizados para este fim, mas para esta análise é somente para demonstrar a linha de tendência dos dados em relação a condutividade (TABELA 7).

Variáveis	Modelo	$R_{aj}^2$	r	F	р
DAP x Ks	Linear	0,0339	-0,1842	1,12	p=0,297 <sup>ns</sup>
	Não-Linear	0,0428		0,28	p=0,532 <sup>ns</sup>
Altura x Ks	Linear	0,0126	-0,1881	0,41	p=0,427 <sup>ns</sup>
	Não-Linear	0,0181		0,22	p=0,775 <sup>ns</sup>
Área do Xilema Ativo x Ks	Linear	0,0509	-0,1630	1,72	p=0,175 <sup>ns</sup>
	Não-Linear	0,0713		2,43	p=0,087 <sup>ns</sup>
Diâmetro de Vaso x Ks	Linear	0,6775	0,8231	67,23	p<0,001***
	Não-Linear	0,7504		96,24	p<0,001***
Frequência de Vaso x Ks	Linear	0.2406	-0.4910	10.14	p<0,05**

0,4938

Tabela 7. Parâmetros estatísticos de ajustes utilizando modelo linear e não-linear para relacionar variáveis biométricas e anatômicas à condutividade hidráulica de árvores. Significância representada por \* (p<0,05); \*\* (p<0,01); \*\*\* (p<0,001) e *ns* para não significativo (p>0,05).

# 5.2.1.1. Diâmetro à altura do peito, Altura e Área do Xilema ativo

Não-Linear

DAP apresentou praticamente os mesmos parâmetros estatísticos para ambos os modelos ( $R_{ajLin}^2=0,034$ ;  $R_{ajNLin}^2=0,043$ ). Os baixos valores do coeficiente de determinação indicam que DAP não influencia fortemente a condutividade hidráulica. Correlação -18% indica que o pouco que possa influenciar é de forma decrescente (FIGURA 25A).

Altura total apresentou resultados similares a DAP quanto à tendência da curva e dispersão dos pontos na Figura 25B. Coeficientes de determinação para modelo linear foi 1,3% e para não-linear, aproximadamente, 2%. Coeficiente de correlação também foi -18% demonstrando a tendência decrescente e pouco influenciando Ks.

Área do Xilema ativo apresentou parâmetros estatísticos superiores à DAP e altura, mas apresentando a mesma tendência negativa da curva (FIGURA 25C). Com coeficiente de determinação de, aproximadamente, 8% pelo modelo não-linear, este ajuste demonstra que área do xilema ativo possui uma influência baixa mas, ainda maior do que DAP e altura. Este resultado já era esperado, considerando que DAP não descrimina a porção não condutiva em sua medição. Porém, apresentou um coeficiente de correlação de -16% bastante similar às outras variáveis biométricas. Esta tendência negativa e descrescente é decorrente ao fato da área do xilema ativo ter sido a variável utilizada como denominador da equação de estimativa de Ks. Assim, já assumindo uma relação inversamente proporcional à variável a ser estimada.

p<0,05\*\*

31,22



Todas as três variáveis apresentaram dados variados e dispersos quando relacionadas à condutividade hidráulica.

Figura 25. Representação gráfica das linhas de tendências com modelo não-linear obtidas ao relacionar variáveis biométricas e anatômicas à condutividade hidráulica de árvores. A) Área do Xilema Ativo; B) DAP; C) Altura; D) Frequência de Vaso; E) Diâmetro de Vaso.

### 5.2.1.2. Diâmetro e Frequência de Vaso

Ambas variáveis referentes à anatomia do lenho obtiveram os melhores ajustes. Diferenciaram, principalmente, no coeficiente de correlação, onde diâmetro de vaso apresentou correlação de 82% (tendência crescente da curva) e frequência de vaso -49% (tendência decrescente da curva). Coeficiente de determinação obtido por meio do modelo não-linear para diâmetro de vaso foi 75% e frequência de vaso 49%. Estes parâmetros indicam que ambas as variáveis influenciam fortemente a condutividade hidráulica. Porém, apresentando tendências opostas. Quando o individuo apresenta diâmetro grande, frequência será menor e consequentemente Ks será mais alta (FIGURAS 25D e 25E).

#### 5.3. Gênero Eschweillera

Analisamos sete indivíduos do gênero *Eschweillera* para uma análise no nível de espécie para comparar com os resultados de povoamento. Posteriormente, discutiremos os três níveis: povoamento de árvores (variedade de padrões condutivos); espécie de palmeira (*Euterpe precatoria*: representante dos padrões condutivos presentes em todas as palmeiras); e espécie de árvore (*Eschweillera sp.*: espécie escolhida para representar os padrões condutivos dentro de uma espécie arbórea). Comparação será feita entre área do xilema ativo e condutividade hidráulica com DAP, altura total, diâmetro de vaso, frequência de vaso, e entre área do xilema ativo e condutividade hidráulica. Volume não foi comparado por já ser uma variável diretamente relacionada ao DAP. Ajustes não significativos (p>0,05) não foram descartados, pois os resultados foram satisfatórios ao demonstrarem a tendência dos dados por meio do modelo linear ou não-linear.

#### 5.3.1. Descrição dos dados

Tabela 8 mostra a diferença entre os indivíduos deste gênero. Nota-se que mesmo os indivíduos da mesma espécie se diferenciam com valores dobrados em altura, diâmetro e área do xilema ativo. Diâmetro e frequência de vaso não foram muito diferentes entre si. Apesar do

baixo número de indivíduos para esta amostragem, os resultados foram satisfatórios em indicar a tendência das relações entre as variáveis biométricas e anatômicas com área do xilema ativo e Ks.

Número	Nome Científico	Altura Total (m)	Diâmetro (cm)	Área do Xilema Ativo (cm <sup>2</sup> )	%	Diâmetro de Vaso (um)	Freq. de Vaso (um/mm <sup>2</sup> )	Ks
2	E. wachenheimii Sandwith	12	10,04	78,39	99,01	126	8,05	3,65
16	E. wachenheimii Sandwith	22,5	18,4	186,74	70,23	112	6,9	0,77
18	E. wachenheimii Sandwith	19	18,16	91,59	35,36	129,2	6,4	3,33
19	E. wachenheimii Sandwith	18	16,04	44,59	22,07	139,2	5,85	6,92
29	E. odora(Poepp. ex O. Berg)	22,7	20,7	83,82	25,03	130,4	5,95	3,36
32	E. fracta R. Knuth	18,5	21,16	222,17	63,18	113,2	6,85	0,73
49	E. wachenheimii Sandwith	18	13,16	31,79	23,37	103,2	9,8	3,06

Tabela 8. Descrição das variáveis biométricas e anatômicas dos indivíduos pertencentes ao gênero Eschweillera.

# 5.3.1.1. Área do Xilema Ativo: Eschweillera

Dentre as variáveis analisadas, DAP se apresentou novamente como a variável mais fortemente relacionada à área do xilema ativo com coeficiente de determinação 35% com o modelo linear e 59% correlação (TABELA 9) com tendência crescente (FIGURA 26A). Estes parâmetros são próximos aos encontrados nas análises do povoamento.

Altura apresentou baixos valores de coeficiente de determinação para ambos os modelos, porém foi ligeiramente mais elevado por meio do modelo linear (R<sup>2</sup><sub>ajLin</sub>=0,094). Correlação foi de 31%, mostrando que esta variável tem pouca influência sobre a formação da área do xilema ativo (FIGURA 26B). Estes parâmetros estatísticos indicam a mesma tendência obtida para o povoamento arbóreo, mas diferente de DAP, com valores mais baixos.

Diâmetro de vaso apresentou parâmetros estatísticos baixos, mas maiores do que na análise com dados do povoamento. O ajuste com modelo linear resultou em um coeficiente de determinação de 12%. Coeficiente de correlação, diferentemente dos resultados do povoamento, apresentou tendência negativa (r=-0,35), mas demonstrando que há alguma influência sobre área do xilema ativo (FIGURA 26C). Este resultado de correlação também foi superior aos resultados de povoamento, que apesar de positiva obteve apenas 1,3% de correlação.

Frequência de vaso, como diâmetro de vaso, também apresentou valores superiores aos obtidos na análise de povoamento. Porém, diferentemente de diâmetro de vaso, a tendência tambem foi negativa (FIGURA 26D) analisando por espécie (r=-0,26). Coeficiente de determinação com modelo não-linear foi de, aproximadamente, 12%, indicando uma influencia mínima sobre a área do xilema ativo.

Tabela 9. Descrição dos parâmetros estatísticos resultantes das análises de regressão dos modelos linear e nãolinear entre variáveis biométricas e anatômicas com área do xilema ativo. Significância representada por (F>0,05); \*\* (F> 0,01); \*\*\* (F> 0,001) e *ns* para não significativo (F<0,05).

Variáveis	Modelo	R <sub>aj</sub> <sup>2</sup>	r	F
DAP x Área do Xilema Ativo	Linear	0,3536	0,5946	17,50**
	Não-Linear	0,3052		14,06**
Altura x Área do Xilema Ativo	Linear	0,0941	0,3068	3,33 <sup>ns</sup>
	Não-Linear	0,0729		0,24 <sup>ns</sup>
Diâmetro de Vaso x	Linear	0,1206	-0,3472	4,39 <sup>ns</sup>
Área do Xilema Ativo	Não-Linear	0,0621		2,13 <sup>ns</sup>
Frequência de Vaso x	Linear	0,0708	-0,2661	2,44 <sup>ns</sup>
Área do Xilema Ativo	Não-Linear	0,1179		4,15 <sup>ns</sup>



Figura 26. Representação gráfica das melhores equações obtidas pelas análises de regressão para demonstrar a tendência dos dados de *Eschweillera* com área do xilema ativo.

# 5.3.1.2. Condutividade Hidráulica: Eschweillera

Todas as variáveis analisadas com condutividade hidráulica apresentaram as mesmas tendências aos dados do povoamento (FIGURA 27 e TABELA 10). DAP apresentou, aproximadamente, 20% de coeficiente de determinação com o modelo não-linear e -38% de correlação. Indicando que influencia a condutividade hidráulica, mas de forma decrescente (FIGURA 27A).

Altura apresentou parâmetros estatísticos melhores do que no povoamento, mas ainda baixos. Com coeficiente de determinação 1,2% com o modelo não-linear e também com correlação próxima a -30%, como DAP (FIGURA 27B).

Área do xilema ativo foi a única variável relacionada à Ks que apresentou a mesma tendência dos dados do povoamento, mas com parâmetros estatísticos mais elevados. Apesar de correlação ter sido negativa (r=-80%), este parâmetro indica que quanto maior for área do xilema ativo, menor será Ks. Ou seja, área do xilema ativo influencia fortemente de forma negativa a condutividade hidráulica (FIGURA 27C). Este resultado é corroborado com o coeficiente de determinação de 65% com o modelo linear.

Tabela	10. ]	Descrição	dos parâmetr	ros estatístico	os resul	tantes das ar	nálises o	de regres	ssão com	modelos	s linear e não-
linear	com	variáveis	biométricas	e anatômic	as com	condutivida	ade hid	lráulica	(Ks) do	gênero	Eschweillera
Signifi	cânci	a represei	ntada por *(F:	>0,05); ** (I	-> 0,01	); *** (F>0,	001) e i	ns para 1	não signi	ficativo (	(F<0,05).

Variáveis	Modelo	$R_{aj}^{2}$	r	F
DAP x Ks	Linear	0,1443	-0,3798	5,39*
	Não-Linear	0,1074		3,25 <sup>ns</sup>
Altura x Ks	Linear	0,0928	-0,3047	3,28 <sup>ns</sup>
	Não-Linear	0,0123		0,39 <sup>ns</sup>
Área do Xilema Ativo x Ks	Linear	0,6455	-0,8034	58,27***
	Não-Linear	0,2051		8,25**
Diâmetro de Vaso x Ks	Linear	0,5412	0,7357	37,75***
	Não-Linear	0,6091		49,87***
Frequência de Vaso x Ks	Linear	0,0466	-0,2158	1,56 <sup>ns</sup>
	Não-Linear	0,0518		1,73 <sup>ns</sup>
Outra variável fortemente relacionada, porém de forma positiva (r=74%), foi diâmetro de vaso (FIGURA 27D). O ajuste não foi superior ao do povoamento, mas apresentou coeficiente de determinação elevado por meio do modelo não-linear, confirmando a influência da dimensão do vaso sobre a condutividade ( $R^2_{ajNLin}=0,61$ ).

Frequência de vaso apresentou resultados estatísticos inferiores aos dados do povoamento, mas apresentando o mesmo comportamento: tendência decrescente da relação (FIGURA 27E) e baixa influência desta variável com condutividade hidráulica ( $R^2_{ajNLin}$ = 0,052; r=-0,2158).



Figura 27. Representação gráfica das equações que apresentaram melhor ajuste para demonstrar a tendência dos dados do gênero *Eschweillera*.

## 5.4. Área do Xilema Ativo: PALMEIRAS

#### 5.4.1. Descrição dos Dados

As palmeiras açaí amostradas neste estudo apresentaram diâmetro de base entre 11,7 e 16,6 cm. O diâmetro desta espécie varia no entorno de 4-23 cm (HENDERSON *et al.*, 1995). Portanto, pode-se considerar que estes indivíduos são de porte médio. Altura também está de acordo com Henderson *et al.* (1995), que afirma que a altura desta espécie atinge de 3 a 20 m, sendo que nesta amostragem abrangeu desde 7,4 a 19,6 m. Diferenças entre diâmetro de base e copa chegam a praticamente 50% (TABELA 11). Área do xilema ativo variou entre 54,7 e 155,5 cm<sup>2</sup> na altura da base entre 3,77 e 15,62 cm<sup>2</sup> (TABELA 11).

