

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA



CAIO OLIVEIRA DI MIGUELI

**“Diversidade funcional hidráulica em Campo de Altitude
e Floresta Nebular no sudeste do Brasil”**

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
Caio Oliveira Di Migueli
Rafael S. Oliveira
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada
ao Instituto de Biologia
para obtenção do título
de Mestre em Ecologia

Orientador: Prof. Rafael Silva Oliveira

Campinas, 2012

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA POR
ROBERTA CRISTINA DAL' EVEDOVE TARTAROTTI – CRB8/7430
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

D593d	<p>Di Migueli, Caio Oliveira, 1983- Diversidade funcional hidráulica em campo de altitude e floresta nebulosa no sudeste do Brasil / Caio Oliveira Di Migueli. – Campinas, SP: [s.n.], 2012.</p> <p>Orientador: Rafael Silva Oliveira. Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.</p> <p>1. Diversidade funcional hidráulica. 2. Campos de altitude. 3. Floresta nebulosa. 4. Potencial hídrico. I. Oliveira, Rafael Silva, 1974-. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.</p>
-------	---

Informações para Biblioteca Digital

Título em Inglês: Hydraulic functional diversity in a high-altitude grassland and in a cloud forest in southeastern Brazil

Palavras-chave em Inglês:

Hydraulic functional diversity

High-altitude grasslands

Cloud forest

Water potential

Área de concentração: Ecologia

Titulação: Mestre em Ecologia

Banca examinadora:

Rafael Silva Oliveira [Orientador]

Bruno Henrique Pimentel Rosado

Ricardo Augusto Gome Viani

Data da defesa: 15-02-2012

Programa de Pós Graduação: Ecologia

Campinas, 15 de fevereiro de 2012.

BANCA EXAMINADORA


Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira (orientador)


Assinatura

Dr. Bruno Henrique Pimentel Rosado


Assinatura

Dr. Ricardo Augusto Gorne Viani


Assinatura

Prof.^a Dr.^a Claudia Regina Baptista Haddad

Assinatura

Prof. Dr. Paulo Mazzafera

Assinatura

AGRADECIMENTOS

À maravilhosa Natureza;

À Universidade Estadual de Campinas e ao seu Programa de Pós-Graduação em Ecologia, pelo curso de qualidade, e pela infra-estrutura que permitiu a realização do trabalho;

Aos docentes do Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Unicamp, pelas disciplinas oferecidas;

À secretária do Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Unicamp, Maria Célia Duarte Pio, pelos serviços de apoio prestados aos alunos;

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa de mestrado concedida;

À administração do Parque Estadual de Campos do Jordão, por permitir a realização das coletas de dados no interior do Parque e dar apoio logístico para que ela fosse feita. Aos seus funcionários, pelo auxílio prestativo (Paulo, Bruno, Ademir. Valeu pela amizade pessoal!);

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e ao Smithsonian Tropical Research Institute (STRI), pela oportunidade de participar da 18ª edição do curso de campo “Ecologia da Floresta Amazônica”;

Ao meu orientador, Prof. Rafael Silva Oliveira, pela orientação dessa dissertação de mestrado;

Aos colegas da turma de 2009 do curso de Pós-Graduação em Ecologia da Unicamp, por eu ter de novo uma turma depois da graduação, pela amizade, pelos bons momentos, risadas, trabalhos em grupo, festas, churrascos, excursões, barzinhos e todo esse convívio. Saudades;

Aos colegas da Ecologia Vegetal, pela amizade, pelas dicas fundamentais em momentos de “...e agora, como eu faço com essa tal de estatística?” (Valeu Pedro!), “...e agora, quem vai ler o meu projeto de mestrado pra ver se tá OK?” (Valeu Bruno!), e coisas do gênero, pelo companheirismo e pelas “lutas” em pleno dia e em plena noite (Valeu Arildão! “Night Warriors” na memória!);

Ao Prof. Flávio Antonio Maës dos Santos, pelo auxílio na interpretação de alguns dos meus resultados;

Aos taxonomistas vegetais de plantão, pela identificação das espécies que estudei: Gustavo, Marcelinho, Moranguete, Juliana, Rose, Léo (Valeu!), João Semir (Valeu!), Rubão e todo mundo que também ajudou;

À turma do Laboratório de Ecologia Funcional de Plantas, pela amizade, pelas boas conversas e trocas produtivas de ideias;

Ao Diego, pela amizade e apoio logístico no laboratório;

Aos meus auxiliares de campo, pela força imprescindível nessas odisséias modernas: Paty, Grazi, Gabi, Remédio, Paulo, Cleiton, Aline (Valeu amiga!), Ana Paula (Valeu pela força guria! Que batalha essa, hem..), Pavarotti (Mandou muuito bem!!! “Põe no chão, põe no chão!” rs, lembra? Só dando risada mesmo.), Arthur Lima (Irmão, te devo essa até hoje. Lembra das faíscas? Valeu muito pela força!) e Picolé (“Não tem tempo ruim”);

Aos amigos queridos que deram uma força a mais pra eu conseguir: Jussara, Flávio, Reinaldo, Tati. Grato!

À minha prima Joana, por me incentivar a valorizar o que eu gosto de fazer!

À minha irmã, Marina, por ser uma flor no meu jardim!

Aos meus irmãos, Pedro e Eduardo, minha fortaleza;

Aos meus pais, sem os quais eu não estaria aqui (Mãe, essa é pra você!);

Às belas serras do Parque Estadual de Campos do Jordão, seus Campos de Altitude e seu manto de Florestas Nebulares, se estendendo até o horizonte;

Ao frio de Campos do Jordão, apenas por me mostrar o valor do calor de Campinas. “Deus ajuda a quem cedo madruga”, imaginem então a quem faz “pre-dawn”, né Aline?

À Vida, pela beleza e pela Força.

“Um gênio é 1% de inspiração
e 99% de transpiração”

(Thomas Edison)

Um dia a gente chega no 1%...



E depois de uma madrugada fria, só o Sol pra trazer Alegria!

À minha mãe, Cássia Maria

ao meu pai, José Carlos, e

aos meus irmãos, Pedro, Eduardo e Marina

SUMÁRIO

RESUMO	01
ABSTRACT	02
INTRODUÇÃO	03
MATERIAL E MÉTODOS	09
RESULTADOS	19
DISCUSSÃO	31
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	37
LISTA DE SÍMBOLOS, SIGLAS E UNIDADES DE MEDIDA	41

