

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ACRE  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E  
MANEJO DE RECURSOS NATURAIS

EFICIÊNCIA E SEGURANÇA HIDRÁULICA DE  
*Tachigali chrysaloides* van der Werff. (Leguminosae)  
NO SUDOESTE DA AMAZÔNIA

JOÃO ANTÔNIO RODRIGUES SANTOS

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

RIO BRANCO-AC, BRASIL

JULHO DE 2019

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ACRE  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E MANEJO DE RECURSOS  
NATURAIS

EFICIÊNCIA E SEGURANÇA HIDRÁULICA DE  
*Tachigali chrysaloides* van der Werff. (Leguminosae)  
NO SUDOESTE DA AMAZÔNIA

JOÃO ANTÔNIO RODRIGUES SANTOS

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais da Universidade Federal do Acre como requisito parcial à obtenção do título de Mestre.  
Orientador: Prof. Dr. Marcos Silveira

RIO BRANCO-AC, BRASIL

JULHO DE 2019

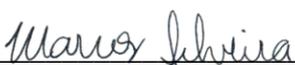
UNIVERSIDADE FEDERAL DO ACRE  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E MANEJO DE  
RECURSOS

EFICIÊNCIA E SEGURANÇA HIDRÁULICA DE *Tachigali chrysaloides* VAN DER  
WERFF. (LEGUMINOSAE) NO SUDOESTE DA AMAZÔNIA

**JOÃO ANTÔNIO RODRIGUES SANTOS**

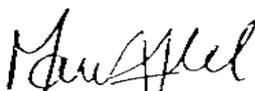
Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais da Universidade Federal do Acre como requisito parcial à obtenção do título de Mestre.

Aprovado em 30 de julho de 2019 pela banca examinadora:

  
\_\_\_\_\_

Dr. Marcos Silveira

Universidade Federal do Acre, Professor, Centro de Ciências Biológicas e da Natureza  
Orientador

  
\_\_\_\_\_

Dr. Marcus Vinicius de Athaydes Liesenfeld

Universidade Federal do Acre, Professor, Centro Multidisciplinar, Campus Floresta  
Examinador interno

  
\_\_\_\_\_

Dra. Fernanda Coelho de Souza

Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia, Pesquisador  
Examinador externo

\_\_\_\_\_

Dr. Elder Ferreira Morato

Universidade Federal do Acre, Professor, Centro de Ciências Biológicas e da Natureza  
Examinador suplente

RIO BRANCO-AC, BRASIL  
JULHO DE 2019

S237e Santos, João Antônio Rodrigues, 1989 -  
Eficiência e segurança hidráulica de *Tachigali chrysaloides van der Werff*  
(*Leguminosae*) no sudoeste da Amazônia / João Antônio Rodrigues Santos;  
orientador: Dr. Marcos Silveira. – 2019.  
32 f. : il. ; 30 cm.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Acre, Programa de Pós-  
graduação em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais, Rio Branco, 2019.  
Inclui referências bibliográficas.

1. Estresse hídrico. 2. Resistência a cavitação. 3. Traços hidráulicos. I.  
Silveira, Marcos (orientador). II. Título.

CDD: 574.501

---

Bibliotecária: Nádia Batista Vieira CRB-11º/882.

#### REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

SANTOS, J. A. R. 2019. Eficiência e segurança hidráulica de *Tachigali chrysaloydes van der Werff*. (*Leguminosae*) no Sudoeste da Amazônia. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais. Programa de Pós-graduação em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais, Universidade Federal do Acre, Rio Branco-AC, p.38

#### CESSÃO DE DIREITOS

AUTOR: João Antônio Rodrigues Santos

GRAU: Mestre

Concedo à Universidade Federal do Acre-UFAC permissão para reproduzir cópias desta dissertação de mestrado e para emprestá-las somente para propósitos acadêmicos e científicos. Reservando outros direitos de publicação, de forma que nenhuma parte desta dissertação de mestrado pode ser reproduzida sem minha autorização por escrito.

---

João Antônio Rodrigues Santos

Endereço eletrônico: jo89ro@gmail.com

Desistir? Só quando eu deixar de existir.

(Eu me chamo Antônio)

## AGRADECIMENTOS

Dois anos parecem voar, mas buscando na memória tudo o que aconteceu nesse tempo, dou-me conta que não foram poucas coisas. Esse mestrado tornou-se uma realização pessoal e possível graças a muitos elementos e pessoas. Portanto agradeço...

Primeiramente à Deus por através da minha mãe (Valdelice) ter permitido eu nascer e chegar até aqui, impulsionado por ela a crescer e vencer na vida. Ao meu irmão Gugu pela companhia, incentivo e apoio. A minha família por acreditarem no meu potencial.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior-Brasil (CAPES)-Código de Financiamento 001. Agradeço a Universidade Federal do Acre e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais e seus funcionários e pesquisadores pelo apoio; Por fim, a todos que de certo modo contribuíram com a realização desse trabalho,

Ao meu orientador Dr. Marcos Silveira, porque através dele tive a oportunidade em estar concluindo o Mestrado, a adição de mais uma vaga ao PPG-EMRN fez toda a diferença na minha vida, sou grato por fazer parte da equipe LABEV-UFAC.

Cultivei grandes amizades que levarei para a vida, no decorrer desses dois anos, Ronnilda (Ronis/Rô), sou agradecido, por você sair de Urupá-RO (“Uruparstes”) e vir fazer seu mestrado aqui na Ufac. Foi uma conexão que nos levou há uma linda amizade, sou feliz por você estar presente, foram tantas tormentas e risadas, que nossa caminhada no Mestrado se tornou mais tranquila, por tudo ríamos, ou inventávamos algo pra rir, risadas estas que levarei para o Doutorado. Allana, criatura fria, insensível e mãe da minha afilhada Aurora, amizade que levo no peito só porque ela é bem sincera e um amorzinho quando quer, nossa experiência no Cazumbá-Iracema fortaleceu a relação amigos.

Amigos de campo, Júlio (escalador), Martin (escalador) Bia (esposa Martin), (sogra e o filho do Martin) e a Renata (incentivadora), nossas idas a FEC tornaram-se boas, pelas companhias de vocês. Renata você em especial obrigado por ser companheira, acredito que sem você tudo seria chato, com você me senti à vontade em permanecer em campo, conversávamos e tirávamos dúvidas, foi uma experiência incrível. No decorrer foram tantos entraves que no final deu tudo certo, só o sucesso para nós.

Aos meus amigos sempre presentes Michelle Siebra, grande amiga que carrego desde a graduação, assim como, Valdinho, Cici e Antônio que me rebem com tanto

carinho. Juuuu, você não ficará de fora, eu te gosto muito, me acompanhou na graduação e no mestrado, como dizem “ o que é verdadeiro não morre” nossa amizade é linda, obrigado por fazer parte desse momento. Thamy também faz parte, a nossa amizade foi fortalecida, apesar da distância ela é permanente no meu coração.

Agradeço ao laboratório de Limnologia (Ufac) por aceitar um agregado para estudar, ao Laboratório de Anatomia da Madeira (Ufac) por disponibilizar os materiais e técnicas para realizar as análises Tec. Neila e Prof. Dr. Moises Lobão. A Funtac por disponibilizar os materiais presentes na instituição e ceder o laboratório de Tecnologia da Madeira. Ao senhor Said pela paciência e disponibilidade em ajudar a executar as tarefas anatômicas.

## Sumário

Resumo .....	9
Abstract.....	10
1. Introdução.....	11
2. Materiais e Métodos .....	14
2.1 Área de estudo .....	14
2.2 <i>Tachigali chrysaloides</i> van der Werff. (Leguminosae).....	15
2.3 <i>Altura, diâmetro, idade das árvores e densidade da madeira.</i> .....	15
2.4 <i>Anatomia do xilema</i> .....	16
2.5 <i>Condutância hídrica</i> .....	17
2.6 <i>Segurança hidráulica</i> .....	18
2.7 <i>Análise de dados</i> .....	20
3. Resultados .....	20
3.1 <i>Anatomia do xilema</i> .....	20
3.2 <i>Condutividade hidráulica potencial</i> .....	22
3.3 <i>Curva de vulnerabilidade</i> .....	23
4. Discussão.....	25
4.1 <i>Eficiência hídrica</i> .....	25
4.2 <i>Segurança hidráulica</i> .....	26
4.3 <i>Trade-off entre eficiência versus segurança hidráulica</i> .....	26
5. Conclusão .....	28
6. Referências .....	29

## **Eficiência e segurança hidráulica de *Tachigali chrysaloides* van der Werff. (Leguminosae) no Sudoeste da Amazônia. \***

João AR Santos<sup>1,3</sup>, Marcos Silveira<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais, Universidade Federal do Acre (UFAC), Caixa postal 500, 69920-900, Rio Branco, AC, Brasil

<sup>2</sup>Centro de Ciências Biológicas e da Natureza, UFAC, Caixa postal 500, 69920-900, Rio Branco, AC, Brasil

<sup>3</sup>Autor para correspondência: [jo89ro@gmail.com](mailto:jo89ro@gmail.com)

\*Conforme normas do periódico New Phytologist.