N=10	BASE			СОРА					
Número	Ht (m)	DAB (cm)	Área do Xilema Ativo (cm²)	Diâmetro de Vaso (µm)	Frequência de Vaso (µm)	DAC (cm)	Área do Xilema Ativo (cm²)	Diâmetro de Vaso (µm)	Frequência de Vaso (µm)
1	19,6	12,8	95,50	353,8	1,5	8,5	5,75	254,0	2
4	16	15,5	155,50	310,8	2	8,3	15,62	319,5	2,5
5	8	14	97,90	304,0	1	6,2	6,41	241,2	3
7	9,4	12,8	83,90	302,2	2	5	3,77	187,9	2,8
11	14,5	16,6	137,10	286,0	1	7,2	7,53	241,4	4
12	16,4	12,8	89,60	285,0	1	8,5	10,25	177,7	3,2
13	11,8	11,7	54,70	247,5	1,5	7,1	6,18	245,0	3
14	7,4	15,1	116,90	253,2	1	7,7	8,96	211,7	2,2
16	14,5	16,2	111,90	248,0	2	6,4	5,78	192,5	2,4
23	7,4	13,2	93,84	292,0	1	6,8	8,96	256,0	3
Total	125,00	140,70	1036,84	2882,40	14,00	71,70	79,21	2326,9	28,10
Média	12,50	14,07	103,68	288,20	1,40	7,17	7,92	232,70	2,81
D. Pad.	4,32	1,68	28,34	32,96	0,46	1,13	3,31	42,06	0,57
Mínimo	7,40	11,70	54,70	247,50	1,00	5,00	3,77	177,77	2,00
Máximo	19,60	16,60	155,50	353,80	2,00	8,50	15,62	319,50	4,00

Tabela 11. Detalhamento das características biométricas das palmeiras açaí amostradas.

As variáveis referentes à anatomia da madeira variaram entre 247,5 a 353,8 µm em diâmetro de vaso e 1 a 2 vasos por mm<sup>2</sup> à altura da base. À altura da copa, variaram entre 177,7 e 319,5 µm e 2 a 4 vasos por mm<sup>2</sup>, respectivamente (FIGURA 28). Não houve grande variação entre diâmetro de vaso na base e na copa, porém frequência de vaso na base foi o dobro em relação à altura da copa. Pela classificação COPANT (1974), pode-se considerar, a

partir da média dos diâmetros de vasos mensurados, que ambos os segmentos possuem vasos de condução grandes ( $\bar{x}_{Base}$ = 289 µm;  $\bar{x}_{Copa}$ =233 µm).



Figura 28. Tamanho e frequência dos feixes vasculares na base e na copa de um indivíduo de *Euterpe precatoria* (aumento em 20x (base) e 30x (copa) utilizando Microscópio Estéreoscópico (Lupa) LABOMED CZM4).

## 5.4.2. Comparação com outras espécies

Para confirmar o padrão observado na espécie *Euterpe precatoria*, também se analisou a área do xilema ativo de outras duas espécies de grande ocorrência na área de estudo e também na Amazônia central brasileira: *Oenocarpus bataua* Mart. e *Oenocarpus bacaba* Mart (HENDERSON *et al.*, 1995). *Oenocarpus bacaba* apresentou área do xilema ativo igual a 105,28 cm<sup>2</sup> equivalente a 31% da área transversal. *Oenocarpus bataua* apresentou 311,61 cm<sup>2</sup> que equivale a 75%. As médias obtidas para *Euterpe precatoria* foram DAB<sub>E.precatoria</sub>= 14,07 cm e área do xilema ativo= 103,69 cm<sup>2</sup> (%=66%). As diferenças diamétricas entre os indivíduos foram divergentes (DAB<sub>O.bacaba</sub>= 20,9 cm; DAB<sub>O.bataua</sub>= 23 cm). Portanto, a comparação foi baseada na porcentagem de cobertura da área condutiva (%) sobre a área transversal e o padrão visual das seções.

Observando a figura 29 com as imagens das seções analisadas de cada espécie, observa-se que a maior diferença entre elas são tamanho e densidade de feixes vasculares. No entanto, apresentam similaridades como uma área condutiva contínua, apresentando um centro pouco condutivo ou nulo (Observação: centro dos indivíduos de *O. bataua* (FIGURA 29A) e *O. bacaba* (FIGURA 29B) equivalente à região com proliferação fúngica), e maior concentração de feixes vasculares próximos à casca.

*Oenocarpus bataua* (FIGURA 29A) apresentou a maior área do xilema ativo dentre as espécies (75% da seção) com feixes vasculares de tamanho intermediários comparados às outras duas espécies. Consequentemente, uma densidade intermediária de feixes. *Oenocarpus bacaba* (FIGURA 29B) apresentou a menor área do xilema ativo (31%), porém com feixes vasculares menores do que *O. bataua* e *E. precatoria*. Com isto, apresentando a maior densidade de feixes das três espécies. Já *Euterpe precatoria* (FIGURA 29C) apresentou cerca de 70% de sua seção transversal como condutiva, mas com os maiores feixes vasculares e a menor densidade das três espécies. Apesar da análise anatômica ter sido realizada somente em indivíduos de *Euterpe precatoria*, as observações a olho nu são suficientes para afirmar esta descrição da densidade e tamanho de feixes vasculares das outras duas espécies. Os pontos escuros observados nas figuras são referentes às células parenquimáticas escurecida por taninos ao redor dos feixes vasculares (RICH, 1987).



Figura 29. Imagem das seções de cada espécie de palmeira à direita. À esquerda, visão detalhada dos feixes vasculares. A) *Oenocarpus bataua*; B) *Oenocarpus bacaba*; C) *Euterpe precatoria*. FONTE: Arquivo pessoal.

## 5.4.3. Variáveis Biométricas e Anatômicas relacionadas à Área do xilema ativo

Diferentemente das análises de regressão realizadas para a base de dados das árvores, o objetivo destes ajustes para palmeiras foi para determinar se a tendência e a relação entre as variáveis biométricas e anatômicas são lineares ou exponencial, crescente ou decrescente. Apesar do objetivo das análises executadas para o grupo funcional das palmeiras ser somente para determinar tendência de curva/reta e a relação entre as variáveis, as regressões que apresentaram parâmetros estatísticos satisfatórios poderão ser utilizadas como modelos alométricos para determinação da área do xilema ativo em palmeiras nesta região.

Tabela 12. Parâmetros estatísticos obtidos por meio do ajuste de modelos lineares e não-lineares para palmeiras. Significância representada por \* (p<0,05); \*\* (p<0,01); \*\*\* (p<0,001) e *ns* para não significativo (p>0,05).

Variáveis	Segmento	Modelo	$R_{aj}^2$	r	F	р
Diâmetro x	Base	Linear	0,7425	0,8616	23,06	p<0,05**
Área do Xilema Ativo		Não-Linear	0,7680		20,10	p<0,05**
	Copa	Linear	0,4982	0,6325	7,94	p<0,01*
		Não-Linear	0,5251		7,78	p<0,01*
Altura x	Base	Linear	0,0538	0,2319	0,46	p=0,518 <sup>ns</sup>
Área do Xilema Ativo		Não-Linear	0,0321		0,27	p=0,984 <sup>ns</sup>
	Сора	Linear	0,1369	0,2017	1,27	p=0,202 <sup>ns</sup>
	-	Não-Linear	0,0667		0,57	p=0,415 <sup>ns</sup>
Diâmetro de Vaso x	Base	Linear	0,0265	0,1664	0,22	p=0,646 <sup>ns</sup>
Área do Xilema Ativo		Não-Linear	0,0290		0,25	p=0,622 <sup>ns</sup>
	Сора	Linear	0,2837	0,5827	7,44	p=0,113 <sup>ns</sup>
	•	Não-Linear	0,4360		7,59	p=0,099 <sup>ns</sup>
Frequência de Vaso x	Base	Linear	0,0523	-0,2286	0,44	p=0,525 <sup>ns</sup>
Área do Xilema Ativo		Não-Linear	0,0241		0,20	p=0,991 <sup>ns</sup>
	Сора	Linear	0,0090	-0,0187	0,02	p=0,393 <sup>ns</sup>
	L	Não-Linear	0,1129	,	1,02	p=0,136 <sup>ns</sup>

## 5.4.3.1. Diâmetro de base e de copa

Área do xilema ativo de ambos os segmentos apresentaram altos níveis de relação com diâmetro. Diâmetro de base apresentou correlação de 86% e coeficiente de determinação 76% e diâmetro de copa 63% de correlação e 52% de coeficiente de determinação ambos com modelo não-linear (TABELA 12). A partir das curvas ajustadas (FIGURA 30A) é possível

observar que a dispersão dos pontos do segmento copa são mais agrupados por causa do diâmetro limitado neste segmento. Porém, ambos apresentando a tendência crescente da área do xilema ativo em seguir o crescimento diamétrico.



Figura 30. Representação gráfica das curvas de tendência entre as variáveis biométricas e anatômicas do lenho da copa e base das palmeiras com a área do xilema ativo. A) Diâmetro de base e de copa; B) Altura total; C) Diâmetro de Vaso; D) Frequência de Vaso. Observação: (•) Base; (•) Copa.

#### 5.4.3.2. Altura Total

Altura total não apresentou parâmetros estatísticos tão elevados quanto diâmetro, mas apresentou resultados crescentes. Coeficiente de determinação para base foi de 5% e

correlação 23% e para copa 14% e 20%, respectivamente. Ambos tiveram tendências lineares em sua relação com área do xilema ativo. A inclinação pouco acentuada da reta equivalente ao segmento da copa indica que o crescimento da área do xilema ativo pode não ser tão pronunciado com o aumento da altura total do indivíduo quanto à base (FIGURA 30B). Ou seja, a base aumenta a área do xilema ativo junto com a altura, mas não tanto quanto diâmetro ( $r_{DAP}$ = 0,86;  $r_{Altura}$ = 0,23). Enquanto o segmento na base da copa não apresentou grande variação em seus valores da área condutiva nas diferentes alturas.

## 5.4.3.3. Diâmetro de Vaso

Esta variável apresentou a mesma tendência da relação entre diâmetro e área do xilema ativo. Diâmetro de vaso à altura da base apresentou uma tendência não-linear e crescente com coeficiente de determinação em torno de 3% e correlação 16% (FIGURA 30C). Já à altura da copa, apresentou também uma tendência crescente também com modelo não-linear. Copa apresentou coeficiente de determinação em torno de 43% e correlação de 58%. Apesar de apresentar uma área condutiva menor do que a base, o aumento da área do xilema ativo aparentemente acaba induzindo a expansão destes dutos. Além disso, diferentemente do diâmetro em que os dados estavam agrupados e distantes dos dados da base, a copa apresentou valores altos de diâmetro de vaso tanto quanto a base.

## 5.4.3.4. Frequência de Vaso

Diferente das outras três variáveis, frequência de vaso apresentou uma tendência oposta, em que a base apresentou valores inferiores de frequência do que a copa. Base apresentou coeficiente de determinação de 5% e correlação de -22% utilizando o modelo linear com tendência crescente (FIGURA 30D). Já a copa apresentou coeficiente de determinação 11%, porém com correlação negativa (r= -2%) com o modelo não-linear. Este resultado negativo indica que a tendência desta relação é decrescente e com baixa relação entre elas. Apesar desta variável não ser relacionada à área do xilema ativo, este resultado

expõe que quanto maior for o diâmetro da seção (por exemplo, base), menor será a frequência de vaso.

## 5.5. Condutividade Hidráulica: PALMEIRAS

#### 5.5.1. Descrição dos dados

Condutividade hidráulica (Ks) para base variou entre 9,64 e 46,99 kgm<sup>-1</sup>sMPa<sup>-1</sup> e copa entre 27,47 e 191,81 kgm<sup>-1</sup>sMPa<sup>-1</sup> (FIGURA 31). Tabela 13 também está discorrendo os valores da área do xilema ativo e diâmetro de vaso por serem as variáveis utilizadas na equação de estimativa de Ks. À partir destas variáveis, podemos observar que os valores máximos e mínimos de Ks da base e da copa correspondem ao maior e um dos menores vasos das palmeiras amostradas. Ambos apresentaram áreas do xilema ativo que não era necessariamente as menores ou maiores.

		BASE			COPA	
Ν	Ks	Ár. X. Ativo	D. Vaso	Ks	Ár. X. Ativo	D. Vaso
1	46,99	95,50	353,75	187,86	8,96	254,00
4	17,80	155,51	310,77	191,81	15,62	319,55
5	24,45	97,86	304,00	144,42	3,77	241,15
7	18,67	83,91	302,22	92,30	5,78	187,89
11	12,68	137,10	286,00	142,92	7,53	241,43
12	18,93	89,64	285,00	27,47	8,96	177,73
13	23,32	54,70	247,50	158,73	6,41	245,00
14	10,51	116,87	253,18	67,37	10,25	211,67
16	9,64	111,95	248,00	78,06	5,75	192,50
23	21,55	93,84	292,00	156,38	6,13	256,00
	Média Ks=	20,45	S= 10,6	Média Ks=	124,73	S= 55,2

Tabela 13. Lista dos resultados de condutividade hidráulica (Ks) e suas respectivas áreas condutivas e diâmetro de vaso. Observação: (II) Máximo; (III) Mínimo.