RESUMO

A disponibilidade de água é um importante fator determinante da distribuição de espécies vegetais em várias comunidades. Vários modelos climáticos preveem secas mais severas para regiões tropicais de altitude em decorrência do aumento na altitude média das camadas de nuvens orográficas que dão origem à neblina, o que poderá afetar a distribuição de espécies e de tipos vegetacionais da Floresta Atlântica nesses locais. Investiguei a diversidade de atributos hidráulicos de seis espécies de Floresta Nebular e quatro espécies de Campos de Altitude com o objetivo de entender as respostas de espécies desse tipo de vegetação a variações sazonais na disponibilidade de água. Optei por investigar atributos hidráulicos pois têm influência direta sobre as estratégias de uso de água pelas plantas em diferentes condições de disponibilidade desse recurso. Escolhi esses ecossistemas por co-ocorrerem em um topo de montanha e por apresentarem condições contrastantes quanto à seca ambiental, com diferentes níveis de exposição do solo às condições climáticas. Quantifiquei densidade da madeira, potenciais hídricos antes do amanhecer, às 10:00 h e mínimo diário e condutância estomática. Investiguei ainda a ocorrência nesses ecossistemas de relações negativas entre densidade da madeira e potenciais hídricos mínimos, já observadas em florestas tropicais secas e ambientes temperados. Verifiquei uma grande diversidade de valores de densidade da madeira nas espécies que estudei. As quatro espécies de Campos de Altitude apresentaram influência da demanda evaporativa da atmosfera sobre seus potenciais hídricos nos meses mais úmidos do estudo, o que é consistente com comportamento anisohídrico. Nesse tipo de estratégia, a condutância estomática se mantém inalterada frente a reduções nas disponibilidades de água do solo e da atmosfera, resultando em redução do potencial hídrico da planta. Nos meses mais secos essa influência foi menor, como se observa em plantas com comportamento isohídrico, que reduzem a condutância estomática e mantêm potenciais hídricos constantes frente ao aumento da seca ambiental. Dentre as espécies de floresta, apenas *D. brasiliensis* e *Vernoniae* sp. apresentaram comportamento isohídrico, as demais apresentaram comportamento anisohídrico. Com base nesses resultados faço a previsão que *D. brasiliensis* e *Vernoniae* sp. são as espécies mais vulneráveis à seca e podem apresentar maiores taxas de mortalidade por “privação de carbono”, em decorrência do seu comportamento isohídrico. Em seguida, as espécies anisohídricas mais vulneráveis à seca são *P. vellosiana*, *L. carassana* e *Miconia* sp., em ordem decrescente de vulnerabilidade à cavitação. As espécies de Campos de Altitude são as mais resistentes à seca. A densidade da madeira só apresentou relação com o potencial hídrico mínimo sazonal quando analisei as espécies de Floresta Nebular e de Campos de Altitude em conjunto, e apresentou uma forte relação linear negativa com o potencial hídrico mínimo diário nas espécies de floresta. Esses resultados indicam que as relações entre esses atributos propostas na literatura parecem estar presentes nos ecossistemas que estudei.

PALAVRAS-CHAVE: diversidade funcional hidráulica; Campos de Altitude; Floresta Nebular; potencial hídrico; densidade da madeira.

ABSTRACT

Water availability is an important feature determining plant species distribution in several communities. Several climatic models predict harsher dry spells for high-altitude tropical regions due to the increase in the mean altitude of formation of the orographic cloud layer that originates fog, which can influence the distribution of species and vegetational types of the Atlantic Forest in these places. I have investigated the diversity of hydraulic traits of six Cloud Forest species and four High-altitude Grasslands species to understand the answers of species of this kind of vegetation to seasonal variations in water availability. I have chosen to investigate hydraulic traits because they have direct influence on the plant water use strategies under different conditions of availability of this resource. I have chosen these ecosystems because they co-occur in a mountain top and present contrasting conditions relative to environmental drought, with different exposure levels of the soil to climatic conditions. I have quantified wood density, pre-dawn, 10:00 o' clock and daily minimum water potentials and stomatal conductance. I have also investigated the occurrence in these ecosystems of negative relationships between wood density and minimum water potentials, that have been observed in tropical dry forests and in temperate environments. I found a very large diversity of wood density values in the species I have studied. The four High-altitude Grasslands species presented influence of atmospheric evaporative demand on their water potentials, consistent with anisohydric behaviour. In this strategy, stomatal conductance remains unaltered in face of reductions in soil and atmosphere water availabilities, resulting in reduction of plant water potential. In the wettest months this influence was smaller, as is seen in plants with isohydric behaviour, that reduce stomatal conductance and maintain constant water potentials in face of environmental drought intensification. Among the forest species, only *D. brasiliensis* and *Vernoniae* sp. presented isohydric behaviour, the remaining showing anisohydric behaviour. Based on these results I make the prediction that *D. brasiliensis* and *Vernoniae* sp. are the most drought vulnerable species and may present higher mortality rates by carbon starvation, due to their isohydric behaviour. Following these two species, the most drought vulnerable anisohydric species are *P. vellosiana*, *L. carassana* and *Miconia* sp., in decreasing order of vulnerability to cavitation. The High-altitude Grasslands species are the most resistant to drought. There was a correlation between wood density and minimum seasonal water potential only when I analysed the Cloud Forest and the High-altitude grasslands species together. There was also a strong negative linear relationship between wood density and daily minimum water potential in the forest species. These results show that the relationships between these traits that are proposed in the literature appear to be present in the ecosystems I studied.

KEY-WORDS: hydraulic functional diversity; High-altitude Grasslands; Cloud Forest; water potential; wood density.

INTRODUÇÃO

A disponibilidade de água é um importante fator determinante da distribuição de espécies vegetais em várias comunidades (Engelbrecht *et al.*, 2007; Brenes-Arguedas *et al.*, 2009). Apesar desse fator ser raramente considerado um limitante para o crescimento de plantas em florestas tropicais, diversos estudos recentes mostram que secas sazonais podem causar altas taxas de mortalidade de plantas, mesmo em regiões tropicais (Engelbrecht *et al.*, 2005; Engelbrecht *et al.*, 2007; McDowell *et al.*, 2008; Brenes-Arguedas *et al.*, 2009). Motivado pela observação do alto grau de escleromorfismo em plantas de florestas altimontanas, Leuschner (2000) demonstrou que, nos períodos sem neblina, ambientes tropicais de altitude podem ser considerados ambientes áridos, caracterizados por uma alta demanda evaporativa da atmosfera. Assim, plantas de florestas altimontanas podem estar sujeitas a déficits hídricos frequentes.

Entre os ecossistemas que se caracterizam como ambientes tropicais de altitude estão os Campos de Altitude, que apresentam seca sazonal de um a três meses (com precipitação mensal inferior a 50 mm; Safford, 1999), e as Florestas Nebulares (um tipo de floresta altimontana; Bruijnzel, 2001). Esses dois ecossistemas co-ocorrem em topos de montanhas tropicais e apresentam padrões de distribuição dominados pela topografia local, pela rede de drenagem e pela distribuição de tipos de solo, no caso dos Campos de Altitude (Safford, 1999), e por gradientes de umidade do ar e temperatura, continentalidade e latitude que determinam as áreas com incidência constante de neblina, no caso das Florestas Nebulares (Bruijnzeel, 2001). A vegetação de campos cobre topos de montanhas, encostas convexas e fundos de vale pouco drenados, enquanto a vegetação de floresta predomina em vales mais estreitos e protegidos, em anfiteatros de erosão e em desfiladeiros rochosos, especialmente nas encostas voltadas para o sul (Safford, 1999). De forma geral, a altitude de ocorrência das Florestas Nebulares, situadas no limite superior das formações florestais, varia de acordo com a latitude, história de distúrbios e efeito de continentalidade (Safford, 1999). Apesar da aridez característica desses ambientes nos períodos de seca, eventos de neblina são comuns durante a maior parte do ano,

minimizando o alto déficit de pressão de vapor atmosférico e reduzindo a transpiração da vegetação (Safford, 1999; Bruijnzell, 2001). Além disso, vários estudos também sugerem que a água da neblina pode ser absorvida diretamente pelas folhas e reduzir os efeitos deletérios de déficits hídricos (Burgess & Dawson, 2004; Breazeale *et al.*, 1950; Yates & Hutley, 1995; Lima, 2010).