### **Resumo**

A eficiência hidráulica, isto é, a capacidade do sistema de transporte de água das plantas, permite o entendimento sobre a resistência hidráulica às pressões negativas e a segurança contra cavitação. Em tempos de crise climática, estudos ecofisiológicos acerca da resistência hidráulica das plantas às pressões negativas e sobre segurança contra a cavitação do sistema condutor, são fundamentais para avaliarmos a eficiência hidráulica das espécies, e conferem rigor aos modelos de distribuição geográfica das mesmas. A integração do conhecimento sobre o funcionamento da árvore em resposta a fatores internos e externos permite prever a distribuição das plantas em resposta às alterações climáticas. Este estudo investigou a relação eficiência e segurança hidráulica da espécie *Tachigali chrysaloides* van der Werff., no sentido de verificar como ela reage ao déficit hídrico e o quanto ela é vulnerável à eventos de seca. Para a avaliação da eficiência hídrica foram realizadas análises anatômicas da madeira (densidade da madeira, frequência, diâmetro, área e espessura dos vasos xilemáticos) e calculada a condutividade hidráulica potencial ( $K_p$ ). A segurança hidráulica, representada pelo potencial hídrico no qual a planta perde 50% de sua capacidade de condução de água ( $P_{50}$ ) foi obtido a partir da curva de vulnerabilidade, seguindo o método pneumático. A combinação de características como diâmetro dos vasos xilemáticos estreitos e numerosos resulta em uma relação baixa entre condutância hidráulica e segurança do xilema, *T. chrysaloides* possui vasos estreitos, associados a uma maior segurança à cavitação com valor médio de  $P_{50}$  -3,08 MPa, e maior suporte à estresses hídricos ocasionados por mudanças climáticas ou decorrentes da degradação dos recursos naturais. A compreensão da eficiência e segurança hidráulica de espécies arbóreas tropicais é fundamental para o manejo e a conservação, estes resultados são particularmente importantes diante das previsões de aumento da temperatura e intensificação do período seco para os próximos anos. As características anatômicas do *T. chrysaloides* quantificadas no presente estudo sugerem que esta espécie pode ser potencialmente mais resistente ao estresse hídrico, havendo um *trade-off* entre eficiência e segurança hidráulica.

**Palavras-chave:** Estresse hídrico, resistência a cavitação, traços hidráulicos, *trade-off*, xilema.

## **Abstract**

Hydraulic efficiency, ie the plant water transport system capacity, allows understanding of the hydraulic resistance to negative pressures and safety against cavitation. In times of climate crisis, ecophysiological studies about the hydraulic resistance of plants to negative pressures and safety against the cavitation of the conducting system are fundamental to evaluate the hydraulic efficiency of the species, and give rigor to the geographical distribution models of their. Integrating knowledge about tree functioning in response to internal and external factors allows predicting the distribution of plants in response to climate change. This study investigated the relationship between efficiency and hydraulic safety of the species *Tachigali chrysaloides* van der Werff., in order to verify how it reacts to water deficit and how vulnerable it is to drought events. Anatomical analyzes of wood (wood density, frequency, diameter, area and thickness of the xylem vessels) were performed to evaluate the water efficiency and the potential hydraulic conductivity ( $K_p$ ) was calculated. The hydraulic safety, in this case, the water potential in which the plant loses 50% of its water conduction capacity ( $P_{50}$ ) was obtained from the vulnerability curve, following the pneumatic method. The combination of attributes such diameter as narrow xylem vessels and numerous results in a low relation between hydraulic conductance and xylem safety, *T. chrysaloides* has narrow vessels, which increases its safety to cavitation with average value of  $P_{50}$  -3,08 MPa, and allows this species to support water stress caused by climate change or the degradation of natural resources. Understanding the efficiency and hydraulic safety of tropical tree species is essential for management and conservation, and the results presented here indicate that *T. chrysaloides* is a species resistant to water stress, with a trade-off between efficiency and hydraulic safety.

**Keywords:** Water stress, cavitation resistance, hydraulic traces, *trade-off*, xylem.

## 1. Introdução

O Bioma Amazônia representa mais da metade das florestas tropicais do mundo, sendo particularmente importante devido ao seu papel na ciclagem de água e na conservação da biodiversidade do planeta (Saatchi *et al.*, 2007). A modificação nos padrões de chuva de uma região altera a dinâmica da floresta, o estresse hídrico reduz o acúmulo de biomassa pela floresta (Phillips *et al.* 2009), alterando a distribuição das espécies e dos ecossistemas (Bellard *et al.*, 2012).

A floresta amazônica, influencia diretamente o clima da região, pois grande parte da precipitação registrada ao longo da bacia provém da água transpirada pela própria floresta, com índice pluviométrico médio em torno de 2300 mm/ano atingindo até 5000 mm/ano na porção ocidental da bacia (Marengo *et al.*, 2009). Apesar da elevada precipitação, diversos estudos apontam os eventos climáticos extremos estão se tornando cada vez mais frequentes e intensos, ocasionando aumento de temperaturas e mudanças nos padrões de precipitação: períodos úmidos estão se tornando mais úmidos e estações secas mais secas (Hilker *et al.*, 2014; Gloor *et al.*, 2015; Zhang *et al.* 2015), estas alterações nos padrões de precipitação, afetam a disponibilidade da água no solo e a demanda de evaporação atmosférica (Martinez *et al.* 2014). Impulsionando mudanças rápidas em diferentes escalas na estrutura e composição das florestas (Allen *et al.* 2010; Pivovarovoff *et al.* 2015).

A disponibilidade de água é um dos fatores mais importantes que influenciam a evolução das características e a distribuição de espécies de plantas nos ecossistemas terrestres (Silvertown *et al.*, 2015). As alterações previstas nos padrões de precipitação, com a intensificação dos períodos de seca, aumento da temperatura e déficit de pressão de vapor para as próximas décadas terão consequências diretas na disponibilidade de água para as plantas (IPCC, 2014). De fato, a tolerância à seca é um importante fator de distribuição de espécies em todos os gradientes de sazonalidade, tanto em escala local quanto regional na floresta amazônica (Esquivel-Muelbert *et al.*, 2016; Bonetti *et al.*, 2017; Cosme *et al.*, 2017).

Nas plantas vasculares, a água é transportada através do xilema sob pressão negativa. O xilema deve suportar tanto as tensões mecânicas associadas à pressão negativa quanto o risco de entrada de ar na via hidráulica, não fazer isso pode levar à cavitação de colunas de água e ao bloqueio do transporte de água. A falha hidráulica pode ocorrer quando o gás é puxado para condutos de xilema cheios de água a partir de células preenchidas com

gás ou espaços intercelulares através de poros na membrana do vaso do xilema (Sperry *et al.*, 1988; Baas *et al.*, 2004). Falha hidráulica também ocorre quando pressões negativas superam a capacidade de resistência das paredes do conduto do xilema levando à implosão dos vasos (Carlquist, 1977; Hacke *et al.*, 2001; Donaldson, 2002; Cochard *et al.*, 2004; Brodribb *et al.*, 2005). Portanto afim de garantir uma maior segurança hidráulica, quanto mais baixo o  $P_{50}$  (perda de 50% da condutividade de água), mais espesso deve ser a parede do vaso para manter a integridade estrutural e evitar a implosão do conduto (Hacke *et al.*, 2001).

A condutividade hidráulica permite entender a capacidade de resistência da planta às pressões negativas e a segurança contra cavitação, que é o processo de formação de bolhas de ar dentro do elemento condutor ocasionado pelo aumento da pressão negativa frente ao estresse hídrico, uma vez que a integração do conhecimento sobre o funcionamento da árvore em resposta a fatores internos e externos permite prever a distribuição das plantas em resposta às alterações climáticas (Fonti *et al.*, 2012).

A disponibilidade de água no ambiente e a competição interespecífica são fatores que influenciam a forma e a função do sistema vascular das plantas (Reich *et al.*, 2003). Em condições de maior disponibilidade de água, as plantas apresentam xilema secundário eficiente no transporte de água, maximizando as trocas gasosas e o crescimento das plantas (Baas *et al.*, 2004). Por outro lado, em locais com maior restrição hídrica, a sobrevivência das plantas depende da habilidade de suportar altas tensões no xilema secundário (Hacke *et al.*, 2001; Sperry, 2003). Nestas condições, as plantas apresentam estrutura anatômica que confere maior resistência hidráulica (diâmetro dos vasos, frequência de vasos, espessura da parede dos vasos) para serem capazes de lidar com recorrentes déficits hídricos, sem sofrer significativos riscos de cavitação induzidos pela seca ou riscos de morte por falhas hidráulicas (Hacke *et al.*, 2001).

Plantas que se desenvolvem em ambiente com alta disponibilidade hídrica têm o xilema dominado por elementos de vasos de grandes dimensões, o que proporciona aumento na eficiência do transporte de água e demais nutrientes, possibilitando altas taxas fotossintéticas e de crescimento. Entretanto, tais plantas apresentam maior vulnerabilidade a eventos de cavitação. Deste modo, sob condições de restrição hídrica, plantas que possuem elementos de vasos com diâmetro e comprimento reduzidos, tem a necessidade de possuir paredes celulares reforçadas com lignina para evitar a implosão, desta maneira apresentando vantagens adaptativas, tornando-se menos vulneráveis à cavitação, em situações de secas (Hacke *et al.*, 2001).

O transporte de longa distância de água em plantas vasculares possui uma importância fundamental na reposição de água perdida na transpiração, prevenção de dissecação e manutenção da fotossíntese. Em angiospermas, este transporte é realizado pelos elementos de vaso do xilema e pode conferir vantagens e desvantagens para o ajuste das plantas às mudanças na disponibilidade de água do meio, contribuindo para a seu sucesso de sobrevivência e reprodução e influenciando suas relações ecológicas (Tyree *et al.*, 1991).

Restrições na disponibilidade hídrica torna o sistema vascular das plantas mais propenso a embolismos e outras falhas no transporte de água, com impacto direto na diminuição da produtividade de biomassa e no aumento da mortalidade induzida pela seca em diversas formações florestais (Choat *et al.*, 2012; Eilmann *et al.*, 2014; Rowland *et al.*, 2015). As respostas de espécies arbóreas às variações na disponibilidade hídrica envolvem desde o controle estomático, mudanças na arquitetura radicular e ajustes anatômicos do xilema secundário (Fisher *et al.*, 2007; Plavcová *et al.*, 2012; López *et al.*, 2013; Schreiber *et al.*, 2015). A formação de um sistema vascular capaz de transportar água suficiente, minimizando os riscos de perda de condutividade hidráulica, é uma medida-chave da "adequação" das espécies diante das futuras mudanças climáticas (Pfautsch *et al.*, 2016).