Figura 31. Gráfico de barras representando os valores de Ks para base e copa.

## 5.5.2. Ks e Variáveis Biométricas e Anatômicas

Apesar de aparentemente os valores do diâmetro de vaso indicar ser a variável que mais influencia Ks. Foi necessário realizar análises de regressão com os mesmos modelos lineares e não-lineares para confirmar esta relação e quais outras variáveis podem estar influenciando a condutividade hidráulica (TABELA 13).

## 5.5.2.1. Área do Xilema Ativo

A relação entre a área do xilema ativo e Ks não foi tão elevada quanto esperado. Para base, o coeficiente de determinação foi de 17% e a correlação de -35% com o modelo nãolinear (TABELA 14). Ou seja, área do xilema ativo não influencia fortemente Ks na base. Porém, o pouco que influencia é de forma negativa. Com isto, apresentando a tendência decrescente da reta na figura 32A.

Já o segmento da copa apresentou parâmetros estatísticos baixos com coeficiente de determinação de, aproximadamente, 3%, mas com correlação positiva (r= 0,002) utilizando o

modelo linear. Com isto, a reta apresentou tendência crescente. Como os segmentos da copa possuíam diâmetro reduzido, consequentemente, a área do xilema ativo também seria menor do que a base. Mas, ao analisar a figura 32A, nota-se que há uma alta variação dos dados Ks (S=55,2) e provavelmente esta é a razão pelos parâmetros estatísticos fracos.

Comparando a tendência das retas e a dispersão dos dados da base e da copa na figura 32A, nota-se que a área do xilema ativo e Ks apresentam um comportamento oposto entre os segmentos. Enquanto a base abrange um tamanho maior de área condutiva entre os indivíduos, não apresenta Ks acima de 50. Já os segmentos da copa, que apresentaram área do xilema ativo menor do que 15 cm<sup>2</sup> resultaram em uma Ks praticamente 200. Com isto, acredita-se que quanto maior a área condutiva, menor será Ks.

Tabela 14. Descrição dos parâmetros estatísticos resultantes das análises de regressão para modelos linear e nãolinear entre condutividade hidráulica e variáveis biométricas e anatômicas em palmeiras. Significância representada por \* (p<0,05); \*\* (p<0,01); \*\*\* (p<0,001) e *ns* para não significativo (p>0,05).

Variáveis	Segmento	Modelo	$R_{aj}^2$	r	F	р
Área do Xilema Ativo x Ks	Base	Linear	0,1232	-0,3510	1,12	p=0,320 <sup>ns</sup>
		Não-Linear	0,1756		0,50	p=0,635 <sup>ns</sup>
	Copa	Linear	0,0259	0,1610	0,21	p=0,657 <sup>ns</sup>
	_	Não-Linear	0,0020		0,02	p=0,934 <sup>ns</sup>
Altura x Ks	Base	Linear	0,1633	0,4040	1,56	p=0,247 <sup>ns</sup>
		Não-Linear	0,0589		0,51	p=0,523 <sup>ns</sup>
	Copa	Linear	0,0298	0,1726	0,25	p=0,633 <sup>ns</sup>
	-	Não-Linear	0,0189		0,16	p=0,915 <sup>ns</sup>
Diâmetro x Ks	Base	Linear	0,3454	-0,5877	4,22	p=0,074 <sup>ns</sup>
		Não-Linear	0,4879		3,56	p=0,095 <sup>ns</sup>
	Сора	Linear	0,0173	0,1315	0,14	p=0,717 <sup>ns</sup>
	-	Não-Linear	0,0169		0,14	p=0,774 <sup>ns</sup>
Diâmetro de Vaso x Ks	Base	Linear	0,5832	0,7764	11,19	p<0,001***
		Não-Linear	0,5362		10,09	p<0,001***
	Copa	Linear	0,7889	0,8882	1,83	p<0,01**
	_	Não-Linear	0,7107		2,58	p<0,01**
Frequência de Vaso x Ks	Base	Linear	0,0540	-0,0126	0,46	p=0,478 <sup>ns</sup>
-		Não-Linear	0,0685		0,59	p=0,380 <sup>ns</sup>
	Сора	Linear	0,0038	-0,0616	0,03	p=0,866 <sup>ns</sup>
		Não-Linear	0,0057		0,05	p=0,753 <sup>ns</sup>



Figura 32. Representação gráfica das curvas de tendência entre as variáveis biométricas e anatômicas do lenho da copa e base das palmeiras com condutividade hidráulica. A) Área do xilema ativo; B) Diâmetro; C) Altura total; D) Diâmetro de vaso; E) Frequência de vaso. Observação: (•) Base; (•) Copa.

### 5.5.2.2. Diâmetro da base e da copa

Diâmetro dos segmentos apresentou a mesma tendência da área do xilema ativo. Considerando que ambas variáveis são relacionadas, já se esperava que os resultados fossem similares. Porém, parâmetros estatísticos da base mostraram um alto coeficiente de determinação (48%) enquanto a copa apresentou apenas 1,7%. Outra diferença foi ao comparar coeficiente de correlação, em que a base apresentou -59% e copa 13%. O melhor modelo para base foi o modelo não-linear e para a copa o linear. Analisando ambos os parâmetros e a curva da base, nota-se que o diâmetro não apresenta dados tão dispersos quanto os da copa (FIGURA 32B). Com isto, resultando em um ajuste mais preciso. Base também apresentou uma correlação com a variável Ks bastante alta, apesar de negativa. O valor negativo ditou a tendência decrescente da relação. Novamente os dados da copa apresentaram distribuição bastante dispersa e variada, resultando em um ajuste pior (baixo R<sup>2</sup>). Correlação positiva ocasionou tendência crescente dos dados.

### 5.5.2.3. Altura total

Analisando a figura 32C representando a relação da altura com Ks, é evidente que esta apresentou uma tendência diferente das outras duas variáveis biométricas. Ambos os segmentos apresentaram tendência crescente ( $r_{Base}$ = 0,404;  $r_{Copa}$ = 0,173), porém com coeficientes de determinação baixos ( $R^{2}_{ajBase}$ =0,163;  $R^{2}_{ajCopa}$ = 0,03). Base apresentou o melhor ajuste com o modelo linear por novamente apresentar os dados menos dispersos do que a copa (FIGURA 32C). Mas, ambas apresentam valores de Ks similares em indivíduos baixos e altos. Resultado similar ao observado na relação altura total e área do xilema ativo.

#### 5.5.2.4. Diâmetro de Vaso

Diâmetro de vaso apresentou a mesma tendência encontrada na relação com área do xilema ativo. Ambos os segmentos apresentaram a tendência crescente, em que quanto maior é a dimensão do vaso maior será a condutividade. Mas, diferentemente da análise com área do

xilema ativo, o segmento que apresentou os valores superiores foi o da copa. A base apresentou coeficiente de determinação 58% com modelo linear e 76% de correlação (FIGURA 32D). Copa apresentou 79% e 89%, respectivamente, também com modelo linear. Ambas apresentaram ajustes satisfatórios, porém os valores superiores do segmento copa indicam que a variedade de tamanho de vasos presentes nesta altura influencia a condutividade hidráulica. Como a base possui tamanho de vasos menos variados, consequentemente apresentou um ajuste ligeiramente inferior.

## 5.5.2.5. Frequência de Vaso

Em contrapartida à variável diâmetro de vaso, frequência se apresentou com tendência decrescente (FIGURA 32E) para ambos os segmentos ( $r_{Base}$ = -0,013;  $r_{Copa}$ = -0,062). Além de serem pouco correlacionadas, Ks e frequência de vaso resultaram em coeficientes de determinação baixos para ambos os segmentos ( $R^2_{ajBase}$ = 0,054 (modelo linear);  $R^2_{ajCopa}$ = 0,0068 (modelo não-linear)). Assim, mostrando que o tamanho do duto é mais influente do que o número de dutos que existem.

## 6. DISCUSSÕES

## 6.1. Área do Xilema Ativo: ÁRVORES

Os valores das dimensões da área do xilema ativo encontrados neste estudo são similares ao encontrado em outras florestas tropicais, como Granier *et al.* (1996) e Anhuf *et al.* (1999). O primeiro encontrou entre 103 e 796 cm<sup>2</sup> de área condutiva em 9 espécies arbóreas na Guiana Francesa. O segundo entre 26 e 646 cm<sup>2</sup> em 8 espécies arbóreas na Venezuela. Outros estudos em florestas tropicais encontraram valores entre 73 e 139 cm<sup>2</sup> e 31 e 49% de cobertura da área transversal (7 espécies) em uma área de floresta inundável na Amazônia Central brasileira (PAROLIN *et al.*, 2008); 2 e 51 cm<sup>2</sup> (5 espécies) no Panamá (ANDRADE *et al.*, 2008); e 6 e 39 cm<sup>2</sup> (4 espécies) no cerrado brasileiro (MEINZER *et al.*, 1999).

## 6.1.1. Variáveis Biométricas para estimativa de área condutiva

## 6.1.1.1. Diâmetro à altura do peito (DAP)

Apesar dos parâmetros estatísticos não serem muito elevados, DAP foi a variável selecionada como a melhor para a estimativa da área do xilema ativo. Outros autores também concluíram que DAP era a melhor variável para esta estimativa, como Vertessy *et al.* (1995), Kumagai *et al.* (2004), Lamberty *et al.* (2002), Gebauer *et al.* (2008), Horna, *et al.* (2011) e Meinzer *et al.* (2011). Esta alta correlação entre DAP e área do xilema ativo é baseada na hipótese de que quanto maior é o crescimento da árvore, maior será sua exigência hídrica. Para suprir a demanda de carbono necessária para o incremento diamétrico e produção de folhas, as árvores necessitam maximizar sua absorção de água e consequentemente aumentam a área do xilema ativo para conseguir transportar este volume de água (GEBAUER *et al.*, 2008). Porém há fatores que podem minimizar este transporte e acreditamos que são estes fatores que proporcionaram parâmetros estatísticos menores que o esperado.

A principal razão especulada para explicar os baixos valores dos parâmetros estatísticos é devido à diferença entre os indivíduos arbóreos, que incluem diversas características. Por exemplo, espécies de diferentes estágios sucessionais são responsáveis por diferentes taxas de transpiração, consequentemente alterando a área do xilema ativo.

Wullscheleger *et al.* (2001) e Horna *et al.* (2011) expõem que árvores pioneiras ou heliófila (espécies exigentes por luz) são mais suscetíveis a perder um maior volume de água. Para compensar esta liberação de água para atmosfera, estas espécies necessitam de uma área condutiva maior para transportar este volume elevado. A espécie *Cecropia sciadophylla* presente dentre os amostrados é uma árvore pioneira típica na região amazônica. Portanto, é uma espécie exposta a uma alta taxa de incidência de radiação solar para manter sua funcionalidade metabólica. Esta exposição causa uma elevação na taxa de transpiração e explica a alta porcentagem ou total cobertura da área transversal por área do xilema ativo dos indivíduos (HORNA *et al.*, 2011). Em contrapartida, mas sustentando a mesma hipótese, a espécie *Ocotea neesiana* que é considerada como uma espécie florestal de comportamento secundário (germina com baixa incidência de radiação solar, porém necessita de altas taxas de radiação solar quando adulta) (PAULA *et al.*, 2004) apresenta cerca de 30% de sua área transversal como área condutiva ativa. Nota-se que ambas as espécies apresentam alturas similares (TABELA 3).

Outra explicação por apresentar um coeficiente de determinação relativamente baixo pode-se atribuir ao fato de que a variação diamétrica dentro do grupo de espécies amostradas pode reduzir estes parâmetros estatísticos. Apesar do número baixo de amostras, pode-se observar na Figura 14 que os dados começam a se dispersar após DAP>30cm. Quanto maior o intervalo para DAP e área do xilema ativo, será menos provável resultar em um bom ajuste para estabelecer um padrão sobre uma alta variedade de espécies, dimensões, idade e sucessão ecológica (GEBAUER *et al.*, 2008; ČERMAK & NADEZDHINA, 1998).

Uma evidência que corrabora com esta hipótese são os resultados obtidos na análise adicional da área do xilema ativo das seções obtidas logo abaixo da primeira inserção dos galhos (ou base da copa). Os valores elevados dos parâmetros estatísitcos demonstram que apesar da variedade de espécies, o fato do intervalo de classes diamétricas ter se estreitado (S= 5,4) resultou em um ajuste melhor do que utilizando DAP (S= 7,4). Porém, não poderia ser utilizado como uma variável de estimativa devido a sua não representatividade das espécies amazônicas que normalmente apresentam DAP acima de 25 cm.

Outros fatores que podem influenciar a relação entre DAP e área do xilema ativo são presença de tiloses ou segmentos ocos no tronco (SAITOH *et al.*, 1993; MCELRONE *et al.*, 2010; KITIN *et al.*, 2010; COCHARD & TYREE, 1990; JAMES *et al.*, 2003; GERRY, 1914;

WHITING & O'MEARA, 2013). Tilose pode causar em alguns indivíduos, principalmente, aos pertencentes à família Lecythidaceae (MOUTINHO, 2008), uma faixa descontínua de área condutiva. Nas árvores amostradas neste estudo, 50% dos indivíduos apresentaram vasos bloqueados parcial e/ou completamente. Por isto, acreditamos que esta seja a razão pelos padrões irregulares, que algumas seções apresentaram após a coloração, e que podem resultar em uma subestimativa real da área condutiva total.