No entanto, a alta frequência de eventos de neblina em ecossistemas tropicais de altitude pode estar ameaçada. Os cenários climáticos apontados por modelos de circulação global (GCMs) para estas regiões sugerem que haverá um aumento na altitude média das camadas de nuvens orográficas que dão origem à neblina (Pounds *et al.*, 1999; Still *et al.*, 1999). Assim, algumas regiões altimontanas ficarão fora da faixa de influência desse tipo de precipitação horizontal, importante em ecossistemas sujeitos a sazonalidade na quantidade de chuvas. A diminuição da umidade que chega a essas regiões pela neblina intensificará os efeitos de estações secas, que serão mais longas e variáveis nesses locais (Still *et al.*, 1999). Várias espécies endêmicas de topo de montanha devem reduzir sua área de distribuição, migrando para regiões mais altas ou mesmo extinguindo-se em resposta às alterações climáticas futuras (Theurillat & Guisan, 2001; Keller *et al.*, 2000). Nesse contexto, é importante investigar o grau de vulnerabilidade à seca de diferentes espécies de ecossistemas tropicais de altitude. A diversidade de respostas à seca representa um dos mecanismos que influenciam a distribuição de plantas em montanhas tropicais e seu conhecimento é chave para prevermos a resposta de comunidades tropicais ao aquecimento global (Woodward, 1990; Still *et al.*, 1999).

Os mecanismos de resposta à seca fazem parte da estratégia ecológica de cada espécie, que é, de acordo com Westoby *et al.* (2002), “[...] a maneira pela qual as espécies garantem o lucro de carbono durante o crescimento vegetativo e a transmissão de genes no futuro.”. O componente da estratégia ecológica de uma espécie relacionado ao uso de água é conhecido como estratégia hidráulica. Como a principal via de saída de água das plantas é o fluxo transpiracional, a regulação da abertura dos estômatos é um dos principais mecanismos que minimizam danos decorrentes da perda excessiva de água em períodos de

baixa disponibilidade desse recurso. Em relação a essa regulação, plantas podem ser classificadas como isohídricas e anisohídricas (Tardieu & Simonneau, 1998). Essa categorização é uma simplificação do amplo contínuo de variação que existe na habilidade das espécies de manterem a hidratação de seus tecidos sob condições ambientais flutuantes (Franks *et al.*, 2007). O grupo das plantas isohídricas (ou isohídricas clássicas, conforme o termo usado por Franks *et al.*, 2007) é composto por espécies que diminuem a condutância estomática ($C_{\text{estom.}}$) proporcionalmente ao aumento do nível de seca na atmosfera e à redução do potencial hídrico (Ψ)¹ do solo e, assim, mantêm o Ψ de suas folhas relativamente constante ao longo do dia e das estações do ano (Tardieu & Simonneau, 1998; McDowell *et al.*, 2008). Têm, portanto, um limite mínimo de Ψ foliar abaixo do qual exercem controle estomático forte (Maseda & Fernández, 2006). No grupo das anisohídricas (anisohídricas clássicas, para Franks *et al.*, 2007), as plantas exercem um controle estomático mais fraco, que reduz as taxas transpiracionais, mas não tampona completamente o potencial hídrico foliar diurno contra mudanças na demanda evaporativa da atmosfera e no potencial hídrico do solo (Tardieu & Simonneau, 1998). Plantas com esse tipo de estratégia não apresentam, portanto, um limite mínimo discernível de Ψ foliar (Maseda & Fernández, 2006). De acordo com Maseda & Fernández (2006), para uma intensidade fixa de seca do solo e da atmosfera há uma faixa de respostas de curto prazo possíveis no nível foliar, situada entre dois extremos teóricos: (i) uma planta perfeitamente isohídrica fecharia os estômatos exatamente o suficiente para reduzir a transpiração e manter o status hídrico anterior à seca; (ii) uma planta perfeitamente anisohídrica manteria os estômatos comparativamente mais abertos, reduzindo o Ψ foliar apenas o suficiente para manter a taxa transpiracional anterior à seca. Esses autores explicam que em geral espécies que ocorrem em ambientes mais úmidos apresentam comportamento isohídrico, pois não

¹ Potencial hídrico (Ψ) é a expressão em unidades de pressão do potencial químico das moléculas de água, ou seja, a energia disponível em cada mol dessa substância para a realização de trabalho (como evaporar, subir através de tubos finos e dissolver sais). A unidade mais comumente utilizada para medidas de potencial hídrico é o megapascal (MPa), que equivale a um Joule por metro cúbico (J/m^3). Por convenção, o potencial hídrico de um corpo de água pura, livre, sob pressão atmosférica, sob uma determinada atração gravitacional e a uma determinada temperatura é zero, sendo que os valores de potencial hídrico em amostras de água sob outras condições assumem valores negativos. Essa é atualmente a melhor maneira de expressar o status de energia da água em plantas e solos (Kramer & Boyer, 1995).

sofreram pressões de seleção para o desenvolvimento de uma madeira altamente resistente à cavitação. Assim, precisam de um mecanismo fisiológico para tamponar a queda de potencial hídrico quando são expostas a secas mais intensas, e evitar disfunções hidráulicas. O oposto é verdade para espécies que ocorrem em ambientes sujeitos a secas intensas e frequentes. Franks *et al.* (2007) descobriram em seu estudo um terceiro tipo de comportamento, denominado por eles de isohidrodinâmico, no qual as plantas regulam sua abertura estomática de modo a manter um gradiente constante ao longo das estações do ano entre o potencial hídrico radicular (estimado a partir do potencial hídrico foliar medido de madrugada, que está em equilíbrio com o potencial hídrico do solo) e o potencial hídrico foliar, ao meio-dia. Esses autores afirmam que em geral plantas anisohídricas apresentam aumento desse gradiente na estação seca, principalmente devido ao aumento da demanda evaporativa da atmosfera, enquanto as plantas isohídricas apresentam redução dessa diferença entre os potenciais hídricos radicular e foliar na estação seca em decorrência da manutenção do status hídrico foliar (através do forte controle estomático) e da queda na umidade do solo.

Outro mecanismo comum para tolerar a seca é a construção de uma via hidráulica com arquitetura resistente, que permite à planta suportar níveis maiores de déficit hídrico sem sofrer prejuízos. O xilema das plantas com grande resistência a disfunções hidráulicas apresenta elevada resistência mecânica e pequena área de superfície de elementos condutores de seiva. A grande resistência mecânica é necessária para que os elementos condutores suportem, sem implodir, as forças de arqueamento e de dobramento impostas sobre suas paredes celulares quando se estabelecem pressões hidrostáticas muito negativas, decorrentes de grande queda no potencial hídrico (Hacke *et al.*, 2001). Essa característica é resultado da presença de paredes celulares duplas (paredes adjacentes de dois elementos condutores) espessas em relação ao diâmetro máximo dos lúmens dos elementos condutores a que pertencem (Hacke *et al.*, 2001). A pequena área superficial dos elementos condutores (correspondente a pequenos diâmetros e comprimentos) está relacionada com pequena área de membranas de pontoação, que, por sua vez, acarreta em menor

probabilidade de que exista em um determinado elemento condutor um poro de membrana com tamanho suficiente para que ocorra a sementeira de ar (passagem de ar de um elemento cavitado para um elemento adjacente funcional, Hacke *et al.*, 2006).

Essas características anatômicas do xilema, somadas, resultam em grande proporção de paredes celulares em relação a espaços vazios (lúmens) e, conseqüentemente, em alta densidade da madeira (ρ). Isso leva à expectativa de que as plantas com xilema mais resistente a déficits hídricos, tenham madeiras mais densas.