Podemos estabelecer o *trade-off* entre eficiência e segurança hidráulica como uma das características no transporte de água, como a condutividade hidráulica, que é determinada pela quantidade de água transportada por uma área do tecido xilemático sob um gradiente de pressão (Baas *et al.*, 2004). Diferenças na estrutura, tamanho e frequência de vasos afetam a eficiência no uso da água, as taxas fotossintética, o crescimento e a sobrevivência (Santiago *et al.*, 2004). Dessa maneira, a interação entre disponibilidade hídrica e arquitetura hidráulica pode influenciar a distribuição de espécies de plantas ao longo de um gradiente hídrico (Pockman *et al.*, 2000). A condutividade hidráulica pode influenciar nas estratégias das plantas para aquisição de recursos e pode ser empregada para compreender a distribuição das espécies arbóreas durante a sucessão florestal, uma vez que tal característica determina padrões de crescimento importantes na dinâmica florestal (Rüger *et al.*, 2012).

Sendo as plantas capazes de ajustar-se fisiológica e anatomicamente às variações ambientais, o presente estudo busca ampliar o conhecimento a respeito dos processos ecofisiológicos de espécies arbóreas tropicais. Investigamos as características anatômicas da madeira e sua relação com a eficiência e segurança hidráulica de *T. chrysaloides*, no sentido de verificar como esta espécie reage potencialmente ao déficit hídrico e responde a vulnerabilidade a seca.

## 2. Materiais e Métodos

### 2.1 Área de estudo

O estudo foi conduzido na Fazenda Experimental Catuaba (FEC) ( $10^{\circ}04'S$  e  $67^{\circ}37'W$ ; altitude média de 214 m). Uma área de floresta pública, localizada no município de Senador Guiomard, AC, próxima à confluência das BR-364 e 317. A área pertence à Universidade Federal do Acre com 2111 ha e tem uma cobertura florestal constituída principalmente por floresta tropical de terra firme densa e floresta aberta com bambus e palmeiras (Silveira, 2005). Em relevo ondulado, os solos predominantemente são do tipo Latossolo e em áreas de relevo suave a ondulado, do tipo Argissolo (Bardales *et al.*, 2010). O clima do estado do Acre é do tipo equatorial, quente e úmido, com dois períodos climáticos bem definidos: estação chuvosa (inverno amazônico, estendendo-se de novembro a março e estação seca (verão amazônico), estendendo-se de abril a outubro. A temperatura média é de  $26,2^{\circ}C$  (Duarte, 2016) e a média anual de pluviosidade é de 1.935 mm (INMET, 2019).

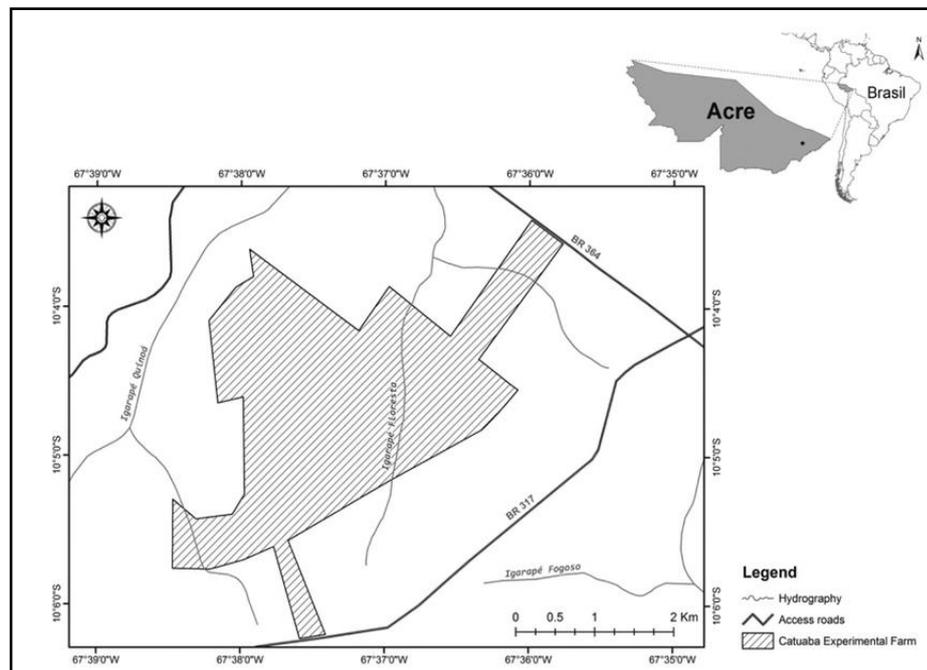


Figura 1: Localização da Fazenda Experimental Catuaba, Senador Guiomard, AC.

## 2.2 *Tachigali chrysaloides* van der Werff. (Leguminosae)

A escolha da espécie se deu ao acaso, em uma caminhada na floresta levando em consideração a logística, recursos e disposição dos indivíduos. No total foram amostrados 5 indivíduos da espécie *Tachigalia chrysaloides*.

Árvore de médio a grande porte, com 15 a 30 m de altura. As folhas são pinadas com 12 a 18 folíolos de 15 a 20 cm, limbo com face abaxial lisa e nervurado, levemente tomentoso, de cor creme. As flores são minúsculas, possuem tonalidade cor creme, e estão distribuídas em cachos no topo da árvore. Folhas novas de tonalidade creme, precedem a floração no topo. O fruto do tipo vagem é marrom, tem cerca de 8 cm e contém uma única semente que permanece presa à casca e tem desenvolvimento rápido (van der Werff, 2008).

O gênero *Tachigali* (Leguminosae – Caesalpinioideae) foi estabelecido por Aublet (1775) e compreende 84 espécies (The plant list, 2019). No Brasil, o gênero está representado por 58 espécies (26 endêmicas) e ocorre nos domínios fitogeográficos Amazônia, Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica (Lima, 2019) Entre os gêneros de Leguminosae arbóreas neotropicais, *Tachigali* destaca pela riqueza alta de espécies e pela abundância em ambientes de margens de rios e em formações florestais em regeneração (Silva *et al.*, 2007).

Em virtude do crescimento rápido, da elevada produção de biomassa e por exibir desrama foliar que possibilita rápida formação de serapilheira, a espécie é considerada secundária inicial e é indicada para recuperação de ambientes degradados, reflorestamento e para produção de fitoenergia (Reis *et al.*, 2011).

Em função das similaridades entre os atributos morfológicos *Tachigali chrysaloides* pode ser confundida com as *Tachigali prancei* e *Tachigali setifera*, porém a espécie em estudo distingue-se pela presença de estípulas longas que medem cerca de 3cm (Van der Werff, 2008). A espécie está amplamente distribuída na América do Sul em partes do: Bolívia, Equador, Peru e no Brasil (Acre, Mato Grosso e Rondônia).

## 2.3 *Altura, diâmetro, idade das árvores e densidade da madeira.*

Para estimar a altura das árvores foi utilizado o método baseado no princípio trigonométrico. Onde o cálculo é feito com base na determinação do ângulo formado entre o observador e o alvo (ponto mais alto da copa) (Ribeiro, 2011).

$$H = \text{Tg do ângulo visado} \times D + h \quad [\text{Eq 1}]$$

Onde: Tg: tangente, D: é a distância do observador da árvore, h: altura do observador.

O diâmetro são tomados à altura do peito, convencionado como sendo a 1,30 m a partir do solo, simbolizados por DAP (diâmetro à altura do peito) (Ribeiro, 2011).

Para a datação das idades dos indivíduos foi o usado a dendrocronologia uma ferramenta para o fornecimento de dados (contagem dos anéis de crescimento) visando à compreensão de questões ecológicas e/ou ambientais ao longo do tempo, através das informações contidas nos anéis de crescimento das árvores (Junior *et al.*, 2013). Dos indivíduos selecionados, foram coletadas à altura do peito (DAP~1,30 m do nível do solo) duas amostras do lenho diametralmente opostas, pelo método não destrutivo, com auxílio de um trado de incremento *Pressler*. Posteriormente, as amostras coletadas foram analisadas com auxílio de estereomicroscópio Motic SMZ-168, para reconhecimento e delimitação dos anéis de crescimento, os quais foram datados utilizando o programa *Coffecha*.

A massa específica aparente a 12% de umidade, foi obtida com base na NBR 7190 (ABNT, 1997), onde a massa é considerada constante quando a diferença entre duas pesagens consecutivas, com diferença de 24 horas, foi inferior a 1% . A massa específica da madeira foi determinada pela razão entre massa e volume. Realizou-se pesagem em balança analítica de precisão (resolução de 0,001 g). O volume foi determinado pela mensuração das dimensões nas direções longitudinal, radial e tangencial, com auxílio de um paquímetro de resolução de 0,01mm. Determinada pela seguinte fórmula:

$$\rho = m/V \quad [\text{Eq 2}]$$

Onde:  $\rho$ : massa específica em g/cm<sup>3</sup>, m: massa em gramas, V: volume em cm<sup>3</sup>.

#### 2.4 Anatomia do xilema

Para quantificar o número de vasos (mm<sup>2</sup>), o diâmetro e a área dos vasos (n=100), os corpos de prova foram retirados do ramo com cerca de 3 cm<sup>3</sup>, foram imersos em solução de água, álcool e glicerina e posteriormente foram retiradas secções transversais (10 µm) com auxílio de micrótomo de deslize Leica SM 2010 R. Os cortes foram clarificados por meio de hipoclorito de sódio, desidratados em álcool 30%, 50%, 70% e 100%, em seguida imersos em corante safranina aquosa 1%. O material foi montado e fixada com Xilol para posterior registro fotográfico em microscópio Biotika com capacidade de resolução 100x com câmera acoplada (Tucsen – 16 mp Live resolution) e computador com software de análise de imagens Image – Pro Plus.

Para medir a espessura da parede, elementos de vaso, o tecido xilemático do segmento foi reduzido a pequenos fragmentos submetido à maceração química com peróxido de hidrogênio e ácido acético, na proporção de 1:1 com volume suficiente para cobrir todos os fragmentos. O processo de maceração foi realizado em estufa a 60°C, durante 24 horas ou até completar dissociação das células. Após este período, havendo individualização de fibras e elementos de vaso, o material foi lavado com água destilada, corado e desidratado, os materiais histológicos foram montados com solução de glicerina e posteriormente laminado. Através do sistema de análise de imagens supracitados foram feitas medidas de diâmetro, área, frequência e espessura dos vasos, e o tipo pontuações de membrana conforme normas da estabelecidas no Iawa Commite list of microscopic features for hardwood identification (Iawa, 1989).