Árvores que apresentaram fustes ocos também foram consideradas como razões pela subestimativa da área condutiva. Nas árvores amostradas, os ocos encontrados foram resultantes de ataques de fungos, patógenos ou cupins e formigas (FIGURA 33). Sete indivíduos (20%) apresentaram esta característica e acredita-se que este oco pode causar uma área condutiva menor do que a original. Alguns indivíduos apresentaram área do xilema ativas mais próximas da casca ou até a beira do oco. Não há como certificar se o oco já equivalia a uma área não condutiva.



Figura 33. Tipos de oco e anomalia presentes nas árvores amostradas. A) Patógeno; B) Formiga; C e D) Cupim.

O último aspecto a se considerar sobre a alta variabilidade da relação DAP e área do xilema ativo é idade da árvore. Visto que as árvores amostradas foram coletadas aleatoriamente em uma floresta primária, é provável que a diferença de idade entre os indivíduos possa variar em até centenas de anos (CHAMBERS *et al.*, 2001). Infelizmente, para este estudo não foi possível determinar a idade das amostras. Presumindo que haja uma grande diferença de idade, esta pode explicar porque algumas árvores apresentaram áreas condutivas reduzidas ou amplas. Vertessy *et al.* (1995), Čermak *et al.* (1998) e Horna *et al.* (2011) concluem que árvores mais velhas apresentaram área condutiva menor, já que seu crescimento estagna ao longo anos, sugerindo que o uso de água também se reduz.

#### 6.1.1.2. Altura Total

Altura apresentou uma relação mais baixa com área do xilema ativo, quando comparado ao DAP, já que o crescimento vertical da altura não ser relacionado com o crescimento horizontal ou desativação de vasos da área condutiva. Apesar disto, altura apresentou a mesma tendência de curva que a variável DAP. Isto indica que igual ao DAP, a árvore necessita absorver mais água para crescer e com isto aumenta sua área condutiva de acordo com esta necessidade (GEBAUER *et al.*, 2008; KÖSTNER *et al.*, 2002).

O fato de ser uma relação positiva é devido a contribuição ecológica que a altura proporciona à área do xilema ativo e transporte de água. Quanto mais altas são as árvores, mais alta será a copa exposta a radiação solar. Andrade *et al.* (1998) usando 5 espécies tropicais do Panamá e o mesmo modelo não-linear utilizado neste estudo, observaram que quanto mais alta é a árvore, maior é a área do xilema ativo. Ambrose *et al.* (2010) afirmam que árvores mais altas possuem uma taxa de trocas gasosas reduzida. Isto é, uma baixa conductância estomática que resulta em uma redução na assimilação de carbono, consequentemente afetando o crescimento. Portanto, se árvores altas não estão assimilando carbono suficiente para seu crescimento, isto afetaria negativamente sua área condutiva (não teria carbono suficiente para aumento de biomassa lenhosa para compensar esse período com estômatos fechados).

Gebauer et al. (2008) também concluíram que árvores mais altas expostas a taxas elevadas de incidência de radiação solar afetam a área do xilema ativo. Porém, diferente de Ambrose *et al.* (2010), observam que árvores mais baixas que não estão diretamente expostas a radiação solar possuem área condutiva menor por não transpirarem tanto quanto árvores altas, independentemente do DAP. Algumas árvores altas possuem a estratégia de manter a área do xilema ativa reduzida para evitarem embolismo-cavitação, já que árvores altas com altas taxas de respiração podem criar uma pressão interna do vaso elevada o suficiente que façam as paredes dos vasos cederem (COCHARD & TYREE, 1990; CHRISTMAN et al., 2012; LANGAN et al., 1997). Em um dos indivíduos amostrados de Vantanea micrantha, observou-se que esta possuía um DAP largo, altura baixa e vasos de tamanho médio, porém uma área condutiva estreita. Brosimum utile também apresentou este mesmo padrão, corroborando com esta hipótese. Esta espécie, apesar de possuir um tamanho médio de DAP, vasos médios (118 µm) e ser considerada uma árvore alta, apresenta uma área do xilema ativo também estreita. Porém, vasos destas dimensões são susceptíveis a embolismo (TYREE et al., 1994c). Portanto, devem-se estudar mais profundamente as estratégias ecológicas adotadas por espécie para haver uma compreensão melhor sobre seu papel em um povoamento florestal.

#### 6.1.1.3. Volume

Ao ajustar área do xilema ativo com a variável volume estimado com DAP, observouse o quanto a variável DAP pesa mais do que a variável altura. Se estas variáveis tivessem pesos similares, seus ajustes deveriam ter sido similares. Mas, foi claro que a variável altura possui pouca influência sobre volume, ao apresentar parâmetros estatísticos ligeiramente acima. Esperava-se que o ajuste seria melhor, se altura tivesse uma maior influencia sobre esta variável. Apesar do ajuste com parâmetros superiores ao DAP, volume necessita ser estimado por métodos destrutivos (cubagem) (MACHADO & FIGUEIREDO FILHO, 2009) ou através de equações ajustadas para a área de estudo em questão.

### 6.1.2. Anatomia da Madeira

## 6.1.2.1. Diâmetro e Frequência de Vaso

Pode-se afirmar que diâmetro de vaso e frequência de vaso não são diretamente relacionados à área do xilema ativo. Que apesar destas variáveis estarem diretamente relacionadas à condução hidráulica de indivíduos vegetais estas não são responsáveis pelo tamanho da área de condução ou pela ativação e desativação de vasos. Número e dimensões tangenciais dos vasos não alteram com variações sazonais ou influências ecológicas como área do xilema ativo (STERCK *et al.*, 2008). Fisher *et al.* (2007) concluíram que estas variáveis podem se alterar somente com alguma alteração genética ou se uma determinada espécie ocorrer em diferentes altitudes e latitudes pode haver uma diferença entre elas. Com a diferença de altitude, consequentemente número e diâmetro de vaso, esta mesma espécie pode ser mais suscetível a embolismo e cavitação no nível de altitude que apresentar o maior diâmetro de vaso. Como os indivíduos coletados estavam situados próximos entre si e em uma área sem declive, esta hipótese pode ser aceita. Noshiro & Baas (2000), também não encontraram resultados significativos para a relação entre diâmetro e frequência de vaso com variáveis biométricas da árvore, como DAP e área condutiva, mas acreditam que a influencia seja na diferença da localidade dos povoamentos (latitude).

## 6.1.2.2. Comprimento do elemento de vaso

Já a relação ente área do xilema ativo e a variável comprimento de elemento de vaso, que apresentou parâmetros estatísticos elevados e positivos, pode ser atribuído à influência de baixas ou altas temperaturas e taxas de precipitação (BAAS, 1982). Portanto, espécies que apresentaram área condutiva reduzida ou maior devido a elementos microclimáticos podem influenciar diretamente no comprimento do elemento de vaso. Acredita-se que sazonalidades bem acentuadas (por exemplo, taxas elevadas de precipitação; períodos rigorosos de seca) podem induzir uma redução destes elementos de vasos (BAAS, 1982). Considerando que o nível de precipitação e temperatura na área de estudo foi constante ao longo dos anos (sem secas acentuadas), pode-se aceitar a hipótese de que a diferença no tamanho dos elementos de vasos é em decorrência dos diferentes regimes hídricos que cada espécie possui. Baas (1982) se baseou no estudo de Bailey e Tupper (1918), onde fizeram uma análise evolutiva de plantas fossilizadas e associando suas características ao clima e local de origem. Wheeler & Baas (1991) afirmam que a média do comprimento do elemento de vaso em florestas tropicais varia entre 530 e 750  $\mu$ m, coincidindo com a média encontrada deste estudo ( $\bar{x}_{CompVaso}$ =553  $\mu$ m).

## 6.2. Condutividade Hidráulica: ÁRVORES

#### 6.2.1. Variáveis biométricas

Com base nos resultados obtidos, variáveis biométricas (DAP, altura total e área do xilema ativo) possuem baixa influência sobre condutividade hidráulica. Apesar de alguns estudos indicarem o contrário, como DAP e altura serem altamente correlacionado a Ks (ROSNER *et al*, 2008; MCCULLOH *et al.*, 2010), outros obtiveram os mesmos resultados. Simonin *et al.* (2006) ao estudarem os efeitos de densidade, por meio de parâmetros como condutividade hidráulica e dimensões da árvore, em povoamentos de *Pinus ponderosa* encontraram que houve uma tendência negativa quanto a altura e área do xilema ativo com condutividade. Acreditam que isto é devido à diferença de idade no povoamento estudado. Domec & Gartner (2003) também relataram tendência negativa nas relações entre área do xilema ativo e diâmetro com Ks. Este estudo acredita que esta relação negativa é devido à falta de controle do crescimento secundário sobre embolismo ou inviabilidade das vias.

Considerando as características encontradas nos indivíduos amostrados, ambas as explicações podem ser aplicadas, já que houve alta ocorrência de tilose e a hipótese de que haja árvores antigas com seu crescimento já estagnado. O motivo para este declínio ao estagnar o crescimento da árvore é devido a redução de assimilação de carbono e consequentemente água. O carbono que é assimilado é investido no enrijecimento dos dutos xilemáticos, ao invés de crescimento diamétrico, em altura ou de área condutiva (MCCULLOH *et al.*, 2011).

#### 6.2.2. Variáveis anatômicas

Diâmetro e frequência de vaso apresentaram forte influência sobre condutividade hidráulica e isto já era esperada devido à utilização da variável raio do vaso na equação que estimou o parâmetro. Esta relação entre Ks e diâmetro ou frequência de vaso foi encontrada por outros autores como McCulloh *et al.* (2010). Esta relação oposta entre frequência e diâmetro também é de amplo conhecimento na literatura, onde vários autores com estudos em diferentes povoamentos e grupos funcionais concluíram que quando há poros grandes necessariamente haverá menos vasos (MCCULLOH *et al.*, 2010; RENNINGER *et al.*, 2013; ZACH *et al.*, 2010; FAN *et al.*, 2012; TYREE *et al.*, 1992).Vasos grandes e poucos normalmente são associados a uma condutividade maior e mais eficiente do que vasos mais estreitos e menores (ZANNE *et al.*, 2010). Esta relação crescente entre diâmetro de vaso e Ks pode ser vista nos indivíduos 1, 4 e 5 (*Cecropia sciadophylla*), que possui vasos largos e baixa frequência, apresentando alguns dos maiores valores da amostragem. Enquanto os valores mais baixos são equivalentes a indivíduos com muitos poros e de pequeno diâmetro (Ex.: *Ocotea neesiana*).

Esta variabilidade encontrada entre os indivíduos amostrados é exatamente devido a sua autoecologia e ecologia sucessional. Os indivíduos com os maiores valores de Ks são de comportamento pioneiro. Além de *Cecropia sciadophylla*, *Eschweillera wachenheimii* (nº 19) (LIMA *et al.*, 2002), *Mabea caudata* (nº 20) (LORENZI, 1992), *Sclerolobium chrysophyllum* (nº 23) e *Pourouma guianensis* (nº 28) (MARANHO & PAIVA, 2012) apresentaram alguns dos maiores valores de Ks da amostragem. Únicas variáveis similares entre elas foram diâmetro e frequência de vaso, variando distintamente em DAP, altura e área do xilema ativo. Segundo McCulloh *et al.* (2011), árvores pioneiras são consideradas hidraulicamente eficientes por conseguirem investir rapidamente o carbono transportado pelo xilema em seu rápido crescimento, ao invés de investir em numerosos vasos. Poorter *et al.* (2010) explicam que espécies pioneiras, por estarem expostas a uma alta incidência de radiação, possuem taxas fotossintéticas altas que suprem o carbono necessário para crescimento. Este suprimento só é possível através de uma condutividade hidráulica alta e eficiente. Portanto, para compreender como a condutividade hidráulica é influenciada nas árvores, deve-se relacionar sua anatomia do lenho com seu comportamento ecológico.

#### 6.3. Gênero Eschweillera

A partir dos dados exclusivos do gênero *Eschweillera*, podemos observar que mesmo dentro da espécie e gênero há uma diferença não só em tamanho (diâmetro e altura), mas também para área do xilema ativo e condutividade hidráulica. Ao considerarmos a porcentagem da seção transversal equivalente à área condutiva podemos afirmar que esta área é independente da espécie, já que houve desde 22% de cobertura a 99%. O mesmo pode-se dizer sobre condutividade hidráulica. Os valores de Ks, que variaram entre 0,73 e 6,92, indicam que este padrão do uso de água também não depende da espécie.

Podemos atribuir estas diferenças entre indivíduos da mesma espécie e localidade à idade e posição dentro do povoamento (FAN *et al.*, 2012; HORNA *et al.*, 2011). Apesar de *Eschweillera sp.* possuir um comportamento de árvore pioneira, se houver árvores maiores ou clareiras próximas pode haver alguma influência sobre a área condutiva e condutividade hidráulica (HORNA *et al.*, 2011). Outro fator que poderia influenciar estes parâmetros é a presença de tilose em todos os indivíduos amostrados deste gênero (MOUTINHO, 2008), já que não houve grandes variações entre o tamanho e frequência dos vasos.