Todas essas características morfo-fisiológicas das plantas referentes ao uso de água estão relacionadas com o seu potencial hídrico mínimo sazonal ($\Psi_{\text{mín}}$), que por isso é uma importante medida do status hídrico de uma espécie (Bhaskar & Ackerly, 2006). Esses autores definem $\Psi_{\text{mín}}$ como a maior tensão no xilema experimentada por uma espécie ao longo do ano e o descrevem como um caractere integrador, informativo da sua estratégia hidráulica geral. Esse atributo é uma propriedade da planta que emerge do equilíbrio entre a disponibilidade de água no solo, a taxa de perda de água pelas folhas e a capacidade do sistema de transporte da planta de fornecer água para as folhas (Bhaskar & Ackerly, 2006). Como as características estruturais que conferem maior resistência do xilema a baixos potenciais hídricos também aumentam a sua densidade, existe uma relação negativa entre ρ e $\Psi_{\text{mín}}$, já constatada em diversos ambientes, como por exemplo o Chaparral da Califórnia (Ackerly, 2004; Pratt *et al.*, 2007). Essa relação entre $\Psi_{\text{mín}}$ e ρ e, conseqüentemente, entre $\Psi_{\text{mín}}$ e resistência à cavitação dos vasos do xilema é um elemento crítico da estratégia ecológica de uma espécie e determina os padrões de distribuição em relação à disponibilidade de água (Bhaskar & Ackerly, 2006).

Visando ampliar o conhecimento a respeito dos processos ecofisiológicos da vegetação em Campos de Altitude e Florestas Nebulares tropicais, o objetivo desse estudo foi investigar a diversidade de estratégias hidráulicas que plantas desses tipos de ecossistemas localizadas em uma área de altitude na Serra da Mantiqueira utilizam para lidar com a escassez sazonal de água. Informações desse tipo contribuem para preencher a lacuna de conhecimento acerca do funcionamento da Floresta Atlântica (Rosado, 2011),

especificamente desses tipos de vegetação (Safford, 1999; Bruijnzeel, 2001), em especial com relação aos processos transpiracionais em Florestas Nebulares (Bruijnzeel, 2001). O local do estudo apresenta grandes amplitudes diárias de temperatura e de umidade do ar, com as horas próximas ao amanhecer e ao anoitecer sendo caracterizadas por baixas temperaturas e alta umidade relativa e as horas próximas ao meio-dia quentes e secas. Além disso, há a ocorrência de secas sazonais, com duração aproximada de quatro meses. Essas características climáticas fazem com que o local seja adequado para cumprir o objetivo do estudo e para testar as seguintes hipóteses:

1 - as espécies apresentam relações negativas entre ρ e potenciais hídricos mínimo diário e $\Psi_{\text{mín}}$;

2 – a seca do solo é mais intensa no Campo de Altitude, devido à maior exposição à radiação direta e à maior demanda evaporativa da atmosfera nesse ecossistema. Como consequência, suas espécies apresentam mecanismos para resistir a essa condição mais severa, apresentando valores maiores de ρ e menores de $\Psi_{\text{mín}}$ em relação aos das espécies de floresta e fraco controle estomático das taxas transpiracionais (regulação do status hídrico mais próxima à anisohidria, com significativa oscilação dos potenciais hídricos mínimos diários frente às reduções no conteúdo específico de água do solo, CA_{solo} , e na umidade da atmosfera). As espécies de floresta devem se aproximar mais da isohidria, com grande influência de flutuações no CA_{solo} e no déficit de pressão de vapor atmosférico (DPV; uma variável representativa da defasagem hídrica do ar atmosférico em relação a uma atmosfera completamente saturada com vapor d'água) sobre sua condutância estomática (C_{estom}) e pequena influência dessas variáveis ambientais sobre seus valores de potencial hídrico mínimo diário. Devem ainda possuir xilema menos resistente à cavitação do que o das espécies do campo (com menor ρ e maior $\Psi_{\text{mín}}$). Essa expectativa em relação às espécies de floresta justifica-se por essas características permitirem menores gastos com

construção do xilema, representando uma vantagem em ambientes onde não é necessário possuir uma via hidráulica demasiadamente resistente a embolismos;

MATERIAL E MÉTODOS

Local de estudo e material vegetal

Realizei o estudo em uma área de Floresta Nebular e Campo de Altitude (Figuras 1 e 2), a 1945 m de altitude, no Parque Estadual de Campos do Jordão (PECJ, 22° 30' a 22° 41' S – 45° 27' a 45° 31' W). O PECJ é uma unidade de conservação pertencente ao Instituto Florestal do estado de São Paulo (IF), localizada na Serra da Mantiqueira, a 18 Km do município de Campos do Jordão (Figura 3), SP, Brasil. O Parque tem uma área de 8386 ha, relevo montanhoso, com altitudes variando entre 1030 e 2007 m, e abriga em seu interior Matas de Araucárias e Podocarpus, Florestas Nebulares, Campos de Altitude e Florestas de Pinus (dados do IF). A precipitação anual média no município é de cerca de

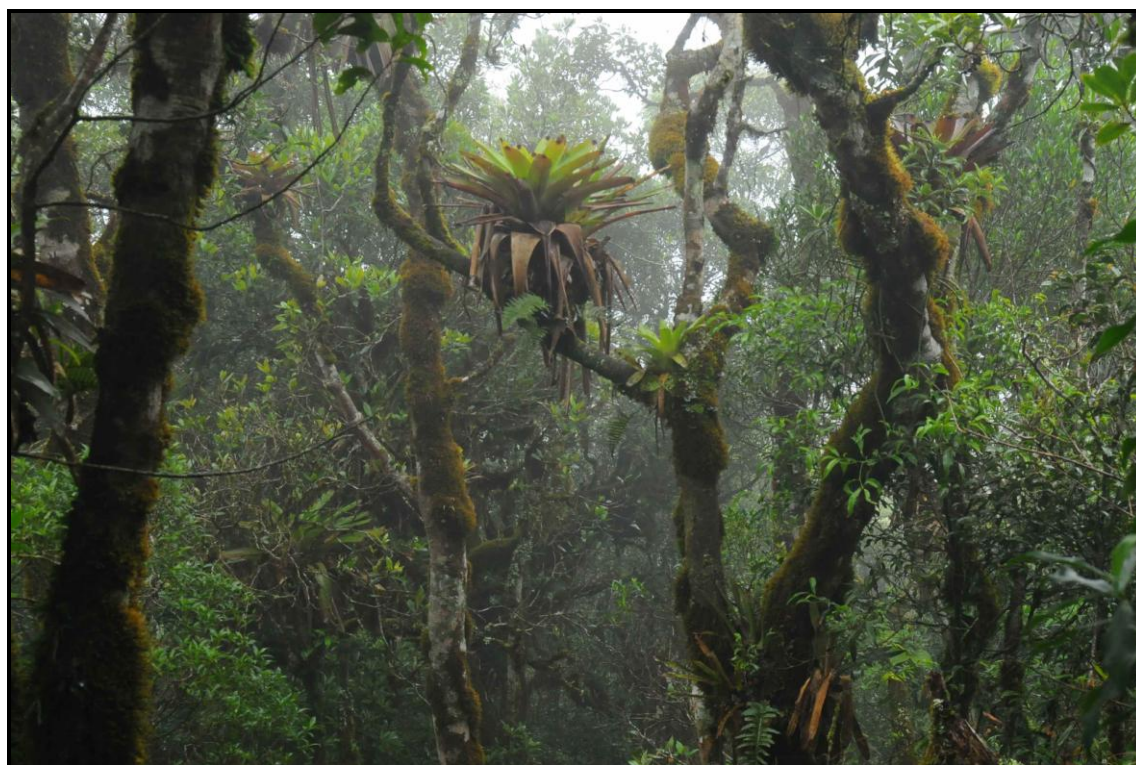


Figura1. Aspecto do interior da Floresta Nebular que fez parte desse estudo, localizada no Parque Estadual de Campos do Jordão, São Paulo, Brasil. *Crédito da fotografia: Rafael Silva Oliveira.*