## 2.5 Condutância hídrica

O cálculo da condutividade hidráulica preconiza, que os vasos são contínuos, possuem forma elíptica e presença de placa de perfuração simples (Nijsee *et al.*, 2001). Como os vasos vistos em secção transversal não são círculos perfeitos, utilizamos a área do lúmen dos vasos para calcular o diâmetro equivalente dos vasos ( $D_e$ ) (Scholz *et al.*, 2013) utilizando a seguinte fórmula:

$$D_e = \sqrt{4A} \cdot \pi \quad [\text{Eq 3}]$$

Onde,  $A$  é a área do lúmen dos vasos. A área dos vasos foi mensurada em 100 vasos por indivíduo amostrado.

O diâmetro equivalente dos vasos foi utilizado para determinar a condutividade hidráulica potencial. Utilizamos a equação de Hagen-Poiseuille para calcular a condutividade hidráulica potencial para cada indivíduo amostrado (Poorter *et al.*, 2010). Inicialmente calculamos o diâmetro dos vasos hidraulicamente ponderado ( $D_h$ ):

$$D_h = (\sum d^4 N)^{1/4} \quad [\text{Eq 4}]$$

Onde  $d$  é o diâmetro equivalente dos vasos (em mm) e  $N$  o número de vasos mensurados.

A partir das medidas do diâmetro dos vasos hidraulicamente ponderado ( $D_h$ ) e da densidade de vasos ( $DV$ ), calculamos a condutividade hidráulica potencial ( $K_p$ ) de acordo com a lei de Hagen-Poiseuille pela seguinte fórmula:

$$K_p = (\pi p w / 128 \eta) \cdot DV \cdot D_h^4 \quad [\text{Eq 5}]$$

$Kp$  é a condutividade hidráulica potencial (em  $\text{kgm}^{-1}\text{Mpa}^{-1}\text{s}^{-1}$ ),  $\rho_w$  é a densidade da água a  $20^\circ\text{C}$  ( $998.2 \text{ kgm}^{-3}$ ),  $n$  é a viscosidade da água a  $20^\circ\text{C}$  ( $1.002 \cdot 10^{-9} \text{ MPa}$ ),  $DV$  é a densidade de vasos (vasos/ $\text{mm}^2$ ) e  $Dh$  é o diâmetro do vaso hidraulicamente ponderado (mm).

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

$$R_i = (t/b)^2 \quad [\text{Eq 6}]$$

## 2.6 Segurança hidráulica

A vulnerabilidade do xilema à seca é descrita por uma curva de vulnerabilidade que relaciona o potencial da água em condutos de xilema à perda de condutividade hidráulica devido a oclusões por embolia gasosa. O potencial hídrico no qual ocorre a perda de 50% da condutividade do xilema ( $P_{50}$ , MPa) é um índice comumente utilizado de resistência à embolia.

Para a construção da curva de vulnerabilidade foram realizadas coletas no período de estiagem ( $P_{\min}$ ) (Agosto de 2018) e no período de chuva ( $P_{50\%}$  e  $P_{88\%}$ ) (Fevereiro de 2019). O potencial hídrico da folha foi determinado através da câmara de pressão de Scholander (Scholander *et al.*, 1965), um dispositivo que aplica pressão sob a folha em uma câmara fechada e posteriormente gás pressurizado é gradativamente. A quantidade de pressão demandada para que a água apareça na superfície cortada do pecíolo está relacionado com a quantidade de tensão que a folha está experimentando no seu abastecimento de água. Um alto valor de pressão significa um alto valor de descarga de ar no xilema e, assim um alto grau de estresse hídrico.

Por conta do equilíbrio entre árvore e solo as coletas dos ramos foram realizadas nos seguintes horários 3h30–5h30; 7h00–9h00; 11h00–13h00; 14h00–16h00. De cada ramo retirado, foram destacadas de três a cinco folhas, estas foram cortadas na inserção do pecíolo, e colocadas dentro de sacos plásticos. O ar no interior do saco plástico foi expirado para saturar o ambiente e evitar transpiração e desidratação das folhas. Os sacos foram lacrados, para posterior aferição do potencial hídrico foliar.

As medições do potencial hídrico utilizando as folhas faz parte do método do vácuo que aborda a cavitação de um ponto de vista diferente, não da perspectiva do fluxo de água,

mas da consequência direta da cavitação, ou seja, da presença de ar no xilema. À medida que a planta sofre embolia, os espaços de ar no interior do xilema aumentam. O embolismo altera as propriedades pneumáticas dos segmentos de ramo. Neste método, o vácuo é aplicado a um corte no ramo e o fluxo de ar que sai para fora do ramo é medido. Embora os mecanismos exatos ainda estejam em estudo, existe uma relação entre o fluxo de ar fora do segmento de derivação e seu estado de cavitação (Pereira *et al.*,2016)

As mudanças de pressão foram medidas a partir de um conector ao reservatório de vácuo. A seringa e o medidor são conectados ao reservatório de vácuo através de uma torneira de três vias. O ramo foi conectado ao reservatório de vácuo com uma segunda torneira. A cola à base de látex é utilizada para melhorar o encaixe e evitar vazamentos. O vácuo foi monitorado com um voltímetro. Com base nas especificações detalhadas de cada componente, permitiu o funcionamento do dentro dos limites de precisão do medidor de vácuo (Figura 2).

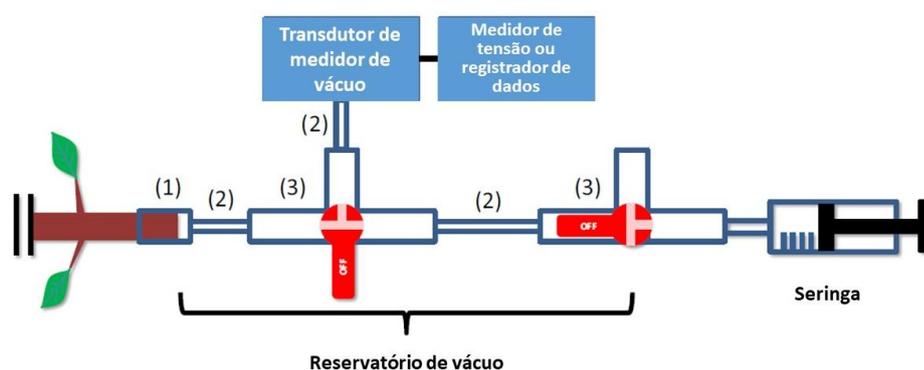


Figura 2. Representação esquemática do aparelho para medir o ar dentro dos ramos (Pereira *et al.*, 2016) .

Para construção da curva de vulnerabilidade, cinco ramos de árvores adultas da espécie com ~100 cm de comprimento e diâmetro de 10-20 mm foram coletadas no início da manhã entre fevereiro e março de 2019. Os ramos foram embrulhados em tecido úmido e sacos plásticos pretos, e levados ao laboratório, onde foram recortados e posteriormente retirada uma folha para a realização da medida de pressão inicial, através da câmara de Scholander. O ponto de onde foi retirada a folha foi lacrada com cola branca para evitar o vazamento de ar do ramo, que permaneceu ensacado por 1h. Após a conexão do ramo a mangueira de três vias, a seringa como uma fonte de vácuo, um voltímetro no qual nos dava a informação o valor em volts, o becker funcionando como um reservatório de vácuo, a via do reservatório de vácuo-seringa foi fechada e o caminho do reservatório de vácuo de filial

aberto. Depois de extrair ar do ramo ao reservatório de vácuo por 2,5 min, a pressão final foi mensurada. O tempo de ressecamento variou entre 30 min e 5 h, e as medições terminaram quando as plantas mostraram sinais fortes de desidratação, perda de 100% da condutividade de água ou 100% embolisadas.

A quantidade de mols de ar ( $\Delta n$ , mol) descarregado a partir da haste no reservatório de vácuo foi calculado da seguinte forma:

$$\Delta D \text{ (mol)} = P_i V_r / RT - P_f V_r / RT \quad [\text{Eq 7}]$$

Onde  $V$  representou o volume do reservatório de vácuo (2000 mL),  $R$  a constante de gás ( $8,314 \text{ kPa L mol}^{-1}\text{K}^{-1}$ ) e  $T$  a temperatura ambiente.

O volume do ar descartado ( $AD_{\mu\text{l}}$ ):

$$AD_{\mu\text{l}} = (\Delta n RT / P_{\text{atm}}) \times 10^6 \quad [\text{Eq 8}]$$

Onde  $P_{\text{atm}}$  é pressão atmosférica (kPa) e  $10^6$  transformação de L para  $\mu\text{l}$ .

A porcentagem de ar descartado ( $PAD, \%$ ), que foi calculado pela seguinte equação:

$$PAD = 100 * (AD_i - AD_{\text{min}}) / (AD_{\text{max}} - AD_{\text{min}}) \quad [\text{Eq 9}]$$

Onde  $AD_i$  representa o volume de ar descarregado em cada medida,  $AD_{\text{min}}$  o volume mínimo de ar descarregado quando o ramo foi totalmente hidratado e  $AD_{\text{max}}$  o volume máximo de ar descarregada no menor potencial de água do xilema.

## 2.7 Análise de dados

Análises de regressão linear foram usadas para determinar a relação entre características anatômicas com a eficiência hídrica ( $K_p$ ) e na segurança hidráulica ( $P_{50}$ ). As análises estatísticas foram realizadas utilizando o ambiente estatístico R (R Development Core Team, 2017).