Houve uma diferença na relação área do xilema ativo e diâmetro de vaso, mas acredita-se que isto se deve ao baixo número de indivíduos da amostra. No entanto, as tendências das curvas apresentadas mostraram que esta análise utilizando apenas um gênero dentro do povoamento seguiu a tendência apresentada pelo povoamento com diversas espécies. Mas, como o gênero *Eschweillera* é considerado um dos gêneros hiperdominantes na Amazônia brasileira (STEEGE *et al.*, 2013), acreditamos que a espécie possui a capacidade de se adaptar a condições variadas encontradas dentro de uma floresta. Mori & Prance (1990) afirmaram que apesar da ocorrência predominante deste gênero em florestas de platô terrafirme, espécies já foram encontradas em florestas de várzea, altitudes elevadas e cerrado. Portanto, apesar destes dados apresentarem a tendência do povoamento amostrado, pode ser que outra espécie ou gênero não apresente os mesmos resultados.

## 6.4. Área do Xilema Ativo: PALMEIRAS

Existe uma alta variação entre os valores da área do xilema ativo da base com copa. Além do diâmetro ser até 50% menor, diferentemente das árvores a área condutiva de todas as espécies de palmeiras é mais expressiva próxima a casca (RICH, 1987). Considerando que palmeiras possuem o mesmo número de feixes vasculares em qualquer altura e que a base já atingiu o ponto de estagnação da expansão (tecidos parenquimáticos e enrijecimento das células das fibras ao redor dos feixes vasculares) em diâmetro, à altura da copa estes tecidos ainda estão em expansão (RENNINGER *et al.*, 2013; WATERHOUSE & QUINN, 1978). Consequentemente, tornando a área condutiva nesta altura menor (RICH, 1987). Palmeiras não possuem crescimento secundário (diâmetro) (HUANG *et al.*, 2002), portanto não produzem novos feixes vasculares e tecido lenhoso em camadas ao longo dos anos como as árvores (RENNINGER *et al.*, 2013; TOMLINSON, 1979). Segundo Rich (1987), *Euterpe macrospadix* (antiga nomenclatura de *Euterpe precatoria* (HENDERSON & GALEANO, 1996)) possuem como característica alta capacidade de enrijecimento celular na base e ao longo do crescimento em altura. Assim, garantindo força e rigidez na sustentação mecânica do tronco e copa.

Rich (1987) ao estudar a sustentação mecânica de cinco espécies de palmeiras, dentre elas *Euterpe precatoria*, validou todas as hipóteses referentes aos resultados obtidos neste trabalho. O autor discorre em como a maioria das espécies estudadas apresentaram feixes vasculares menores na base da copa do que na base do fuste e que estes são mais abundantes na periferia da seção transversal. Também confirmou que próximo à copa os feixes vasculares estão mais concentrados e consequentemente indicando que tamanho das células parenquimáticas agregadas aos feixes vasculares são menores quando a posição da altura é mais elevada. Rich (1987) também observou nas espécies de palmeiras estudadas que os feixes vasculares mais próximos da periferia começam a ser esclerificados (enrijecimento parenquimático e das fibras) primeiro e de acordo com o crescimento (altura e diâmetro simultaneamente) vão esclerificando os feixes vasculares mais ao centro.

Portanto, os resultados crescentes encontrados relacionando diâmetro e altura com área do xilema ativo de palmeiras são consistentes a seu desenvolvimento anatômico. A base apresentou maior diâmetro e maior área condutiva devido a seu histórico mais antigo de expansão celular do que a copa, resultando em feixes vasculares menos frequentes por mm<sup>2</sup>, em maiores diâmetros de vaso e também em uma área do xilema ativo maior. A relação crescente com altura confirma que segmentos próximos à copa necessitam de um desenvolvimento maior de altura e diâmetro (expansão celular) para que sua área condutiva aumente e seus feixes vasculares menos frequentes (RENNINGER *et al.*, 2013; WATERHOUSE & QUINN, 1978).

As diferenças encontradas entre *Euterpe precatoria, Oenocarpus bacaba* e *Oenocarpus bataua* podem ser relacionadas ao habitat em que vivem. Apesar de possuírem o mesmo padrão de área condutiva, o fato de possuírem frequência e tamanho de vasos diferentes entre si deve ser levado em consideração. As palmeiras que tiveram área condutiva maiores e próximas (*E. precatoria*= 66%; *O. bataua*= 75%) são encontradas comumente em áreas que sofrem com alagamentos e solo mais arenosos (HENDERSON *et al.*, 1995; GARCIA, 2000). Enquanto *O. bacaba* (área condutiva= 31%) é uma palmeira comum em áreas mais elevadas e de solos bem drenados (HENDERSON *et al.*, 1995; RIBEIRO *et al.*, 1999). Devido a ocorrência praticamente exclusiva de *E. precatoria* e *O. bataua* (VORMISTO *et al.*, 2004) em áreas alagadas, nos leva a crer que estas palmeiras possuem uma exigência hídrica alta. Portanto, sua área condutiva deveria ser larga o suficiente para conseguir suprir esta demanda. O mesmo vale para *O. bacaba* que não ocorre em áreas alagadas, já que sua exigência hídrica deve ser baixa e não necessita de uma área condutiva muito larga.

## 6.5. Condutividade Hidráulica: PALMEIRAS

Os valores encontrados neste estudo são similares aos encontrados em outros estudos sobre condutividade hidráulica em palmeiras. Renninger *et al.* (2013) ao estudar eficiência condutividade de *Iriartea deltoidea*, encontraram um valor médio de 24 para Ks, que é próximo ao valor encontrado para a média à altura do base. Renninger & Phillips (2010) também analisaram condutividade hidráulica em diferentes alturas em palmeiras e obtiveram o mesmo padrão encontrado neste trabalho: até a base Ks está em torno de 25 a 50 kgm<sup>-1</sup>sMPa<sup>-1</sup> e à altura da copa em torno de 100 e 200 kgm<sup>-1</sup>sMPa<sup>-1</sup>.

## 6.5.1. Diâmetro e Área do Xilema Ativo

Condutividade hidráulica (Ks) relacionada com diâmetro e área do xilema ativo apresentou a mesma tendência para copa (crescente) e base (decrescente). Esta tendência entre as duas variáveis já era esperada considerando que o crescimento diamétrico para palmeiras irá aumentar a área do xilema ativo.

A tendência decrescente dos dados da base nos indica que o crescimento diamétrico e área condutiva torna a condutiva hidráulica mais baixa, pois a palmeira terá a mesma demanda hídrica que antes era suprida satisfatoriamente por um número determinado de feixes vasculares. As palmeiras não possuem a habilidade de controlar sua área condutiva como as árvores e isto resultam em uma sobrecarga nos feixes vasculares (copa) ou excesso de dutos para transporte de água (base) (RENNINGER, 2010). Quanto mais surgem superfícies para passagem de água, maior será o atrito da água que causará uma redução da condutividade. Ou o oposto, como na copa, onde a área condutiva é menor com o mesmo número de vasos que na base e a as superfícies de passagem não é o suficiente para o fluxo de água. Assim, causando em uma elevação de praticamente 5x o valor encontrado para a base.

## 6.5.2. Altura total

Altura apresentou a tendência contrária a diâmetro e área do xilema ao indicar que quanto mais alta a palmeira, maior foi sua condutividade hidráulica, tanto para base quanto para copa. Se fosse seguir a teoria de que a condutividade hidráulica diminui com o crescimento da palmeira, como ocorreu com diâmetro na base, isto não poderia se aplicar a altura. Já que esta variável continua a crescer mesmo após a estagnação do diâmetro devido à característica intrínseca das palmeiras de possuir um crescimento colunar (SALM *et al.*, 2005). Portanto, o que garante o aumento de Ks junto com o aumento da altura é a relação direta entre esta e a produção foliar (RENNINGER, 2010). Com aumento da área foliar junto com a altura tem-se o aumento da taxa fotossintética devido à exposição da copa à radiação solar. Como *Euterpe precatoria* é uma espécie pouco exposta ao sol por ocorrer em áreas baixas da floresta amazônica terra-firme (ROCHA, 2004), esta não sofrerá com fechamentos

de estômatos que poderiam reduzir a captação de água. Com isto, indivíduos altos com copa vasta necessitarão de uma condutividade hidráulica eficiente para suprir a produção foliar, assimilação de carbono e a perda de água por transpiração (RENNINGER & PHILLIPS, 2010). Além disso, o fato da condutividade aumentar ao longo do fuste sugere que até a copa não há limitações hidráulicas, como os galhos das árvores (KRAMER & BOYER, 1995; RENNINGER & PHILLIPS, 2010).

### 6.5.3. Variáveis anatômicas

Diâmetro e frequência de vaso apresentaram a tendência esperada ao considerar o desenvolvimento anatômico que palmeiras possuem. Renninger & Phillips (2010) também documentaram que a base apresenta valores de Ks baixos, enquanto diâmetro de vaso é alto e frequência é baixa e o contrário até atingir à altura da copa. Estes autores atribuíram estes resultados ao fato das palmeiras não ajustarem seu sistema condutivo produzindo novos feixes vasculares de acordo com o crescimento do indivíduo e seu habitat.

## 6.6. Comparação entre árvores e palmeiras

- Apesar das palmeiras serem indivíduos anatomicamente diferentes de árvores, ao relevarmos as variáveis anatômicas diâmetro e frequência de vaso ambas se apresentaram inversamente proporcional uma a outra para ambos grupos funcionais (FIGURA 34). Este padrão foi encontrado em diversos estudos e considerado como um padrão global de plantas lenhosas ou plantas que apresentam tecidos semelhantes ao lenho (como as palmeiras) (ZANNE *et al.*, 2010; MCCULLOH *et al.*, 2010; RENNINGER *et al.*, 2013; ZACH *et al.*, 2010; FAN *et al.*, 2012; TYREE *et al.*, 1991).
- A maior diferença entre palmeiras e árvores foi os valores mais altos de Ks, que indicam que palmeiras são vegetais hidraulicamente mais eficientes do que árvores. Ou seja, as palmeiras investem o carbono assimilado na produção de folhas ao invés

de produzir novos vasos, tecidos lenhosos e galhos como as árvores, já que seu sistema hidraulico é formado por dutos geneticamente mais enrigecidos e menos frágeis do que árvores (RENNINGER *et al.*, 2013).



Figura 34. Relação frequência e diâmetro de vaso para povoamento arbóreo, gênero *Eschweillera* e palmeira açaí.

- Devido à capacidade das árvores em adaptar sua área condutiva de acordo com seu microclima e outros fatores como embolismo e cavitação, torna palmeiras mais hidraulicamente eficientes por não sofrerem embolismo. Apesar desta vantagem, é um grupo funcional restrito a determinadas áreas de ocorrência.
- Tendências da base das palmeiras foram as mesmas apresentadas pelo povoamento e pelo gênero *Eschweillera* para área do xilema ativo e Ks. A tendência contrária da copa foi devido ao desenvolvimento anatômico diferenciado das palmeiras.

# 7. SÍNTESE DOS RESULTADOS

- I. O padrão da área do xilema ativo em árvores se apresentou diferente para cada espécie e dentro das espécies. Estas diferenças foram atribuídas a diferentes posições fitossociológicas; microclima; estratégia ecológica contra embolismo e cavitação; presença de tiloses e anomalias na madeira (falhas causadas por doenças ou presença de oco); e diferentes taxas de uso de água por espécie.
- II. Padrão do xilema ativo para palmeiras se apresentou similar entre espécies. Dentre as três espécies analisadas, área condutiva se apresentou em faixas contínuas de feixes vasculares. Porém, cada espécie apresentava uma determinada frequência de feixes (maior ou menor) e diferentes profundidades de alcance da área condutiva. Estas áreas condutivas não sofrem tanta alteração com fatores ecológicos e climáticos quanto às árvores. Todas apresentaram a tendência de que quanto maior for o diâmetro em uma determinada altura, menor seria a frequência de feixes vasculares.
- III. A equação alométrica e variável escolhida para a estimativa da área do xilema ativo para um povoamento de árvores foram:  $Y=0,8227\cdot DAP^{1,7805}$ . Para a palmeira açaí,  $Y=0,3639\cdot DAB^{2,129}$ .
- IV. Variáveis biométricas (DAP, altura e volume) influenciam mais fortemente ou somente estas influenciam área do xilema ativo ao comparar às variáveis da anatomia da madeira.
- V. Condutividade hidráulica específica (Ks) foi maior em palmeiras, por não investir fortemente em biomassa como as árvores. Investimento de água e carbono na produção de alburno, folhas e galhos para copas reduzem a condutividade hidráulica das árvores. Porem, tanto para árvore quanto palmeiras, Ks foi influenciado fortemente por diâmetro de vaso.
- VI. Palmeiras apresentaram diferentes valores de Ks em sua base do fuste e base da copa.
  Base da copa apresentou maior condutividade hidráulica do que base, devido à alta densidade de feixes vasculares para uma área transversal reduzida.