1480 mm (dados obtidos em www.ciiagro.sp.gov.br), com uma estação seca marcada entre junho e setembro (Figura 4). É comum não haver precipitação nos meses de julho ou agosto, em alguns anos. A temperatura média mensal varia de 9,9 °C a 20,7 °C (de acordo com série temporal de 1961 a 2010 que obtive na estação climatológica principal de Campos do Jordão, do Instituto Nacional de Meteorologia, INMET, localizada a 1642 m de altitude e distante 14,5 Km da área de estudo). Nas áreas de topo de morros, a amplitude térmica diária é grande, com temperaturas que podem chegar a -7 °C durante a madrugada (Rafael Silva Oliveira, *comun. pessoal*) e 35 °C durante o dia (*obs. pessoal*).

Escolhi para o estudo as espécies *Drymis brasiliensis* Miers (Winteraceae), *Leandra carassana* (DC.) Cogn. (Melastomataceae), *Psychotria vellosiana* Benth. (Rubiaceae), *Miconia* sp. (Melastomataceae), *Vernoniae* sp. (Asteraceae), *Myrsine umbellata* Mart. (Myrsinaceae), *Baccharis reticularia* DC. (Asteraceae), *Baccharis erioclada* DC.



Figura 2. Aspecto do Campo de Altitude (primeiro plano) que fez parte desse estudo, localizado no Parque Estadual de Campos do Jordão, São Paulo, Brasil. *Crédito da fotografia: Ana Paula Moreira da Silva.*

(Asteraceae), *Grazielia intermedia* (DC.) R.M.King & H.Rob. (Asteraceae) e *Galianthe brasiliensis* (Spreng.) E.L.Cabral & Bacigalupo (Rubiaceae). As seis primeiras são espécies arbóreas de Floresta Nebular e as demais são espécies arbustivas de Campos de Altitude. Escolhi essas espécies por serem as espécies do estrato arbustivo-arbóreo que apresentaram maior abundância relativa em seus respectivos ecossistemas de ocorrência, de acordo com um levantamento fitossociológico que realizei em julho de 2009 utilizando o método do Ponto-Quadrante (Martins, 1991). Juntos, os indivíduos de *D. brasiliensis*, *L. carassana* e *P. vellosiana* representaram 31,2% do total de indivíduos que coletei na floresta. Os indivíduos de *Miconia* sp., *Vernoniae* sp. e *M. umbellata* corresponderam a cerca de 5% desse total. Os indivíduos das espécies de Campos de Altitude que utilizei no estudo totalizaram, juntos, 80,2% do total de indivíduos amostrados nesse ecossistema. Para cada espécie, escolhi indivíduos com altura aproximada semelhante: *D. brasiliensis* (6 m); *L. carassana* (3 m); *P. vellosiana* (4 m); *Miconia* sp. (2 m); *Vernoniae* sp. (12 m); *M. umbellata* (2,5 m); *B. reticularia*, *B. erioclada* e *G. intermedia* (1 m); *G. brasiliensis* (20 cm). Todos os indivíduos do Campo de Altitude apresentavam copas totalmente expostas às condições atmosféricas e à incidência de raios solares. Na floresta, escolhi indivíduos adultos de *D. brasiliensis*, *Vernoniae* sp. e *M. umbellata* e coletei ramos apenas na parte de suas copas exposta à atmosfera. *L. carassana*, *P. vellosiana* e *Miconia* sp. são espécies de sub-bosque, e portanto apresentavam a totalidade de suas copas à sombra.



Figura 3. Localização do município de Campos do Jordão, no sudeste do Brasil.

Desenho experimental

O tempo total de duração do estudo foi de 13 meses (setembro de 2009 a setembro de 2010). Em setembro de 2010, quantifiquei nas plantas potencial hídrico antes do amanhecer (Ψ_{AA}), potencial hídrico às 10:00 h ($\Psi_{10:00}$), potencial hídrico às 13:40 h ($\Psi_{13:40}$, medida de potencial hídrico mínimo diário nesse mês), ρ e $C_{estom.}$, de forma pareada (sempre nos mesmos indivíduos de cada espécie). Entre setembro de 2009, janeiro, abril, maio e agosto de 2010, quantifiquei Ψ_{AA} , potencial hídrico ao meio-dia (Ψ_{MD} , medida de potencial hídrico mínimo diário nesses meses), ρ , CA_{solo} para a profundidade de 0 a 20 cm (CA_{solo} 0-20) e CA_{solo} para a profundidade de 30 a 50 cm (CA_{solo} 30-50). Devido a limitações de ordem prática, nesses meses realizei a amostragem dos atributos hidráulicos das plantas de forma aleatória. Isso impossibilita definir se os diferentes atributos foram quantificados nos mesmos indivíduos de cada espécie. Quanto a CA_{solo} 0-20 e CA_{solo} 30-50, a cada mês amostréi diferentes profundidades sempre nos mesmos pontos de coleta. A Tabela 1 apresenta o desenho amostral que utilizei na coleta de dados. Os detalhes sobre cada procedimento metodológico utilizado estão descritos abaixo.