## 3. Resultados

### 3.1 Anatomia do xilema

Descrição microscópica (Tabela 2 e 3): porosidade difusa, vasos solitários, ocorrendo também múltiplos de dois e três (Figura 3A); área dos vasos variando de  $30,74 \mu\text{m}$  a  $1893,22 \mu\text{m}$  (Figura 3B) diâmetro tangencial de  $3,34 \mu\text{m}$  a  $164,04 \mu\text{m}$  forma da seção arredondada, pontuações, até 29 vasos por  $\text{mm}^2$  (Figura 3C); com espessuras das paredes

entre 3,02 $\mu$ m a 12,08 $\mu$ m e comprimento dos vasos 354,42 $\mu$ m a 703,88 $\mu$ m (Figura 3D); parênquimo-vasculares alternas (Figura 3E); fibras com 837,96 $\mu$ m a 1966,03 $\mu$ m de comprimento e diâmetro do lume variando entre 39,87 $\pm$ 3,04  $\mu$ m (Figura 3F).

O DAP médio dos indivíduos foi de 36,6cm a 77 cm, com uma altura estimada entre 23m a 27 m, e as idades de 37 anos a 47 anos (Tabela 1).

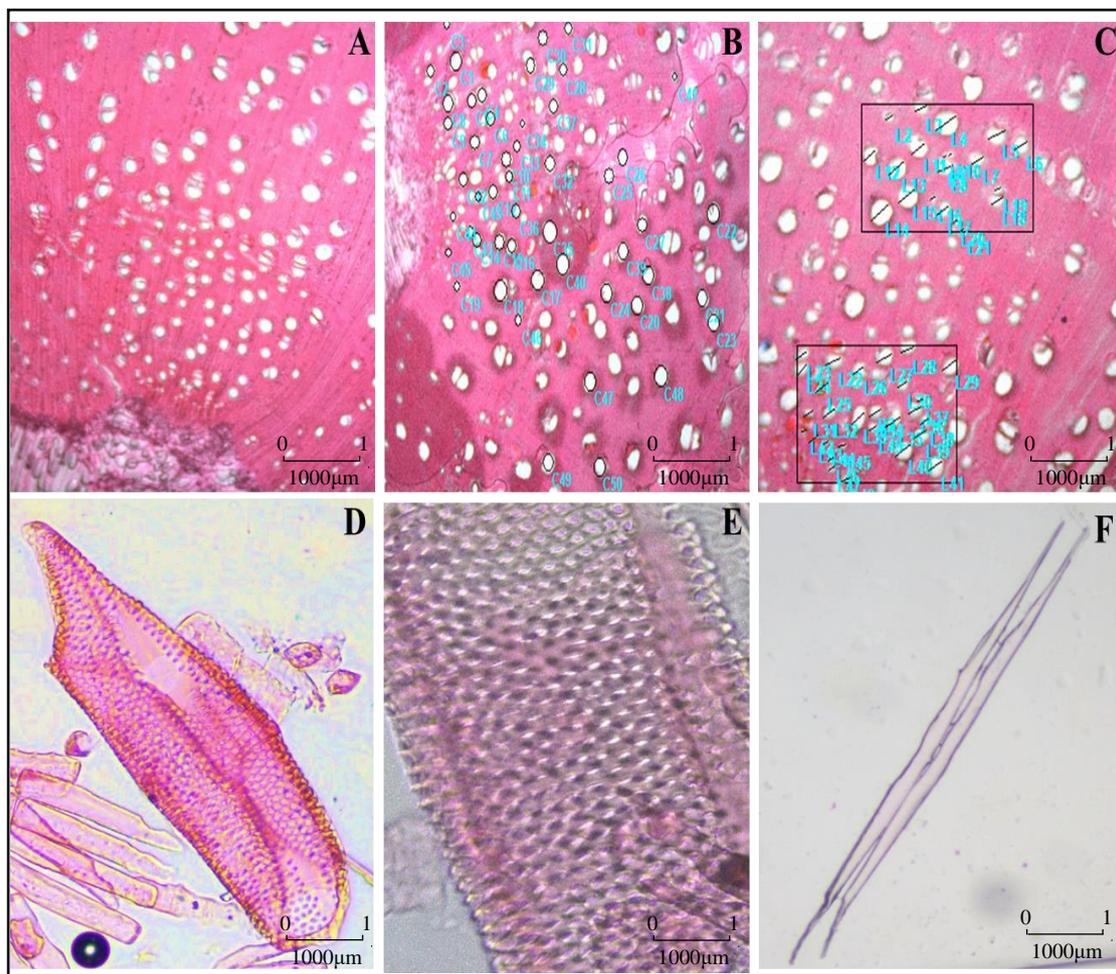


Figura 3. Anatomia do lenho de *Tachigali chrysaloides*. (A) Disposição dos vasos a partir do corte transversal; (B) Área dos vasos; (C) Diâmetro tangencial e frequência dos vasos; (D) Elemento de vasos; (E) Pontuações intravasculares; (F) Fibras dos indivíduos *Tachigali chrysaloides*.

Tabela 1. Dados descritivos dos indivíduos de *Tachigali chrysaloides*.

Indivíduos	DAP (cm)	Altura (m)	Idade (anos)	Densidade da madeira (g/cm <sup>3</sup> )
T1	44,56	24	43	0,65
T2	53,79	25	40	0,66
T3	36,61	23	44	0,64
T4	77,03	27	37	0,67
T5	57,30	26	47	0,66

Tabela 2. Dados quantitativos dos vasos lenhosos dos indivíduos de *Tachigali chrysaloides*.

Indivíduos	Diâmetro (µm)				Área (µm)				Espessura parede (µm)				Comprimento (µm)				Frequencia (mm <sup>2</sup> )			
	Min	Méd	Máx	Dp	Min	Méd	Máx	Dp	Min	Méd	Máx	Dp	Min	Méd	Máx	Dp	Min	Méd	Máx	Dp
T1	3,34	81,65	155,51	28,67	115,79	668	1893	321	3,35	4,74	5,87	0,98	452,35	487,68	576,51	50,56	13	28	53	14,35
T2	4,71	84,44	159,64	33,58	197	587,3	1545	282	4,38	6,87	9,07	2,36	388,08	445,46	497,52	54,91	11	24	43	12,35
T3	26,81	72,93	133,83	21,72	54,65	305,5	794,5	157	6,14	9,11	12,08	4,19	692,95	698,42	703,88	57,72	21	29	39	7,11
T4	19,95	60,53	164,04	28,78	30,74	495	1853	377	3,02	6,55	8,56	2,24	354,42	443,48	519,64	54,71	10	24	43	12,2
T5	21,29	72,27	137,78	23,98	61,7	651,7	1507	313	4,05	4,93	6,06	1,02	409,89	589,64	589,53	55,99	13	26	45	12,91

Tabela 3. Dados quantitativos das fibras dos indivíduos de *Tachigali chrysaloides*.

Indivíduos	Comprimento (µm)				Diâmetro (µm)				Espessura da parede (µm)			
	Min	Méd	Máx	Dp	Min	Méd	Máx	Dp	Min	Méd	Máx	Dp
T1	1425,87	1703,23	1966	244,83	9,41	25,35	36,95	13,1	3,76	4,93	6,2	1,05
T2	1540,04	1685,08	1868,9	141,64	9,3	23,11	39,87	12,6	2,63	5,97	11,21	3,55
T3	837,96	1274,89	1867,4	395,19	17,78	23,09	26,25	3,57	5,35	6,81	8,6	1,31
T4	917,43	1216,03	1493	209,99	10,92	19,7	30,22	9,24	3,04	5,67	10,25	2,71
T5	1372,79	1544,88	1810,1	180,31	16,62	24,16	16,62	5,35	1,97	5,55	8,95	2,98

### 3.2 Condutividade hidráulica potencial

A condutividade hidráulica potencial ( $K_p$ ) do alburno pode servir como um indicador da eficiência do transporte de água. Os valores são geralmente mais altos do que aqueles para a condutividade verdadeira porque se descontam as resistências das placas de perfuração do vaso, das aberturas das cavidades e dos vasos cavitados. Espécies arbóreas perenes apresentam menos eficiência hídrica. Os valores de  $K_p$  ( $n=5$ ) amostrados nesse estudo variaram entre  $4,08 \pm 1,36 \text{ kgm}^{-1}\text{s}^{-1}\text{MPa}^{-1}$  corroborando com valores geralmente encontrados para espécies arbóreas perenes que estão em torno de  $4,27 \pm 1,55 \text{ kgm}^{-1}\text{s}^{-1}\text{MPa}^{-1}$  (Choat, 2005).

Examinando as correlações entre características anatômicas e hidráulicas, encontramos uma relação positiva entre eficiência hidráulica e diâmetro ponderado ( $r^2 = 0,867$ ;  $p = 0,021$ ), densidade da madeira ( $r^2 = 0,716$ ;  $p = 0,070$ ), precipitação ( $r^2 = 0,646$ ;  $p = 0,100$ ), espessura da parede ( $r^2 = 0,848$ ;  $p = 0,026$ ) e resistência a implosão ( $r^2 = 0,779$ ;  $p = 0,047$ ). No entanto a densidade da madeira e precipitação tiveram uma relação alta mas não significativa.

Diferenças significativas foram encontradas entre os indivíduos em suas características, no entanto, poucas estão correlacionadas com a resistência à cavitação. Considerando a segurança definida como  $P_{50}$ , os atributos anatômicos da madeira apresentaram baixa relação com a cavitação dos indivíduos, porém a frequência de vasos mostrou uma resposta relativamente satisfatória demonstrando uma associação positiva entre as variáveis, porém não significativo ( $r^2 = 0,491$ ;  $p = 0,187$ ) (Tabela 4).

Tabela 4. Estatísticas de ajuste para modelos de regressão linear simples, com eficiência e segurança de *Tachigali chrysaloides*, como variáveis preditoras e características estruturais e climatológicas. (KP) condutância hídrica; (P50) perda de 50% de água (DH) diâmetro ponderado dos vasos; (DM) densidade da madeira; (Z) idade da árvore; (DAP) diâmetro da árvore; (H) Altura da árvore; (T) temperatura anual; (PR) precipitação anual; (PV) espessura da parede do vaso; (CV) comprimento do vaso; (RI) resistência a implosão; (F) frequência de vasos mm<sup>2</sup>; Asteriscos indicam níveis de significância (\* $p < 0,05$ ).