- VII. Estudos por espécie são essenciais para uma compreensão mais aprofundada na dinâmica de relações hídricas de uma floresta. Porém, ao comparar o gênero *Eschweillera* com o povoamento, as tendências encontradas foram similares.
- VIII. Recomenda-se que estudos relacionados a relações hídricas focando em apenas uma espécie ou grupo de espécies similares ecologicamente sejam executados para haver um entendimento mais amplo sobre cada componente que agrega à formação do equilíbrio de um ecossistema rico em espécies tão distintas na floresta amazônica.
  - IX. Desenvolvimento de equações alométricas para estimativa da área condutiva para determinadas espécies comerciais ou de interesse é imprescindível para facilitar estudos de uso da água por espécie e associar a estudos de assimilação de carbono, estimativa de transpiração e também a práticas silviculturais e manejo florestal.

# 8. CONCLUSÃO

- Área do xilema ativo e condutividade hidráulica influenciam diretamente o tamanho do indivíduo e vice-versa.
- Diferentes posições dentro do povoamento podem influenciar variações dos padrões de uso da água (proximidade com clareiras (naturais, exploração madeireira ou desmatamento) ou áreas mais adensadas).
- Diferentes exigências hídricas (área condutiva e densidade do fluxo de seiva) por espécie podem influenciar o entorno do ambiente.
- Alterações da paisagem podem sim causar alterações no padrão de uso de água, podendo fragilizar o ecossistema.

# 9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AL-KHALIFAH, N. S.; KHAN, P. R.; AL-ABDULKADER, A. M.; NASROUN, T. Impact of water stress on the sapwood anatomy and functional morphology of *Calligonum comosum*. IAWA Journal. 2006. Vol. 27, n. 3. p. 299-312.
- AMBROSE, A.R.; SILLETT, S.C.; KOCH, G.W.; PELT, R.V.; ANTOINE, M.E.; DAWSON, T.E. Effects of height on treetop transpiration and stomatal conductance in coast redwood (*Sequoia sempervirens*). Tree Physiology. 2010. 30, 1260-1272.
- AMRITPHALE, D.; SHARMA, S.K. Xylem hydraulics: Rising up and higher!.
  Resonance. 2010. p. 223-231.
- ANDRADE, J.L.; MEINZER, F.C. Regulation of water flux through trunks, branches, and leaves in trees of a lowland topical forest. Oecologia. 1998. Vol. 115, n.4. p. 463-471.
- ANDRADE, J. L.; MEINZER, F. C.; GOLDSTEIN, G.; SCHNITZER, S. A. Water uptake and transport in lianas and co-occurring trees of a seasonally dry tropical Forest. Trees. 2005. Vol.19. p. 282-289.
- ANFODILLO, T.; SIGALOTTI, G. B.; TOMASI, M.; SEMENZATO, P.; VALENTINI, R. Applications of a thermal imaging technique i the study of the ascent of sap in Woody species. **Plant, Cell and Environment**. 1993. Vol. 16. p. 997-1001.
- ANHUF, D.; MOTZER, T.; ROLLENBECK, R.; SCHRÖDER, B. & SZARZYNSKI, J. Water budget of the Surumoni-crane-site (Venezuela). Selbyana. 1999. Vol. 20. p.179-185.
- BAAS, P. Systematic, phylogenetic, and ecological wood anatomy—history and perspectives. *In* P. Baas [ed.], New perspectives in wood anatomy, 23–58. Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk. The Hague. The Netherlands. 1982. p. 252.
- BAILER, I.W.; TUPPER, W. W. Size variation in tracheary cells: a comparison between the secondary xylems and vascular cryptograms, gymnosperms and angiosperms. Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences. 1918. Vol. 54. p. 149–204.
- BAKER, T.; MORRIS, J.; DUNCAN, M.; ZHANG, N.N.; YANG, Z.J.; HUANG, Z.H.; CHU, G.W. Tree and stand growth and biomass relationships for *Eucalyptus*

*urophylla* and *Eucalyptys* hybrid 12ABL on the Leizhou Peninsula, Guangdong province, China. *In* Eucalypts in Asia. **Ed. J. Turnbull.ACIAR**. 2003. Proc. No. 111,ACIAR, Canberra, p. 174–182.

- BAKER, H.; JAMES, W. O. The behavior of dyes in the transpiration stream of sycamores (*Acer pseudoplatanus* L.). New Phytologist. 1933. Vol. 32, n. 4. p. 245-260.
- BARUSSO, A. P. Determinação de funções de crescimento mediante análise de tronco. Curitiba, 1977. 133 f. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) - Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná. Não defendida.
- BIEKER, D.; RUST, S. Non-destructive estimation of sapwood and heartwood width in Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.). Silva Fennica. 2010. Vol. 44, n. 2. p. 267-273.
- BIGELOW, S. Evapotranspiration modelled from stands of three broad-leaved tropical trees in Costa Rica. **Hydrological Processes**. 2001. Vol. 15. p. 2779-2796.
- BRAVARD, S.; RIGHI, D. Geochemical differences in an Oxisol–Spodosol toposequence of Amazonia, Brazil. Geoderma. 1989. Vol. 44. p. 29–42.
- BREDA, N.; HUC, R.; GRANIER, A.; DREYER, E. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. Annals of Forest Sciences. 2006. Vol. 63. p. 625-644.
- BRODRIBB, T. J. Xylem hydraulic physiology: the functional backbone of terrestrial plant productivity. **Plant Science**. 2009. p. 245-251.
- BRUIJNZEEL, L.A. Hydrology of forest plantations in the humid tropics.
  Management of Soil, Nutrients and Water in Tropical Plantation Forests. 1997. p. 125-167.
- BUSH, S.E.; HULTINE, K.R.; SPERRY, J.S.; EHLERINGER, J.R.; Calibration of thermal dissipation sap flow probes for ring- and diffuse-porous trees. Tree Physiology. 2010. pp. 1545-1554.
- CAPON, B. Botany for Gardeners. 2 ed. Portland, OR. **Timber Publishing**. 2005. p. 239.
- CARNEIRO, V. M. C.; LIMA, A.J.N.L.; PINTO, A.C.M.; SANTOS, J.; TEIXEIRA, L.M.; HIGUCHI, N.; SILVA, R.S. Composição Florística e Análise Estrutural da Floresta de terra firme na região de Manaus, Estado do Amazonas, Brasil. Anais... In:

5º Congresso Florestal Nacional: A Floresta e as Gentes. Actas das Comunicações -Inventário, Modelação e Gestão. Viseu-PT: Rui Silva e Fernando Páscoa. 2005. p. 1-12.

- CASTILHO, C.V.; MAGNUSSON, W.E.; ARAUJO, R.N.O; LUIZAO, R.C.C.; LUIZAO, F. J.; LIMA, A.P.; HIGUCHI, N. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. Forest Ecology and Management. 2006. Vol. 234. p. 85–96.
- ČERMAK, J.; NADEZHDINA, N. Sapwood as the scaling parameter: defining according to xylem water content or radial pattern of sap flow? Annals of Forest Science. 1998. Vol. 55.p. 509-521.
- ČERMAK, J.; KUČERA, J.; NADEZHDINA, N. Sap flow measurements with some thermodynamic methods, flow integration within trees and scaling up from sample trees to entire forest stands. Trees. 2004. Vol. 18.p. 529-546.
- CHAMBERS, J. Q.; ELDIK, T. V.; SOUTHON, J.; HIGUCHI, N. Tree age structure in tropical forests of Central Amazonia. In: R.O. Bierregaard Jr., C. Gascon, T.E. Lovejoy e Rita Mesquita. (Org.). Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. New Haven: Yale University Press. 2001, Vol. 1. p. 68-78.
- CHAVARRO-RINCON, D. Tree transpiration mapping from upscaled sap flow in the Botswana Kalahari. Doctorate thesis. University of Twente. International Institute of Geo-information Science and Earth Observation. Enschede, Netherlands. 2009. p. 159.
- CHISHOLM, H. Alburnum-Encyclopedia Britannica (11th ed.). Cambridge University Press. 1911.
- CHRISTMAN, M. A.; SPERRY, J. S.; SMITH, D. D. Rare pits, large vessels and extre,e vulnerability to cavitation in ring-porous tree species. New Phytologist. 2012. Vol. 193. p. 173-720.
- COCHARD, H.; TYREE, M T. Xylem disfunction in Quercus: vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. Tree Physiology. 1990. Vol. 6. p. 393-407.

- COPANT Comission Panamericana de Normas Técnicas Descripcion de características generales, macroscópicas de las maderas angiospermas dicotiledoneas.
   COPANT. 1974. Vol. 30, n. 1-19.
- COYEA, M.R.; MARGOLIS, H.A.; GAGNON, R. R. A method for reconstructing the development of the sapwood area of balsam fir. Tree Physiology. 1990. Vol. 6. p. 283–291.
- DALSGAARD, L.; MIKKELSEN, T.N.; BASTRUP-BIRK, A.; Sap flow for beech (*Fagus sylvatica* L.) in a natural and managed forest- effect of spatial heterogeneity. Journal of Forest Ecology. 2011. Vol. 4, n. 1-2. p. 23-35.
- DAVIES, J.; BURKE, D.; OLLIVER, J. R.; HARDIE, L. J.; WILD, C. P.; ROUTLEDGE, M. N. Methylene blue but not indigo carmine causes DNA damage to colonocytes in vitro and in vivo at concentrations used in clinical chromoendoscopy. GUT. 2007. Vol. 56. p. 155-156.
- DELZON, S.; SARTORE, M.; GRANIER, A.; LOUSTAU, D. Radial profiles of SAP flow with increasing tree size in maritime pine. Tree Physiology. 2004. Vol. 24. p. 1285-1293.
- DETTMANN, S.; PEREZ, C. A.; THOMAS, F. M. Xylem anatomy and calculated hydraulic conductance of four *Nothofagus* species with contrasting distribution in South-Central Chile. Trees. 2013. Vol. 27. p. 685-696.
- DIJK, A. I. J. M., KEENAN, R. J. Planted forests and water in perspective. Forest Ecology and Management. 2007. Vol. 251. p.1-9.
- DOMEC, J. C.; GARTNER, B. L. Relationship between growth rates and xylem hydraulic characteristics in young, mature and old-growth ponderosa pine trees. Plant, cell and environment. 2003. Vol. 26. p. 471-483.
- ENQUIST, B. J. Universal scaling in tree and vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems.
  Tree Physiology. 2002. Vol. 22. p. 1045-1064.
- ESAU, K. Anatomia das plantas com sementes. Tradução de Morretes, B. L. Editora Edgard Blücher. 1974. São Paulo.
- EWERS, F. W.; FISHER, J. B.; CHIU, S. T. A survey of vessel dimensions in stems of tropical lianas and other growth forms. **Oecologia**. 1990. Vol. 84. p. 544-552.

- EWERS, R.M.; BANKS-LEITE, C. Fragmentation Impairs the Microclimate Buffering Effect of Tropical Forests. **Plos one**. 2013. p. 1-13.
- EWERS, F. W.; FISHER, J. B. Techniques for measuring vessel lengths and diameters in stems of woody plants. **American Journal of Botany**. 1989. Vol. 76. p. 645–656.
- FAN, Z. X.; ZHANG, S. B.; HAO, G. Y.; SLIK, J. W. F.; CAO, K. F. Hydraulic conductivity traits predict growth rates and adult stature of 40 Asian tropical tree species better than wood density. **Journal of Ecology.** 2012. Vol.100. p. 732-741.
- FEARNSIDE, P.M. Potential impacts of climatic change on natural forests and forestry in Brazilian Amazonia. Forest Ecology and Management. 1995. Vol. 78, n. 1-3. p. 51-70.
- FELFILI, J. M.; HILGBERT, L. F.; FRANCO, A. C.; SOUSA-SILVA, J. C.; RESENDE, A. V.; NOGUEIRA, M. V. P. Comportamento de plântulas de *Sclerolobium paniculatum* Vog. var.rubiginosum (Tul.) Benth. sob diferentes níveis de sombreamento, em viveiro. Revista Brasileira de Botânica. 1999. vol.22, n.2.
- FERNANDES, N. P.; JARDIM, F. C. S.; HIGUCHI, N. Tabelas de volume para a floresta de terra-firme da estação experimental de silvicultura tropical. Acta Amazonica. 1983. Vol. 13, n. 3-4. 537-545.
- FERRAZ, J.; OHTA, S.; SALES, P.C. Distribuição dos solos ao longo de dois transectos em floresta primária ao norte de Manaus (AM). *In*: Higuchi, N.; Campos, M.A.A.; Sampaio, P.T.B.; Santos, J. dos (Eds). Pesquisas florestais para a conservação da floresta e reabilitação de áreas degradadas da Amazônia. 1998. INPA. Manaus-AM. p. 111-114.
- FERREIRA, G. C.; GOMES, J. I.; HOPKINS, M. J. G. Estudo anatômico das espécies de Leguminosae comercializadas no estado do Pará como "Angelim". Acta amazonica. 2004. Vol. 34, n.3. p. 1-15.
- FISHER, J. B.; GOLDSTEIN, G.; JONES, T. J.; CORDELL, S. Wood vessel diameter is related to elevation and genotype in the Hawaiian tree *Metrosideros polymorpha* (Myrtaceae). American Journal of Botany. 2007. Vol. 94, n. 5. p. 709-715.
- FORD, C.R.; MCGUIRE, M.A.; MITCHELL, R.J.; TESKEY, R.O.; Assessing variation in the radial profile of sap flux density in *Pinus* species and its effect on daily water use. Tree Physiology. 2004. Vol. 24. p. 241-249.
- FREITAS, J. A.; VASCONCELLOS, F. J. Manual de identificação prática de madeiras comerciais da Amazônia: método macroscópico de comparação. MCT-INPA. Manaus, AM. 2010. 54 p.
- GARCIA, J. P. M. A geomorfologia como instrumento de identificação de unidades fisico-naturais em florestas úmidas. 2000. Tese de doutorado em geografia física, Departamento de Geografia da Faculdade de Filosofia, Letras e Ciências Humanas. Universidade d São Paulo, São Paulo.
- GARTNER, B. L. Sapwood and inner bark quantities in relation to leaf area and wood density in Douglas-Fir. **IAWA Journal.** 2002. Vol 23, n. 3. p. 267-285.
- GEBAUER, T.; HORNA, V.; LEUSCHNER, C. Variability in radial sap flux density patterns and sapwood area among seven co-occuring temperate broad-leaved tree species. Tree Physiology. 2008. Vol. 28. p. 1821-1830.
- GENTRY, A.H. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. Annals of the Missouri Botanical Garden. 1988. Vol. 75. p. 1-34.
- GERRY, E. Tyloses: their occurrence and practical significance in some American woods. Journal of Agricultural Research. 1914. Vol 1, n. 6. 445-470.
- GIOTHIOMI, J. K.; DOUGAL, E. Analysis of Heartwood –Sapwood Demarcation Methods and Variation of Sapwood and Heartwood within and Between 15 Year Old Plantation Grown *Eucalyptus Regnans*. International Journal of Applied Science and Technology. 2002. Vol. 2, n. 8. p. 63-70.
- GJERDRUM, P. Heartwood in relation to age and growth rate in Pinus sylvestris L. in Scandinavia. Forestry. 2003. Vol. 76, n. 4. p. 413-424.
- GRANIER, A.; ANFODILLO, M., SABATTI, H.; COCHARD, E.; DREYER, M.; TOMASI, R.; VALENTINI, R.; BRÉDA, N. Axial and radial water-flow in the trunks of oak trees: a quantitative and qualitative-analysis. Tree Physiology. 1994. Vol. 14. p. 1383-1396.