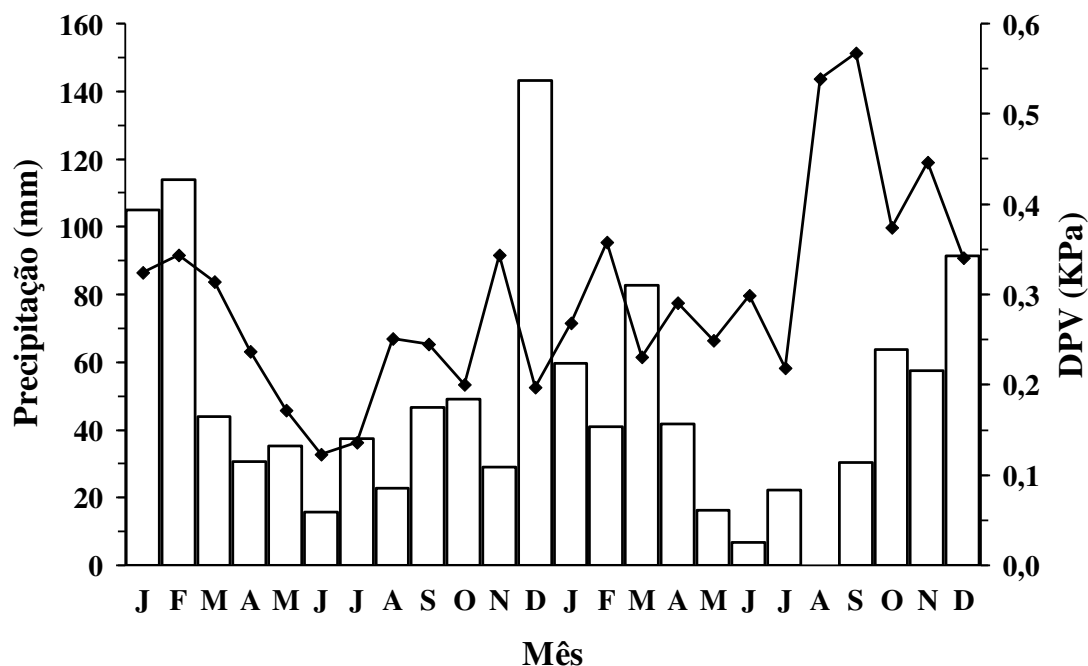


Figura 4. Médias mensais de precipitação (barras) e do déficit de pressão atmosférico (DPV, pontos) do município de Campos do Jordão, SP, Brasil, referente ao período entre janeiro de 2009 e dezembro de 2010. DPV é uma variável representativa da defasagem hídrica do ar atmosférico em relação a uma atmosfera completamente saturada com vapor d'água. Construído a partir de dados da estação climatológica principal de Campos do Jordão (localizada a 1642 m de altitude e distante 14,5 Km da área do estudo), do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET).

Tabela 1. Desenho amostral utilizado no estudo. Os números fora de parênteses correspondem ao número de indivíduos (Ψ , ρ e $C_{\text{estom.}}$) ou de pontos de coleta (CA_{solo}) e os números entre parênteses correspondem ao número de folhas (Ψ_{\square} e $C_{\text{estom.}}$) ou ramos (ρ_{\square}). O tipo de amostragem utilizado para os atributos das plantas (aleatória ou pareada), em cada um dos meses do estudo, é apresentado. A ausência de dados de algumas variáveis e espécies em determinados meses deve-se a limitações de ordem prática

Setembro 2009 (aleatória)						Janeiro 2010 (aleatória)				
Espécie / Ecossistema	Ψ_{AA}	Ψ_{MD}	ρ	CA_{solo} 0-20	CA_{solo} 30-50	Ψ_{AA}	Ψ_{MD}	ρ	CA_{solo} 0-20	CA_{solo} 30-50
<i>Drymis brasiliensis</i>	3 (1-3)	3 (1-3)	5 (1-2)	—	—	3 (1-3)	3 (1-3)	1 (3)	—	—
<i>Leandra carassana</i>	3 (1-3)	3 (1-3)	5 (1)	—	—	3 (1-3)	3 (1-3)	3 (2-3)	—	—
<i>Psychotria vellosiana</i>	3 (1-3)	3 (1-3)	5 (1)	—	—	—	—	—	—	—
<i>Miconia sp.</i>	3 (1-3)	3 (1-3)	—	—	—	3 (1-3)	3 (1-3)	2 (2)	—	—
<i>Vernoniae sp.</i>	3 (1-3)	3 (1-3)	—	—	—	3 (1-3)	3 (1-3)	1 (2)	—	—
<i>Myrsine umbellata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Baccharis reticularia</i>	3 (1-3)	3 (1-3)	5 (1)	—	—	3 (1-3)	3 (1-3)	—	—	—
<i>Baccharis erioclada</i>	3 (1-3)	3 (1-3)	5 (1)	—	—	3 (1-3)	3 (1-3)	—	—	—
<i>Grazielia intermedia</i>	3 (1-3)	3 (1-3)	5 (1)	—	—	3 (1-3)	3 (1-3)	—	—	—
<i>Galianthe brasiliensis</i>	3 (1-3)	3 (1-3)	5 (1)	—	—	3 (1-3)	3 (1-3)	—	—	—
Floresta Nebular	—	—	—	—	—	—	—	—	5	5
Campo de Altitude	—	—	—	—	—	—	—	—	5	5
Abril 2010 (aleatória)						Maio 2010 (aleatória)				
Espécie / Ecossistema	Ψ_{AA}	Ψ_{MD}	ρ	CA_{solo} 0-20	CA_{solo} 30-50	Ψ_{AA}	Ψ_{MD}	ρ	CA_{solo} 0-20	CA_{solo} 30-50
<i>Drymis brasiliensis</i>	3 (2)	3 (2-3)	2 (2-3)	—	—	3 (2)	3 (2)	—	—	—
<i>Leandra carassana</i>	3 (2)	3 (2-3)	2 (2-3)	—	—	3 (2)	3 (2)	—	—	—
<i>Psychotria vellosiana</i>	3 (2-3)	3 (2-3)	2 (2-3)	—	—	3 (2-3)	3 (2)	—	—	—
<i>Miconia sp.</i>	3 (2-3)	3 (2)	2 (1-3)	—	—	3 (2-3)	3 (2-3)	—	—	—
<i>Vernoniae sp.</i>	3 (2-3)	3 (2-3)	2 (2-3)	—	—	3 (3)	3 (2-3)	—	—	—
<i>Myrsine umbellata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Baccharis reticularia</i>	3 (2)	—	3 (1-2)	—	—	3 (2-3)	3 (3)	—	—	—
<i>Baccharis erioclada</i>	3 (2-3)	—	2 (2-3)	—	—	3 (2-3)	3 (3)	—	—	—
<i>Grazielia intermedia</i>	3 (2)	—	3 (1-2)	—	—	3 (3)	3 (3)	—	—	—
<i>Galianthe brasiliensis</i>	3 (2-3)	—	3 (1-2)	—	—	3 (2)	3 (3)	—	—	—
Floresta Nebular	—	—	—	3	3	—	—	—	5	5
Campo de Altitude	—	—	—	3	3	—	—	—	5	5
Agosto 2010 (aleatória)						Setembro 2010 (pareada)				
Espécie / Ecossistema	Ψ_{AA}	Ψ_{MD}	ρ	CA_{solo} 0-20	CA_{solo} 30-50	Ψ_{AA}	$\Psi_{10:00}$	$\Psi_{13:40}$	ρ	$C_{\text{estom.}}$
<i>Drymis brasiliensis</i>	7 (2-3)	6 (2-3)	3 (1)	—	—	10 (2-3)	4 (2)	4 (1-2)	4 (2-4)	9
<i>Leandra carassana</i>	3 (2-3)	6 (2-3)	1 (1)	—	—	3 (1-2)	3 (2)	3 (2)	2 (2-4)	3
<i>Psychotria vellosiana</i>	3 (3)	6 (2-3)	5 (1)	—	—	3 (2)	3 (1-2)	3 (1-2)	3 (2-4)	3
<i>Miconia sp.</i>	4 (3)	7 (2-3)	3 (1)	—	—	3 (1-2)	3 (2)	3 (2)	3 (2-4)	3
<i>Vernoniae sp.</i>	6 (3)	6 (2-3)	1 (1)	—	—	3 (2)	3 (1-2)	3 (2)	3 (3-4)	3
<i>Myrsine umbellata</i>	—	—	—	—	—	10 (2)	4 (1-2)	4 (1-2)	4 (2)	10
<i>Baccharis reticularia</i>	3 (2-3)	3 (2-3)	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Baccharis erioclada</i>	3 (2-3)	3 (2-3)	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Grazielia intermedia</i>	3 (2-3)	3 (2-3)	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Galianthe brasiliensis</i>	3 (3)	3 (2-3)	—	—	—	—	—	—	—	—
Floresta Nebular	—	—	—	5	5	—	—	—	—	—
Campo de Altitude	—	—	—	5	5	—	—	—	—	—