	KP			P50		
	$r^2$	$P$	F	$r^2$	$P$	F
KP	-	-	-	0,0301	0,7799	0,0933
P50	0,031	0,779	0,093	-	-	-
DH	<b>0,867</b>	0,021*	19,571	0,009	0,877	0,028
DM	<b>0,716</b>	0,070	7,564	0,009	0,878	0,027
Z	0,185	0,468	0,683	0,041	0,742	0,129
DAP	0,006	0,895	0,020	0,045	0,729	0,144
H	0,003	0,921	0,011	0,077	0,649	0,253
T	0,003	0,925	0,010	0,029	0,782	0,091
PR	<b>0,646</b>	0,100	5,497	0,004	0,910	0,014
PV	<b>0,848</b>	0,026*	16,811	0,001	0,959	0,003
CV	0,068	0,670	0,221	0,153	0,514	0,544
RI	<b>0,779</b>	0,042*	10,61	0,000	0,971	0,001
FR	0,017	0,830	0,054	<b>0,491</b>	0,187	2,898

### 3.3 Curva de vulnerabilidade

Os valores de perda de condutância (P<sub>50</sub>), podem variar dentro de um indivíduo, entre indivíduos e entre populações (Anderegg, 2015). Esta vulnerabilidade da espécie à cavitação foi determinada medindo a perda percentual de condutividade do segmento em resposta a pressões de xilema progressivamente mais negativas induzidas pelo método pneumático. As pressões do xilema nas quais os ramos mostraram 50% e 88% de perda de condutividade, flutuaram, respectivamente,  $-3,47 \pm -2,38$  Mpa e  $-5,03 \pm -3,18$  (Figura 3).

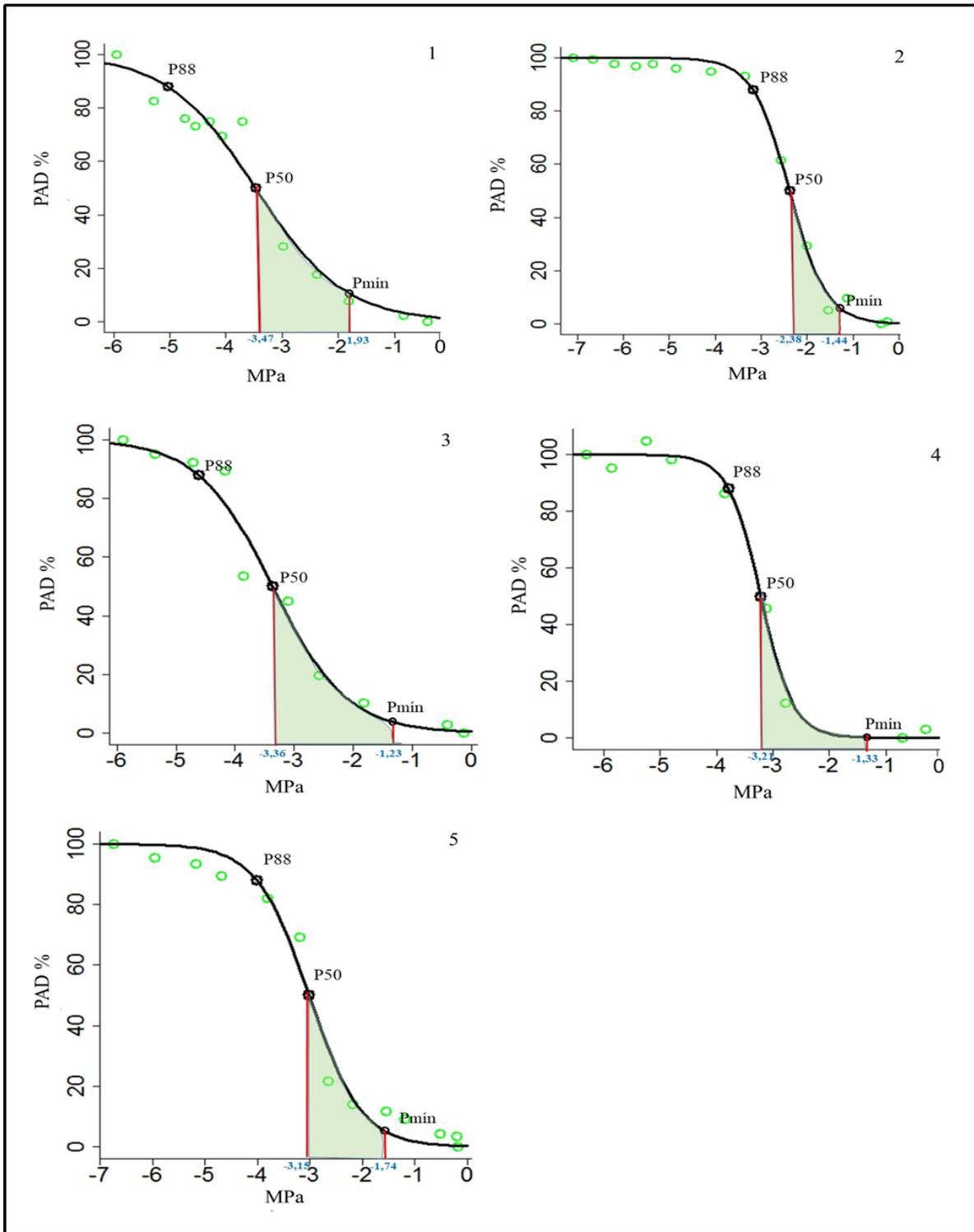


Figura 3. Curvas de vulnerabilidade do xilema para a espécie *Tachigali chrysaloides*. A curva evidencia a perda de condutividade hidráulica em percentual (PAD). O tom esverdeado entre p P50 e Pmín mostra a margem de segurança que a planta opera sem sofrer grandes danos no seu sistema hidráulico. Os círculos verdes é a relação entre a perda da condutividade (PAD) com a tensão da pressão negativa sobre o indivíduo (MPa).

## 4. Discussão

### 4.1 Eficiência hídrica

Embora seja tentador comparar os valores absolutos encontrados de condutividade hidráulica potencial com outros estudos, a condutância hídrica ( $K_p$ ) varia com o diâmetro e densidade dos vasos (Hacke *et al.*, 2001; Tyree & Zimmermann, 2002), portanto estas comparações são limitadas pela faixa de diâmetro e técnicas de medição que foram usadas em estudos anteriores. As espécies perenes exibem traços da anatomia do xilema comumente associados a tolerância a seca, isto é, vasos estreitos e um número maior de vasos por seção transversal (Bass, 1983). *Tachigali chrysaloides* apresentou uma combinação de vasos de calibre pequeno e numerosos vasos por  $\text{mm}^2$ , o que resultou em menor eficiência e de transporte de água. Indivíduos que possuem vasos estreitos no xilema diminuem acentuadamente sua capacidade de transporte de água (Zimmermann, 1983; Tyree & Zimmermann, 2002), exibindo um maior gradiente de pressão (maiores potenciais negativos de água do xilema).

É amplamente aceito que os *trade-offs* devem existir entre as propriedades da madeira relacionadas à eficiência e segurança hidráulica, particularmente envolvendo a densidade da madeira (Meinzer, 2003; Chave *et al.* 2009). No entanto, apesar de várias características do xilema estarem correlacionadas entre si, em nossas amostras poucas apresentaram correlação significativa com a condutância hídrica. A densidade da madeira e a precipitação anual não apresentaram relação significativa com a condutividade hidráulica. Encontramos relação positiva entre o diâmetro do vaso e espessura da parede dos vasos com condutividade hidráulica potencial. Embora as outras variáveis anatômicas e climáticas não estejam necessariamente bem correlacionadas, essa relação pode surgir como resultado fraco a outros fatores até mesmo pelo número pequeno de amostragem.

Assim, quanto mais frequentemente a água passa de um vaso para o outro, maior a resistência da membrana do vaso e menor a condutividade hidráulica (Hacke *et al.*, 2001). Esse mecanismo explica o comportamento da espécie, uma vez que possui vasos de diâmetro estreito e conseqüentemente, são condutores menos eficientes e mais resistentes. Notavelmente, os diâmetros médios de vasos neste estudo foram pequenos ( $<100 \mu\text{m}$ ). Tais vasos ajudam a evitar a cavitação ao longo do elemento condutor, pois vasos pequenos estão menos susceptíveis a cavitação. No entanto vasos largos, são mais

vulneráveis a entrada do ar pelo conduto, estando mais propensos a cavitação (Ewers *et al.*, 1989).

#### 4.2 Segurança hidráulica

Embora a relação entre condutância hidráulica e segurança do xilema tenha sido baixa, ecologicamente nota-se que ocorre uma troca entre esses atributos. *T. chrysaloides* possui vasos anatômicos estreitos, o que aumenta a sua segurança à cavitação reduzindo o transporte hídrico. Nossos resultados (diâmetro de vasos pequenos e vasos numerosos) sugerem que *T. chrysaloides* é uma espécie que apresenta um baixo risco de embolismo e uma elevada resistência hidráulica. Portanto diante das atuais e previstas mudanças climáticas (aumento da temperatura e intensificação no período seco), *T. chrysaloides* é potencialmente resistente.

Espécies arbóreas que apresentam maior segurança hidráulica permite que operem com maior tensão do xilema (maior pressão negativo) e com menos obstruções de ar dentro dos condutos do xilema a uma dada tensão. Espécies que devem tolerar baixos potenciais de água do xilema frequentemente apresentam valores  $P_{50}$  marcadamente negativos (Brodrribb *et al.*, 1999; Choat, 2013; Urli *et al.*, 2013).