- GRANIER, A.; HUC, R.; BARIGAH, S. T. Transpiration of a natural rain forest and its dependence on climatic factors. Agricultural and Forest Meteorology. 1996. p. 19-29.
- HACKE, U.G.; SPERRY, J. S.; WHEELER, J.K.; CASTRO, L. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. Tree Physiology. 2006. Vol. 26. p. 689–701.
- HATTON, T. J.; MOORE, S. J.; REECE, P. H. Estimating stand transpiration in a *Eucalyptus populnea* woodland with the heat pulse method: measurement errors and sampling strategies. Tree Physiology. 1995. pp. 219-227.
- HARPER, K. A.; MACDONALD, S. E.; BURTON, P. J.; CHEN, J.; BROSOFSKE, K. D.; SAUNDERS, S. C.; EUSKIRCHEN, E. S.; ROBERTS, D.; JAITEH, M. S.; ESSEEN, P. A. Edge Influence on Forest Structure and Composition in Fragmented Landscapes. Conversation Biology. 2005. Vol. 3, n. 3. p. 768-782.
- HENDERSON, A.; GALEANO, G. A. Euterpe, Prestoea, and Neonicholsonia (Palmae). Flora Neotropica 1996. Vol. 72. p. 1–90.
- HENDERSON, A.; GALEANO, G.; BERNAL, R. Field Guide to the Palms of Americas. **Princeton University Press**. 1995. Princeton, New Jersey. pp. 124.
- HICKEY, M.; KING, C. The Cambridge Illustrated Glossary of Botanical Terms. Cambridge University Press. 2001. p. 217.
- HIROSE, S.; KUME, A.; TAKEUCHI, S.; UTSUMI, Y.; OTSUKI, K.; OGAWA, S. Stem water transport of *Lithocarpus edulis*, an evergreen oak with radial-porous wood. Tree Physiology. 2005. Vol. 25. p. 221-228.
- HORNA, V.; SCHULDT, B.; BRIX, S.; LEUSCHNER, C. Environment and tree size controlling stem sap flux in a perhumid tropical forest of central sulanes, Indonesia.
  Annals of Forest Science. 2011. Vol. 68. p. 1027-1038.
- HOFFMAN, A. Estimating tree transpiration accurately depends on wood type and species: a study of four southern Appalachian tree species. The Oculus: The Virginia Journal of Undergraduate Research. 2012. Vol. 11, n. 1. p. 30-34.
- HOLBROOK, N. M.; ZWIENIECKI, M. A. Vascular transport in plants. Elsevier Academic Press. San Diego, California. 2005. p. 592.

- HSIAO, T. C.; XU, L. K. Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transportation. Journal of Experimental Botany. 2000. Vol. 51, n. 350. p. 1595-1616.
- HUANG, Y. S.; CHEN, S. S.; LIN, T. P.; CHEN, Y. S. Growth strain in coconut palm trees. **Tree Physiology**. 2002. Vol. 22. p. 261-266.
- INGROUILLE, M. Diversity and evolution of land plants. 1992. Chapman and Hall.
  p. 340.
- JAMES, S. A.; MEINZER, F. C.; GOLDSTEIN, G.; WOODRUFF, D.; JONES, T.; RESTOM, T.; MEJIA, M.; CLEARWATER, M.; CAMPANELLO, P. Axial and radial water transport and internal water storage in tropical forest canopy trees. Oecologia. 2003. Vol. 134. p. 37-45.
- JIMENEZ, M. S.; NADEZHDINA, N.; ČERMAK, J.; MORALES, D. Radial variation in sap flow in five laurel forest tree species in Tenerife, Canary Islands. Tree Physiology. Vol. 20. 2000. p. 1149-1156.
- JOHANSEN, D. A. Plant microtechnique. 1940. McGraw-Hill. New York, NY.
- KIRSCHBAUM, M. U. F. Forest growth and species distribution in a changing climate. **Tree Physiology.** 2000. Vol. 20. p. 309-322.
- KITIN, P.; VOELKER, S. L.; MEINZER, F. C.; BEECKMAN, H.; STRAUSS, S. H.; LACHENBRUCH, B. Tyloses and phenolic deposits in xylem vessels impede water transport in low-lignin transgenic poplars: a study by cryo-fluorescence microscopy.
   Plant Physiology. 2010. Vol. 154. p. 878-898.
- KOLB, K. J.; SPERRY, J. S.; LAMONT, B. B. A method for measuring xylem hydraulic conductance and embolism in entire root and shoot systems. Journal of Experimental Botany. 1996. Vol. 47, n. 11. p. 1805-1810.
- KÖSTNER, B.; FALGE, E.; TENHUNEN, J. D. Age-related effects on leaf area/sapwood area relationships, canopy transpiration and carbon gain of Norway spruce stands (*Picea abies*) in the Fichtelgebirge, Germany. Tree Physiology. 2002. Vol. 22. p. 567-574.
- KRAMER, P. J.; BOYER, J .S. Water relations of plants and soils. Academic Press. 1995. p. 495.

- KUMAGAI, T.; NAGASAWA, H.; MABUCHI, T.; OHSAKI, S.; KUBOTA, K.; KOGI, K.; UTSUMI, Y.; KOGA, S.; OTSUKI, K. Sources of error in estimating stand transpiration using allometric relationships between stem diameter and sapwood area for *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa*. Forest Ecology and Management. 2005. p. 191-195.
- KUNERT *et al. Em processo de escrita*. Road associated edge effect increase tree transpiration in a tropical moist lowland forest.
- LAMBERTY, B. B. WANG, C.; GOWER, S.T. Aboveground and belowground biomass and sapwood area allometric equations for six boreal tree species of northern Manitoba. Canadian Journal of Forest Resources. 2002. Vol. 32. p. 1441–1450.
- LANDSBERG, J. J.; GOWER, S. T. Applications of physiological ecology of forest management. Academic press. San Diego, CA. 1997. p. 354.
- LANGAN, S. J.; EWERS, F. W.; DAVIS, D. Xylem dysfunction caused by water stress and freezing in two species of co-occuring chaparral shrubs. Plant, Cell and Environment. 1997. Vol. 20. p. 425-437.
- LIMA, P. L.; LIMA, O. P.; MAGNUSSON, W. E.; HIGUCHI, N.; REIS, F.Q. Regeneration of five commercially valuable tree species after experimental logging in the Amazonian Forest. Revista Árvore. 2002. Vol. 26, n. 5. p. 567-571.
- LORENZI, H. Árvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. **Nova Odessa: Plantarum**. 1992. p. 352.
- LORENZI, H.; BACHER, L.; LACERIDA, M.; SARTORI, S. Frutas Brasileiras e Exóticas Cultivadas (de consumo in natura). Instituto Plantarum de Estudos das Flora. Nova Odessa, Brazil. 2006. p 81.
- LU, P.; URBAN, L.; ZHAO, P. Granier's Thermal Dissipation Probe (TDP) Method for measuring sap flow in trees: theory and practice. Acta Botanica Sinica. Vol. 46, n. 6. 2004. p. 631-646.
- MACHADO, S. A.; FIGUEIREDO FILHO, A. **Dendrometria.** Ed. 2. Guarapuava: UNICENTRO, 2009. 316 p.
- MACIEL, K. M. F. PACHECO, A. S.; NASCIMENTO, C. C.; SILVA, A. C. Anatomia da madeira amazônica: estudo de padrões visuais para aplicação em vestuário feminino. Anais... 8º Congresso Brasileiro em Pesquisa e Desenvolvimento em Design. 2008.

- MARANHO, A. S.; PAIVA, A. V. Emergência de plântulas de Pourouma guianensis Aubl. (Urticaceae) em função do substrato. Revista Brasileira de Ciências Agrícolas. 2012. Vol. 7. p. 844-849.
- MARQUES, M. H. B. Agrupamento de 41 espécies de madeiras da Amazônia para secagem baseado em características anatômicas e físicas. Tese de Doutorado. Universidade de Brasília. 2008. p. 141.
- MCCULLOH, K.; SPERRY, J. S.; LACHENBRUCH, B.; MEINZER, F. C.; REICH, P. B.; VOELKER, S. Moving water well: comparing hydraulic efficiency in twigs and trunks of coniferous, ring-porous, and diffuse-porous saplings from temperate and tropical forests. New Phytologist. 2010. Vol. 186. p. 439-450.
- MCCULLOH, K. A.; MEINZER, F. C.; SPERRY, J. S.; LACHENBRUCH, B.; VOELKER, S. L.; WOODRUFF, D. R.; DOMEC, J. C. Comparative hydraulic architecture of tropical tree species representing a range of successional stages and wood density. Oecologia. 2011. Vol. 167. p. 27-37.
- MCELRONE, A.J.; GRANT, J. A.; KLUEPFEL, D. A. The role of tyloses in crown hydraulic failure of mature walnut trees afflicted by apoplexy disorder. Tree Physiology. 2010. Vol. 30. p. 761-772.
- MCJANNET, D.; FITCH, P.; DISHER, M.; WALLACE, J. Measurements of transpiration in four tropical rainforest types of north Queensland, Australia. Hydrological Processes. 2007. Vol. 21, n. 26. p. 3549-3564.
- MEINZER, F. C.; GOLDSTEIN, G.; ANDRADE, J. L. Regulation of water flux through tropical forest canopy trees: Do universal rules apply?. Tree Physiology. 2001. Vol. 21. p. 19-26.
- MEINZER, F. C.; GOLDSTEIN, G.; FRANCO, A. C.; BUSTAMENTE, M.; IGLER, E.; JACKSON, P.; CALDAS, L.; RUNDEL P. W. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. Functional Ecology. 1999. Vol. 13. p. 273-282.
- MEINZER, F. C.; BOND, B. J.; WARREN, J. M.; WOODRUFF, D. R. Does water transport scale universally with tree size?. Functional Ecology. 2005. Vol. 19. p. 558-565.
- MEINZER, F.C.; MCCULLOH, K.A.; LACHENBRUCH, B. WOODRUFF, D.R.; JOHNSON, D.M. The blind men and the elephant: the impact of context and scale in

evaluating conflicts between plant hydraulic safety and efficiency. **Oecologia**. 2010. Vol. 164. p. 287–296.

- MENCUCCINI, M.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; HAMID,H. A.; KORAKAKI, E.; VANDERKLEIN, D. Evidence for age- and size-mediated controls of tree growth from grafting studies. Tree Physiology. 2007. Vol. 27. P. 463-473.
- MINCHIN, P. E. H.; LACOINTE, A. New understanding on phloem physiology and possible consequences for modeling long-distance carbon transport. New Phytologist. 2005. Vol. 166. p. 771-779.
- MORI, A. S.; PRANCE, G. T. Lecythidaceae Part II. Flora Neotropica. New York: The New York Botanical Garden. 1990. 170 p.
- MOTA, M. R.; MEDEIROS, C. M. Balanço Hídrico na Região de Manaus AM.
  Revista da Universidade do Amazonas. Série Ciências Agrárias, UFAM. 2002. Vol. 10, n. 1-2. p. 73-78.
- MOUTINHO, V. H. P. Caracterização das madeiras conhecidas na Amazônia brasileira como matá-matá. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Lavras. 2008. p. 88.
- MULKEY, S. S.; CHAZDON, R. L.; SMITH, A. P. Tropical forest plant ecophysiology. Chapman and Hall. 1996. p. 675.
- NAVARRO, C.; FERNANDEZ-ESCOBAR, R.; BENLOCH, M. A low-pressure, trunk-injection method for introducing chemical formulations into olive trees. Journal of the American Society of Horticulture Sciences. 1992. Vol. 117, n. 2. p. 357-360.
- NIKOLOVA, P. S.; BLASCHKE, H.; MATYSSEK, R.; PRETZSCH, H.; SEIFERT, T. Combined application of computer tomography and light microscopy for analysis of conductive xylem area in coarse roots of European beech and Norway spruce.
   European Journal of Forest Research. 2009. Vol. 128. p. 145-153.
- NOBEL, P. S. Physicochemical and environmental plant physiology. Academic Press. New York. 1999.
- NOSHIRO, S.; BAAS, P. Latitudinal trends in wood anatomy within species and genera: case study in Cornus S. L. (Cornaceae). American Journal of Botany. 2000. Vol. 87, n. 10. p. 1495-1506.