Potencial hídrico foliar

Nos meses de setembro de 2009 a agosto de 2010, utilizei uma câmara de pressão (modelo 1000, PMS, EUA) para medir Ψ_{AA} e Ψ_{MD} de todas as espécies, de acordo com a técnica descrita em Scholander *et al.* (1965). No dia 02 de setembro de 2010, medi com a mesma técnica Ψ_{AA} , $\Psi_{10:00}$ e $\Psi_{13:40}$ das seis espécies da Floresta Nebular. Quando medi essas variáveis nesse dia, DPV apresentou os valores de 0,22; 0,47 e 1,41 KPa, respectivamente. Realizei as medidas sempre em dias ensolarados. Utilizei apenas folhas completamente expandidas, sadias e jovens, nas quais realizei as medidas imediatamente após a coleta. Medi Ψ_{AA} sempre algumas horas antes do nascer do sol (das 03:00 h às 06:00 h ou, nos meses em que o sol nascia às 05:00 h, das 02:30 h às 05:00 h) e Ψ_{MD} sempre no período mais quente (entre 11:30 h e 13:30 h) do mesmo dia em que medi Ψ_{AA} , ou do dia seguinte. Apesar do grande número de indivíduos medidos por espécie, as medidas de Ψ_{MD} , $\Psi_{10:00}$ e $\Psi_{13:40}$ duraram aproximadamente uma hora. Determinei o Ψ_{\min} de cada espécie como o menor valor (mais negativo) de potencial hídrico mínimo diário ($\Psi_{MD/13:40}$) registrado ao longo de todo o período de estudo.

Densidade da madeira

Coletei ramos das diferentes espécies conforme o design experimental apresentado na Tabela 1. No laboratório, seccionei cada ramo coletado, obtendo segmentos que variavam entre 2 e 10 cm de comprimento e entre 2,5 e 14,5 mm de diâmetro. Em seguida, removi a casca de cada segmento de ramo, raspando-o com uma lâmina. Então, fixei em cada segmento descascado (agora só contendo xilema) uma etiqueta adesiva resistente a água, contendo o nome da espécie (em todos os casos) e o número do indivíduo (apenas nos segmentos coletados em setembro de 2010) a que pertencia o segmento. Deixei os segmentos imersos em água por 48 h para que ficassem completamente saturados. Após a saturação, medi o volume fresco de cada segmento (VF_{ramo}), utilizando o princípio de Arquimedes, e, depois de deixar os segmentos secando em estufa a 70 °C por 48 h, medi a sua massa seca (MS_{ramo}). A utilização do princípio de Arquimedes para medir VF_{ramo}

(técnica descrita em Hacke *et al.* 2000) consiste em submergir completamente cada segmento (um de cada vez) em um recipiente cheio d'água, posicionado sobre uma balança, e registrar o aumento de massa resultante dessa ação. Como a densidade da água é de 1 g cm^{-3} , o incremento de massa registrado (em g) corresponde ao volume do segmento de ramo (em cm^3). Para fazer as medidas de VF_{ramo} e MS_{ramo} , utilizei uma balança Adventurer Pro AV3102 (Ohaus Corporation, EUA), com precisão de 10 mg.

Conteúdo de água do solo

Nos meses de janeiro, abril, maio e agosto de 2010, coletei amostras de solo de acordo com a Tabela 1. A distância entre dois pontos consecutivos era de 10 m e eles estavam dispostos em linha reta. Em cada ponto, coletei as amostras em cinco profundidades: superfície, 0 a 5 cm, 10 a 20 cm, 30 cm e 50 cm. Realizei essa amostragem com trado e escavadeira, e a massa das amostras variou entre 130 e 1100 g. Logo após a coleta, acondicionei cada amostra em um saco plástico vedado, para evitar a perda de água por evaporação. Em seguida, medi MF_{solo} em uma balança de campo (modelo PE 1600, Mettler-Toledo Inc., EUA), com precisão de 0,1 g. No laboratório, sequei as amostras por uma semana em estufa, a $60 \text{ }^\circ\text{C}$, e medi MS_{solo} na mesma balança. Calculei CA_{solo} pela fórmula: $\text{CA}_{\text{solo}} = (\text{MF}_{\text{solo}} - \text{MS}_{\text{solo}}) / \text{MS}_{\text{solo}}$. Após o cálculo, somei os valores de CA_{solo} da superfície e das profundidades de 0 a 5 cm e de 10 a 20 cm para obter CA_{solo} 0-20. Repeti a operação para as profundidades de 30 cm e 50 cm, obtendo CA_{solo} 30-50.

Transpiração, temperatura foliar e condutância estomática

No dia 02 de setembro de 2010, medi transpiração, resistência estomática ($\text{R}_{\text{estom.}}$) e T_{foliar} em *D. brasiliensis*, *L. carassana*, *P. vellosiana* e *Miconia* sp. das 07:30 h às 16:30 h, com intervalos de 1 h entre duas medições consecutivas. Em *Vernoniae* sp. e *Myrsine umbellata*, realizei essas medições em quatro intervalos: das 07:30 h às 09:00 h, das 10:00 h às 12:30 h, das 13:30 h às 15:30 h e das 16:30 h às 17:30 h. Esses horários incluíram a faixa de variação de DPV de 0,22 a 1,41 KPa. Ao longo de todo o dia o céu permaneceu

sem nuvens, a umidade relativa da atmosfera permaneceu baixa e a incidência de raios solares foi elevada. Para medir essas variáveis usei um porômetro LI-1600 (LI-COR, Inc.). A partir dos valores de $R_{\text{estom.}}$ e T_{foliar} , calculei $C_{\text{estom.}}$, de acordo com a fórmula: $C_{\text{estom.}} = (1/(100 R_{\text{estom.}})) \times (81900/(8,314 (T_{\text{foliar}}+273,15)))$, construída a partir do manual do porômetro.

Umidade relativa do ar, temperatura do ar e déficit de pressão de vapor da atmosfera

A partir de dados de UR e T_{ar} registrados diariamente às 12:00 h pela estação climatológica principal de Campos do Jordão (INMET), calculei DPV nesse horário para cada um dos dias em que medi potencial hídrico nas plantas em janeiro, abril, maio e agosto de 2010. Para isso, utilizei a seguinte fórmula, extraída de Unwin (1980): $DPV = (0,61121 \times 2,718^{((17,502 T_{\text{ar}})/(T_{\text{ar}} + 240,97)))} - (UR / 100 (0,61121 \times 2,718^{((17,502 * T_{\text{ar}})/(T_{\text{ar}} + 240,97))}))$. Medi UR e T_{ar} no dia 02 de setembro de 2010, nos seguintes horários: 07:40 h, 09:15h, 10:00 h, 10:07 h, 11:00 h, 11:40 h, 12:40 h, 13:00 h, 13:35 h, 14:20 h, 15:20 h, 16:00h, 16:10 h, 16:30 h e 17:00 h. Usei o mesmo porômetro já mencionado antes para realizar essas medições. Utilizei esses dados para calcular DPV nesses horários, utilizando a fórmula já mencionada.