A variação global em  $P_{50}$  para angiospermas varia de (-0,1 a -8,6 MPa), sendo a média mundial para as árvores em floresta tropical de (-1,6 MPa) (Choat *et al.*, 2012). No entanto, em uma floresta tropical na Amazônia central a média do  $P_{50}$  foi mais negativa do que a média mundial para floresta tropical (-2,3 MPa) (Oliveira *et al.*, 2018). A espécie em estudo apresentou uma média (-3,08 Mpa), valor superior à média global e à média mundial para espécies florestais, indicando que ela apresenta uma maior resistência a embolia, e conseqüentemente, maior resistência a morte frente ao estresse hídrico. Este valor é semelhante ao reportado por Barros *et al.* (2019) para *Tachigali chrysophylla* (Poepp.) Zarucchi & Herend. na região da Amazônia Central (-3,13 Mpa). As espécies perenes tendem a enfrentar um risco maior de falha hidráulica por cavitação na estação seca e para proteger o transporte de água, elas têm maior resistência à cavitação (Chen *et al.*, 2009).

#### 4.3 Trade-off entre eficiência versus segurança hidráulica

Há fortes evidências empíricas para a existência de um *trade-off* de eficiência versus segurança no xilema entre diferentes segmentos de uma planta. (Tyree *et al.*, 1994;

Mencuccini *et al.*, 1997; Hacke *et al.*, 2000b; Pockman *et al.*, 2000). A explicação dada para este *trade-off* concentram-se principalmente no nível de conexão aos parâmetros anatomicos, sugerindo uma troca entre a condutividade dos vasos e a pressão de sementeira ou uma relação positiva entre o diâmetro do conduto e vulnerabilidade a cavitação. Embora não tenhamos encontrado alta relação entre a segurança hidráulica e o diâmetro dos vasos, porém essa relação é sugerida por Wheller *et al.* (2005) que implica um *trade-off* é entre a condutividade dos vasos (como áreas maiores conduzem mais e áreas menores conduzem menos) e o  $P_{50}$ . Isso explicaria por que os maiores condutos muitas vezes sofrem embolia primeiro, como mostram Salleo *et al.* (1996).

Nossos resultados também sugerem que as propriedades anatômicas provavelmente desempenham um papel na relação eficiência versus segurança no xilema. A condutividade diminui e aumenta a segurança à embolia e é portanto, outro elemento a ser levado em consideração no *trade-off*. A condutividade hidráulica potencial, bem como a vulnerabilidade à embolia, são determinadas por um conjunto de variáveis, os parâmetros que tiveram uma influência sobre a eficiência e a segurança foram diâmetro, espessura da parede e frequência dos vasos. Isto implica a existência de um grande número de estratégias compatíveis com um compromisso ótimo entre eficiência e segurança, cada planta na sua individualidade representa a realização de uma possível combinação dessas variáveis, dependendo de suas restrições ambientais.

Na verdade, isso indica que as árvores exibem diferentes estratégias para adquirir água com base em um *trade-off* entre eficiência e a segurança hidráulica. Uma maior condutividade hidráulica pode garantir a aquisição suficiente de águas para árvores com maior vulnerabilidade hidráulica (vasos largos) antes que a embolia ocorra. Por outro lado, uma baixa vulnerabilidade hidráulica (vasos estreitos) garante às árvores com baixa condutividade hidráulica a aquisição suficiente de recursos hídricos retardando a ocorrência de embolias (Rowland, 2015). O uso do espaço do xilema coordenado com a segurança hidráulica na espécie *Tachigali chrysaloides*, gera uma relação direta entre eficiência e a segurança hidráulica.

## 5. Conclusão

Nosso estudo contribui para a compreensão sobre a eficiência e a segurança hidráulica de uma espécie arbórea da floresta tropical. Os resultados fornecem evidências de que a espécie *T. chrysaloides* é resistente ao estresse hídrico, diante das suas características anatômicas e, a densidade média da madeira. Estas características a espécies estão associadas a vasos estreitos, o que apesar de diminuir a eficiência hídrica, a torna menos propensa a cavitação

Poucos são os conhecimentos que temos sobre a variação nas propriedades hidráulicas das florestas tropicais, o *trade-off* em questão pode determinar a importância individual e têm o potencial de moldar a diversidade funcional e a ecologia das comunidades florestais.

A espécie apresenta características de floresta ombrófila aberta e secundária inicial, visando as alterações climáticas e demonstrando alta resistência ao déficit hídrico esta espécie torna-se uma ótima opção no sentido de recuperar áreas degradadas ou perturbadas.

Uma clara compreensão da relação entre eficiência e segurança hidráulica em árvores tropicais ainda não emergiu, e mais dados são necessários para que essa relação possa ser adequadamente resolvida. Apesar do número baixo amostral o estudo subsidiou resultados que contribuem para avançar o conhecimento a respeito de uma espécie específica. Além disso nenhum estudo dessa natureza no sentido de verificar a eficiência e segurança hidráulica foi realizado para a espécie em questão para a floresta tropical.

## 6. Referências

- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell D, et al. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* **259**: 660-684.
- Anderegg WRL. 2015. Spatiak and temporal variation in plant hydraulics traits and their relevance for climate change impacts on vegetation. *New Phytologist* **205**: 1008-1014.
- Baas P, Werker E, Fahn A. 1983. Some ecological trends in vessel characters. *IAWA* **4**: 141-159.
- Baas P, Ewers FW, Davis SD, Wheeler EA. 2004. Evolution of xylem physiology. In: Hewsley, A.R. & Poole, I. (eds.) *The evolution of plant physiology*. Elsevier, London.
- Bardales NG, Rodrigues TE, Oliveira H, Amaral EF, Araújo EA, Lani JL, Melo AWF, Amaral EF. 2010. Formação, classificação e distribuição geográfica dos solos do Acre. In: ACRE. Secretaria de Estado de Meio Ambiente. Recursos Naturais: geologia, geomorfologia e solos do Acre. ZEE/AC, fase II, escala 1:250.000. Programa Estadual de Zoneamento Ecológico-Econômico do Acre. Rio Branco: SEMA, p.64-91.
- Barros FV, Bittencourt PRL, Brum M, Restrepo-Coupe N, Pereira L, Teodoro GS, Saleska SR, Borma LS, Christoffersen BO, Penha D, Alves LF, Lima AJN, Carneiro VMC, Gentine P, Lee JE, Aragão LEOC, Ivanov V, Leal LSM, Araujo AC, Oliveira RS. 2019. Hydraulic traits explain differential responses of Amazonian forests to the 2015 El Niño-induced drought. *New Phytologist Early view*: disponível em <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/nph.15909>.
- Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity, *Ecology Letters* **15**: p. 365-377.
- Bonetti S, Feng X, Porporato A. 2017. Ecohydrological controls on plant diversity in tropical South America. *Ecohydrology* **10**.
- Brodribb TJ, Holbrook NM. 2005. Water stress deforms tracheids peripheral to the leaf vein of a tropical conifer. *Plant Physiol* **137**: 1139-1146.
- Brodribb TJ, Hill RS. 1999. Southern conifers in time and space. *Australian Journal of Botany* **47**: 639-696.
- Calquist S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany*, Columbus **64**: 997-896.
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE. 2009. For a spectrum of world wood economy. *Ecological Charts* **12**: 351-366.
- Chen JW, Zhang Q, Cao KF. 2009. Inter-species variation of photosynthetic and xylem hydraulic traits in the deciduous and evergreen Euphorbiaceae tree species from a seasonally tropical forest in south-western China. *Ecological Research* **24**: 65-73.
- Choat B, Ball M, Lully J, Holtum JAM. 2005. Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Tress-Structure and Function* **19**: 305-311.
- Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, Cochard H, Delzon S, Bhaska, R et al. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* **491**: 752-755.
- Choat B. 2013. Predicting thresholds of drought-induced mortality in woody plant species. *Tree Physiology* **33**: 669-671.
- Cochard H, Froux F, Mayr S, Coutand C. 2004. Xylem collapse in water-stressed pine needles. *Plant Physiol* **134**: 401-408.

- Cosme LHM, Schietti J, Costa FRC, Oliveira RS. 2017.** The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. *New Phytologist* **215**: 113-125.
- Donaldson LA. 2002.** Abnormal lignin distribution in wood from severely drought stressed *Pinus radiata* trees. *IAWA* **23**: 161–178.
- Duarte AF. 2016.** Aspectos da climatologia do Acre, Brasil, com base no intervalo 1971-2000. *Revista Brasileira de Meteorologia* **21**:308-317.
- Eilmann B, Sterck F, Wegner L, de Vries SMG, Von AG, Mohren GMJ, den Ouden J, Sass-Klaassen U. 2014.** Wood structural differences between northern and southern beech provenances growing at a moderate site. *Tree Physiology* **34**:882–893.
- Esquivel-Muelbert A, Baker TR, Dester KG, Lewis SL, ter Steege H, Lopez-González G, Mendonza AM, Brienen R, Feldpaussch TR, Pitman N et al. 2016.** Seasonal drought limits tree species across the Neotropics. *Ecography* **39**: 1-12.
- Ewers FW, Fisher JB. 1989.** Techniques for measuring vessel lengths and diameters in stems of woody plants. *American Journal of Botany* **76**: 645-656.
- Fisher JB, Goldstein G, Jones TJ, Cordell S. 2007.** Wood vessel diameter is related to elevation and genotype in the Hawaiian tree *Metrosideros polymorpha* (Myrtaceae). *American Journal of Botany* **94**: 709–715.
- Fonti P, Jansen S. 2012.** Xylem plasticity in response to climate. *New Phytologist* **195**:734-736.
- Gloor M, Barichivich J, Ziv G, Brienen R, Schöngart J, Pevlin P, Barcante BLC, Feldpausch T, Phillips O, Baker J. 2015.** Recent Amazon climate as background for possible ongoing and future changes of Amazon humid forests, *Global Biogeochemical Cycles* **29**: 1384–1399.
- Hacke UG, Sperry JS, Ewers BE, Ellsworth DS, Schäfer KVR, Oren R. 2000.** Influence of soil porosity on water use in *Pinus taeda*. *Oecologia* **124**, 495–505.
- Hacke UG, Sperry JS, Pittermann J. 2000.** Drought experience and cavitation resistance in six shrubs from the Great Basin, Utah. *Basic and Applied Ecology* **1**: 31–41.
- Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, Davis SD, McCulloh KA. 2001.** Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* **126**: 457–461.
- Hacke UG, Sperry JS. 2001.** Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **4**: 97–115.
- Hilker T, Lyapustin A, Hall F, Myneni R, Knyazikhin Y, Wang Y, Tucker C, Sellers P. 2015.** On the measurability of change in Amazon vegetation from MODIS. *Remote Sensing of Environment*. **166**.
- Iawa Committee. 1989.** List of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin* **10**: 220–332.
- INMET. 2019.** Instituto Nacional de Meteorologia. Disponível em <http://www.inmet.gov.br/portal/> : Acesso em: 04 abr. 2019.
- IPCC. 2014.** Climate Change: Impacts, adaptation, and vulnerability. Part A: Global and sectoral aspects. Contribution of working group II to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change, In Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. et al. (Eds.), Cambridge p. 1132.
- Jacobesen AL, Agengab L, Esler KJ, Pratt RB, Ewers FW, Davis SD. 2007.** Xylem density, biomechanics and anatomical traits correlate with water stress in 17 evergreen shrub species of the Mediterranean-type climate region of South Africa. *Journal of Ecology* **95**: 171-183.