- OLIVEIRA, A. N.; AMARAL, I. L. Florística e fitossologia de uma floresta de vertente na Amazônia Central, Amazonas, Brasil. Acta Amazonica. 2004. Vol. 34, n. 1. p. 21-34.
- OREN, R.; PHILLIPS, N.; KATUL, G.; EWERS, B. E.; PATAKI, D. E. Scaling xylem sap flux and soil water balance and calculating variance: a method for partitioning water flux in forests. Annals of Forest Science. 1998. Vol. 55. p. 191-216.
- PAROLIN, P.; MÜLLER, E.; JUNK, W. J. Sapwood area in seven common tree species of central amazon floodplains. **Pesquisas Botânica**. 2008. n. 59. p. 277-286.
- PAULA, A.; SILVA, A. F.; MARCO JUNIOR, P.; SANTOS, F. A. M.; SOUZA, A. L. Sucessão ecológica da vegetação arbórea em uma Floresta Estacional Semidecidual, Viçosa, MG, Brasil. Acta Botânica Brasileira. 2004. Vol. 18, n. 3. p. 407-423.
- PIMENTEL, C. A relação da planta com a água. EDUR- Editora da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Seropédica-RJ. 2004. p. 191.
- POORTER, L.; MCDONALD, I.; ALARCON, A.; FICHTLER, E. LICONA, J.C.; PEÑA-CLAROS, M.; STERCK, F.; VILLEGAS, Z.; SASS-KLAASSEN, U. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. New Phytologist. 2010. Vol. 185. p. 481-492.
- RABER, O. Water utilization by trees, with special reference to the economic forest species of the north temperate zone. United States Department of Agriculture, Misc. Pub. 1937. Vol. 257, n. 97. p. 1937.
- RENNINGER, H. J. Hydraulic costs of increasing height in palms. Dissertation. Boston University. Graduate school of arts and science. 2010. Boston, USA. p. 242.
- RENNINGER, H. J.; MCCULLOH, K. A.; PHILLIPS, N. A comparison of the hydraulic efficiency of a palm species (*Iriartea deltoidea*) with other wood types. Tree physiology. 2013. Vol. 33. p. 152-160.
- RENNINGER, H. J.; PHILLIPS, N. Intrinsic and extrinsic hydraulic factors in varying sizes of two Amazonian palms species (*Iriartea deltoidea* and *Mauritia flexuosa*) differing in development and growing environment. American Journal of Botany. 2010. Vol. 97, n. 12. p. 1926-1936.

- RICH, P. M. Developmental anatomy of the stem of *Welfia georgii*, *Iriartea gigantea*, and other arborescent palms: implications for mechanical support. **American Journal of Botany.**1987. Vol. 74, n. 6. p. 792-802.
- RIBEIRO, J. E. L. S. *et al.* Flora da reserva Ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. DFIC-INPA. 1999. Manaus- AM. p. 816.
- ROCHA, E. Potencial ecológico para o manejo de frutos d açaizeiro (Euterpe precatoria Mart.) em áreas extrativistas no Acre, Brasil. Acta Amazonica. 2004. Vol. 34, n. 2. p. 1-14.
- ROSNER, S.; KLEIN, A.; MULLER, U.; KARLSSON, B. Tradeoffs between hydraulic and mechanical stress responses of mature Norway spruce trunk wood. Tree Physiology. 2008. Vol. 8. p. 1179-1188.
- RYAN, M. G. Sapwood volume for three subalpine conifers: predictive equations and ecological implications. Canadian Journal of Forest Resources. 1989. Vol. 19. p. 1397-1401.
- RUST, S. Comparison of three methods for determining the conductive xylem area of Scots pine (*Pinus sylvestris*). Forestry. 1999. Vol. 72. p. 103-108.
- SAITOH, T.; OHTANI, J.; FUKAZAWA, K. The occurrence and morphology of tyloses and gums in the vessels of japanese hardwood. IAWA. 1993. Vol. 14, n. 4. p. 359-371.
- SALM, R.; JALLES-FILHO, E.; SCHUCK-PAIM, C. A model for the importance of large arborescent palms in the dynamics of seasonally-dry Amazonian forests. Biota Neotropica. 2005. Vol. 5, n. 2. p. 1-6.
- SANO, Y.; OKAMURA, Y.; UTSUMI, Y. Visualizing water-conduction pathways of living trees: selection of dyes and tissue preparation methods. Tree Physiology. 2005. Vol. 25. p. 269-275.
- SELLIN, A. Sapwood-heartwood proportion related to tree diameter, age, and growth rate in *Piceaabies*. Canadian Journal of Forest Research. 1994. Vol. 24, n. 5. p. 1022-1028.
- SILVA, M. R. S.; MACHADO, G. O.; DEINER, J.; JUNIOR CALIL, C. Permeability measurements of brazilian Eycalyptus. Materials Research. 2010. Vol. 13, n. 13.1-7.

- SIMONIN, K.; KOLB, T. E.; MONTES-HELU, M.; KOCH, G. W. Restoration thinning and influence of tree size and leaf area to sapwood area ratio on water relations of *Pinus ponderosa*. Tree Physiology. 2006. Vol. 26. p. 493-503.
- SMITH, D.M.; S.J. ALLEN. Measurement of sap flow in plant stems. Journal of Experimental Botany. 1996. Vol. 47. p.1833–1844.
- SPERRY, J.S.; DONNELLY, J. R.; TYREE, M. T. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. Plant, Cell & Environment. 1988. Vol. 11, n. 1. p. 35-40.
- SPERRY, J. S.; HACKE, U. G.; PITTERMANN, J. Site and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. American Journal of Botany. 2006.
- SPERRY, J. S.; SALIENDRA, N. Z.; POCKMAN, W. T.; COCHARD, H.; CRUZIAT, P.; DAVIS, S. D.; EWERS, F. W.; TYREE, M. T. New evidence for large negative xylem pressures and their measurement by the pressure chamber method. Plant, Cell and Environment. 1996. Vol. 19. p. 427-436.
- SPERRY, J. S.; MEINZER, F.C.; MCCULLOH, K. A. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. Plant Cell Environments. 2008. Vol. 31. p. 632–645.
- STEEGE *et al.* Hyperdominance in the Amazonian tree flora. Science. 2013. Vol.342.
  p. 325- 334.
- STERCK, F. J.; ZWEIFEL, R.; SASS-KLAASSEN, U.; CHOWDHURY, Q. Persisting soil drought reduces leaf specific conductivity in Scots pine (*Pinus sylvestris*) and pubescent oak (*Quercus pubescens*). Tree Physiology. 2008. Vol. 28. p. 529-536.
- THOMAS, R. J.; Anatomical features affecting liquid penetrability in three hardwood species. **Wood and Fiber**. 1976. Vol. 7, n. 4. p. 256-263.
- TOMBESI, S.; JOHNSON, R. S.; DAY, K. R.; DEJONG, T. M. Relationships between xylem vessel characteristics, calculated axial hydraulic conductance and sizecontrolling capacity of peach rootstock. Annals of Botany. 2010. Vol. 105, n. 2. p. 327-331.

- TOMLINSON, P. B. Systematics and ecology of the Palmae. Annual Review of Ecological System. 1979. Vol. 10. p. 85-107.
- TURNER, I. M. The Ecology of trees in the tropical rain forest. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 2004.
- TURTON, S.M.; FREIBURGER, H.J. Edge and aspect effects on the microclimate of a small tropical forest remnant on the Atherton Tableland, northeastern Australia. In: Laurance, W.F., Bierregaard, R.O. Jr. (Eds.), Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities. University of Chicago Press. Chicago, USA. 1997. p. 45–54.
- TYREE, M. T.; SNYDERMAN, D. A.; WILMOT, T. R.; MACHADO, J. L. Water relations and hydraulic architecture of a tropical tree (*Schefflera morototoni*). Plant Physiology. 1991. Vol. 96. p. 1105-1113.
- TYREE, M. T.; ALEXANDER, J.; MACHADO, J. L. Loss of hydraulic conductivity due to water stress in intact juveniles of *Quercus rubra* and *Populus deltoides*. Tree Physiology. 1992. Vol. 10, n. 4. p. 411-415.
- TYREE, M. T.; ZIMMERMANN, M. H. Xylem structure and the ascent of sap. **Springer**. New York. 1983. p. 123.
- TYREE, M. T.; PATIÑO, S.; BENNINK, J.; ALEXANDER, J. Dynamic measurements of roots hydraulic conductance using a high-pressure flowmeter in the laboratory and field. Journal of Experimental Botany. 1994a. Vol. 46, n. 1. p. 83-94.
- TYREE, M. T.; YANG, S.; CRUZIAT, P.; SINCLAIR, B. Novel Methods of Measuring Hydraulic Conductivity of Tree Root Systems and Interpretation Using AMAIZED (A Maize-Root Dynamic Model for Water and Solute Transport). Plant Physiology. 1994b. Vol. 104, n. 1; p. 189-199.
- TYREE, M. T.; DAVIS, S. D.; COCHARD, H. Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction?.
  IAWA. 1994c. Vol. 15, n. 4. p. 335-360.
- UMEBAYASHI, T.; UTSUMI, Y.; KOGA, S.; INOUE, S.; SHIIBA, Y.; ARAKAWA, K.; MATSUMURA, J.; ODA, K. Optimal conditions for visualizing

water-conducting pathways in a living tree by the dye injection method. **Tree Physiology**. 2007. Vol. 27. p. 993-999.

- VERTESSY, R. A.; BENYON, R. G.; O'SULLIVAN, S.K.; GRIBBEN, P.R. Relationships between stem diameter, sapwood area, leaf area and transpiration in a young mountain ash forest. Tree Physiology. 1995. p. 559-567.
- VINYA, R.; MALHI, Y.; BROWN, N.; FISHER, J. B. Functional coordination between branch hydraulic properties and leaf functional traits in miombo woodlands: implications for water stress management and species habitat preference. Acta Physiol Plant. 2012. Vol. 34. p. 1701-1710.
- VORMISTO, J.; SVENNING, J.; HALL, P.; BALSLEV, H. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. Journal of Ecology. 2004. Vol. 92. p. 577-588.
- WATERHOUSE F.L.S.; C. J. QUINN. Growth patterns in the stem of the palm *Archontophoenix cunninghamiana*. Botanical Journal of the Linnean Society. 1978. Vol. 77, n. 2. p. 73–93.
- WEST, G.B.; BROWN, J.H.; ENQUIST, B.J. A general model for the structure and allometry of plants vascular system. **Nature**. 1999. Vol. 400. p. 664-667.
- WHEELER, E. A.; BAAS, P. A survey of the fossil record of dicotyledonous wood and its significance for evolutionary and ecological wood anatomy. IAWA. 1991. Vol. 12, n. 3. p. 275-332.
- WHITING, D.; O'MEARA, C. Tree growth and decay. **CMG GardenNotes**. 2013. n. 611. p. 1-11.
- WOOD, T. E.; DETTO, M.; SILVER, W. L. Sensitivity of Soil Respiration to Variability in Soil Moisture and Temperature in a Humid Tropical Forest. 2013. PLoS ONE. Vol. 8, n.12. p. 1-10.
- WULLSCHLEGER, S. D.; MEINZER, F.C.; VERTESSY, R. A. A review of wholeplant water use studies in trees. **Tree Physiology**. 1998. Vol. 18. p. 499-512.

- WULLSCHLEGER, S. D.; NORBY, R. J. Sap velocity and canopy transpiration in a sweetgum stand exposed to free-air CO2 enrichment (FACE). New Phytologist. 2001. Vol. 150. p. 489-498.
- YANG, K.C.; BENSON, C. 1997. Formation, distribution and its criteria for determining the juvenile/mature wood transition zone. In: Timber management toward wood quality and end product value. P.IX-7. CTIA/IUFRO International wood quality workshop. Quebec City, Aug 18-22. 1997.
- ZACH, A.; SCHULDT, B.; BRIX, S.; HORNA, V.; CULMSEE, H.; LEUSCHNER, C. Vessel diameter and xylem hydraulic conductivity increase with tree height in tropical rainforest trees in Sulawesi, Indonesia. Flora. 2010. Vol. 205. p. 506-512.
- ZANNE; A. E.; WESTOBY, M.; FALSTER, D. S.; ACKERLY, D. D.; LOARIE, S. R.; ARNOLD, S. E. J.; COOMES, D. A. Angiosperm wood structure: global patterns in vessel anatomy and their relationship to wood density and potential conductivity. American Journal of Botany. 2010. Vol. 97, n. 2. p. 207-215.