- Junior AA, Temponi LG, Botosso PC. 2013.** Dendroecologia de *Araucaria angustifolia* (araucariaceae) em diferentes condições de crescimento. Congresso nacional de botânica. *Resumo em anais de congresso*.
- Lima HC. 2019.** *Tachigali* in: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do RJ. Disponível em <http://floradobrasil.jbrj.gov.br> (Acessada em 01/06/2019).
- López R, de Heredia UL, Collada C, Cano FJ, Emerson BC, Cochard H, Gi, L. 2013.** Vulnerability to cavitation, hydraulic efficiency, growth and survival in an insular pine (*Pinus canariensis*). *Annals of Botany* **111**: 1167–1179.
- Marengo JÁ, Nobre CA. 2009.** Clima da região amazônica. In: CAVALCANTI, I. F. A. (Org.). Tempo e Clima do Brasil. *São Paulo: Oficina de Textos* p.198-212.
- Martinez-Vilalta J, Poyatos R, Aguade D, Retana J, Mencuccini M. 2014.** A new look at water transport regulation in plants. *New Phytologist* **204**: 105–115.
- Meizer FC. 2003.** Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia* **124**: 1-11.
- Mencuccini M, Comstock J. 1997.** Vulnerability to cavitation in populations of two desert species, *Hymenoclea salsola* and *Ambrosia dumosa*, from diferente climatic regions. *Journal of Experimental Botany* **48**: 1323–1334.
- Nijsee J, Heijden GWAM, Ieperen W, Keijzer, CJ, Eteren U. 2001.** Xylem hydraulic conductivity related to conduit dimensions along chrysanthemum stems. *Journal of Experimental Botany* **52**: 319-327.
- Oliveira RS, Costa FRC, Baalen van E, Jonge A, Bittencourt PR, Almanza Y, Barros FV, Cordoba EC, Fagundes MV, Garcia M, Guimaraes ZTM, Hertel M, Schietti J, Rodrigues-Souza J, Poorter L. 2018.** Embolism resistance drives the distribution of Amazonian rainforest tree species along hydro-topographic gradients. *New Phytologist* **221**: 1457–146.
- Pivovarovoff AL, Pasquini SC, De Guzman ME, Alstad KP, Stemke JS, Santiago LS. 2015.** Multiple strategies for drought survival among woody plant species. *Functional Ecology* **30**: 517–526.
- Pfautsch S, Harbusch M, Wesolowski A, Smith R, Macfarlane C, Tjoelker MG et al. 2016.** Climate determines vascular traits in the ecologically diverse genus. *Eucalyptus*. *Ecology Letters* **19**: 240–248.
- Pereira L, Oliveira RS, Pereira L, Bittencourt PRL, Oliveira RS, Junior MBM, Barros FV. 2016.** Plant pneumatics : stem air flow is related to embolism – new perspectives on methods in plant hydraulics Methods Plant pneumatics : stem air flow is related to embolism – new perspectives on methods in plant hydraulics. *New Phytologist* **211**: 357–370.
- Phillips OL, Aragão LEOC, Lewis SL, Fisher LS, Lloyd J, López-Gonzales G et al. 2009.** Drought sensitivity of the amazon rainforest. *Science* **323**: 1344–1347
- Plavcová L, Hacke UG. 2012.** Phenotypic and developmental plasticity of xylem in hybrid poplar saplings subjected to experimental drought, nitrogen fertilization, and shading. *Journal of Experimental Botany* **63**: 695–709.
- Pockman WT, Sperry JS. 2000.** Vulnerability to Xylem Cavitation and the Distribution of Sonoran Desert Vegetation. *American journal of botany* **87**: 1287–1299.
- Poorter L, McDonald I, Alarcón A, Fichtler E, Licona JC, Peña-Claros M, et al. 2010.** The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* **185**:481–492.
- R Core Team. 2017.** A leguage and environment for statistical computing. Foundation for statistical computing. Obtido em <https://www.project.org/>.
- Reis ARS, Reis PCM, Brandão ATO, Lisboa PLB. 2011.** Anatomia do xilema secundário de sete espécies do gênero *Tachigali* Aubl. (Fabaceae), disponíveis na Xiloteca Walter

- A. Egler, do Museu Paraense Emílio Goeldi, Pará, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais* **6**: 335-347.
- Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, Craine JM, Oleksyn J, Westoby M, Walters MB. 2003.** The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* **164**: 143–164.
- Ribeiro EAW. 2011.** Cadernos de biogeografia : técnica de mensuração em espécie Arbórea. *Editora Azimute* **1**: 1-23.
- Rowland L, Da Costa ACL, Galbraith DR, Oliveira RS, Binks OJ, Oliveira AAR, Pullen AM, Doughty CE, Metcalfe DB, Vasconcelos SS et al. 2015.** Death from drought in tropical forests triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature* **528**: 119-122.
- Rüger N, Wirth C, Wright SJ, Condit, R. 2012.** Functional traits explain light and size response of growth rates in tropical tree species. *Ecology* **93**: 2626-2636.
- Saatchi S, Houghton R, Dos Santos Alvala R, Soares J, Yu Y. 2007.** Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin. *Global Change Biology* **13**: 816-837.
- Salleo S, LoGullo MA, De Paoli D, Zippo M. 1996.** Xylem recovery from cavitation-induced embolism in young plants of *Laurus nobilis*: a possible mechanism. *New Phytologist* **132**: 47–56.
- Santiago LS, Goldstein G, Meinzer FC, Fisher JB, Machado K, Woodruff D, Jones T. 2004.** Leaf Photosynthetic Traits Scale with Hydraulic Conductivity and Wood Density in Panamanian Forest Canopy Trees. *Oecologia* **140**: 543–550.
- Schreiber SG, Hacke UG, Hamann A. 2015.** Variation of xylem vessel diameters across a climate gradient: Insight from a reciprocal transplant experiment with a widespread boreal tree. *Functional Ecology* **29**: 1392–1401.
- Scholander PF, Hammel HT, Hemingsen EA, Bradstreet ED. 1965.** Hydrostatic pressure and osmotic potentials in leaves of mangroves and some other plants. *Proceedings of the National Academy Science* **51**:119-125.
- Scholz A, Klepsch M, Karimi Z, Jansen S. 2013.** How to quantify conduits in wood? *Frontiers in Plant Science* **4**: 1–11.
- Silva LFG, Lima HC. 2007.** Mudanças nomenclaturas no gênero *Tachigali* Aubl. (Leguminosae – Caesalpinioideae) no Brasil. *Rodriguésia* **58**: 397-401.
- Silveira M. 2005.** A floresta aberta com bambu no Sudoeste da Amazônia. Padrões e Processos em Múltiplas Escalas. *Rio Branco: EDUFAC* p.157.
- Silvertown J, Araya Y, Gowing D. 2015.** Hidrology niches in terrestrial plant communities: A review. *Journal of Ecology* **103**: 93-108.
- Sperry JS, Tyree MT. 1988.** Mechanisms of xylem embolism induced by water stress. *Plant Physiology* **88**: 581 –587.
- Sperry JS. 2003.** Evolution of water transport and xylem structure. *International Journal of Plant Sciences* **164**: 115–127.
- The plant list. 2019.** Version 1.1. Published on the Internet. Theplant list.org. Disponível em <http://www.theplantlist.org/1.1/cite/> (Acessada em 01/06/2019).
- Tyree MT, Ewers FW. 1991.** The Hydraulic Architecture of Trees and Other Woody Plants. *New Phytologist* **119**: 345-360.
- Tyree MT, Davis SD, Cochard H. 1994.** Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *International Association of Wood Anatomists Journal* **15**: 335–360.
- Tyree M, Zimmermann M. 2002.** Xylem structure and the ascent of sap. *Springer-Verlag* New York, NY, USA.

- Urli M, Porte AJ, Cochard H, Guengant Y, Burlett R, Delzon S. 2013.** Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiology* **33**: 672–683.
- Werff van der H. 2008.** A synopsis of the genus *Tachigali* (Leguminosae: Caesalpinioideae) in northern South America. *Ann. Missouri Bot. Gard* **95**: 618 – 660.
- Wheller JK, Sperry J, Hack, UG, Hoang N. 2005.** Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vessel led plants: A basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport. *Plant, Cell & Environment* **28**: 800-812.
- Zhang K, Almeida CAD, Galbraith DR, Moghim S, Levine NM, Bras RL, Coe MT, Costa MH, Malhi Y, Longo M, Knox RG, Mcknight S, Wang J, Moorcroft PR. 2015.** The fate of Amazonian ecosystems over the coming century arising from changes in climate, atmospheric CO<sub>2</sub>, and land use. *Global Change Biology* **21**: 2569–2587.
- Zimmermann, M. 1983.** Xylem structure and the ascent of sap. *Springer-Verlag*. Berlin, Germany, New York, USA.