Análise dos dados

Ao longo dos meses de coleta de dados, percebi que as amplitudes de variação de $\Psi_{\text{MD}/13:40}$ e de ρ foram maiores entre os indivíduos de cada espécie do que entre as médias das diferentes espécies (Figura 5). Isso sugere que o uso de médias desses atributos por indivíduo como unidade amostral seja mais adequado para investigar a existência de relações entre eles do que o uso de médias por espécie. Por esse motivo, realizei uma regressão linear entre ρ e $\Psi_{\text{MD}/13:40}$ usando apenas dados que coletei de forma pareada (que possibilitam usar as médias por indivíduo na análise), para testar a hipótese de relação negativa entre esses atributos. O único mês em que coletei dados dessa maneira foi setembro de 2010.

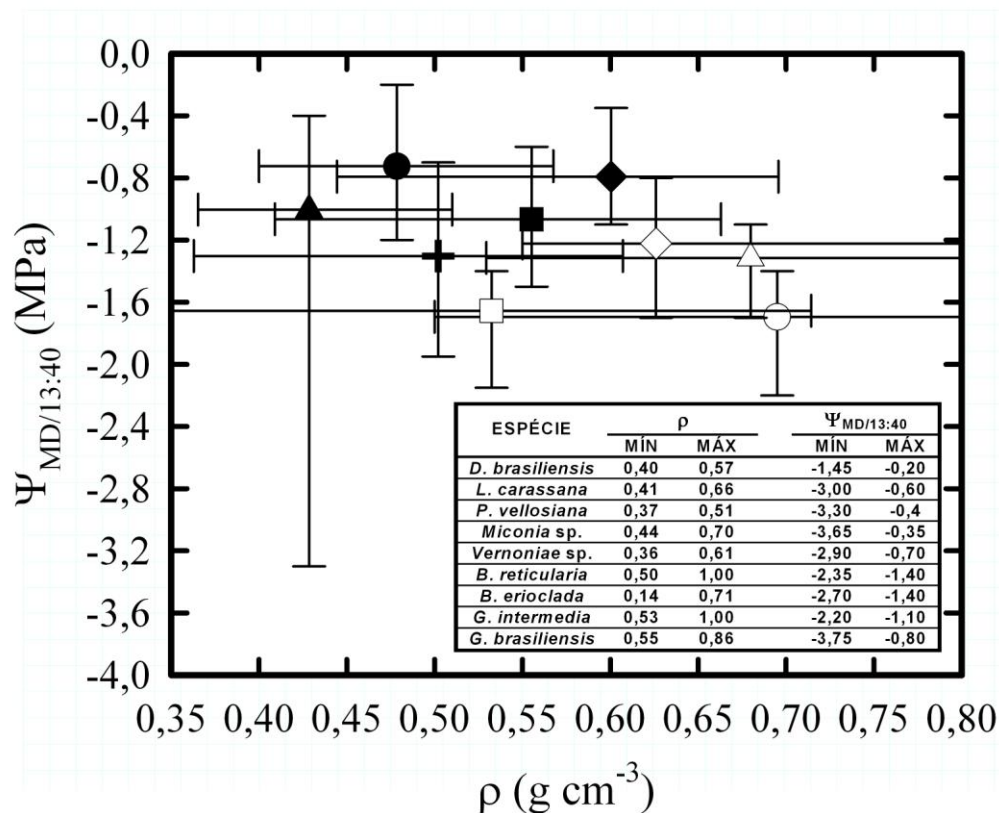


Figura 5. Amplitudes de variação de densidade da madeira (ρ) e potencial hídrico mínimo diário ($\Psi_{MD/13:40}$) para cinco espécies de uma Floresta Nebular (● = *Drymis brasiliensis*; ■ = *Leandra carassana*; ▲ = *Psychotria vellosiana*; ◆ = *Miconia* sp. e + = *Vernoniae* sp.) e quatro espécies de um Campo de Altitude (○ = *Baccharis reticularia*; □ = *Baccharis erioclada*; Δ = *Grazielia intermedia* e ◇ = *Galianthe brasiliensis*), ambos localizados no sudeste do Brasil. Cada ponto corresponde às médias de ρ e de $\Psi_{MD/13:40}$ de uma espécie. As extremidades das barras horizontais e verticais correspondem, respectivamente, aos valores mínimo e máximo de ρ e de $\Psi_{MD/13:40}$ registrados para cada espécie. Esses valores também são apresentados no painel localizado no interior da área de plotagem da figura.

Para testar a hipótese de relação negativa entre ρ e potencial hídrico mínimo sazonal, pensei inicialmente em realizar uma regressão entre $\Psi_{mín}$ e ρ . Porém, como na maioria das espécies fiz a medição de $\Psi_{mín}$ em um mês em que não realizei amostragem pareada de atributos (janeiro ou agosto de 2010), não é possível saber qual é o valor de ρ do indivíduo em que registrei o $\Psi_{mín}$ de cada espécie (com exceção de *M. umbellata*, única espécie em que medi $\Psi_{mín}$ em setembro de 2010). Para solucionar esse problema, calculei as médias mensais de $\Psi_{MD/13:40}$ de cada espécie. Não incluí *M. umbellata* nesse cálculo, porque só realizei medidas nessa espécie em setembro de 2010. Considerei o mês em que essa média

foi menor como o período em que cada espécie experimentou o maior déficit hídrico. Então usei a média de $\Psi_{MD/13:40}$ de cada espécie no mês de maior déficit hídrico ($\Psi_{MD}/\Psi_{13:40}$) como aproximação (“proxy”) de seu $\Psi_{mín}$. Para testar a hipótese, realizei três regressões lineares entre $\Psi_{MD}/\Psi_{13:40}$ e ρ , uma considerando só as espécies de floresta, uma considerando só as espécies de campos e uma com as espécies dos dois ecossistemas. Para as espécies de floresta, usei nas análises as médias de ρ no mês em que cada uma apresentou maior déficit hídrico. Para as espécies de campos, nas quais não medi ρ no mês em que apresentaram as menores médias de $\Psi_{MD/13:40}$ (agosto de 2010), usei as médias de ρ em setembro de 2009 (mês em que suas médias de $\Psi_{MD/13:40}$ mais se aproximaram de seus $\Psi_{MD}/\Psi_{13:40}$).

Utilizei testes T para testar as previsões relacionadas a maior intensidade da seca do solo no Campo de Altitude em relação à Floresta Nebular e às conseqüentes diferenças entre atributos hidráulicos das espécies desses ecossistemas. Comparei as médias de CA_{solo} 0-20 e de CA_{solo} 30-50 da floresta e do campo em cada um dos meses em que quantifiquei essa variável, bem como as médias de ρ (setembro de 2009 a agosto de 2010) e de $\Psi_{mín}$ (setembro de 2009 a setembro de 2010) entre os dois ecossistemas.

Para testar a previsão de que as oscilações no CA_{solo} e no DPV causam pouca variação no $\Psi_{MD/13:40}$ das espécies de floresta e variação mais acentuada nas espécies de campos, eu usei regressões lineares simples entre os valores médios mensais de CA_{solo} 0-20, de CA_{solo} 30-50 e de DPV às 12 h e os valores médios mensais de Ψ_{MD} de cada espécie. Essa abordagem também permite identificar qual das duas profundidades do solo influencia mais o status hídrico de cada espécie (quando há uma influência do CA_{solo}). Ainda para testar essa previsão, utilizei regressões lineares múltiplas entre Ψ_{MD} e duas combinações das variáveis ambientais (CA_{solo} 0-20/DPV e CA_{solo} 30-50/DPV), para as espécies de floresta (não pude realizar regressões múltiplas envolvendo Ψ_{MD} das espécies de campos porque só medi essa variável em três meses nessas espécies, devido a limitações de ordem prática). Adicionalmente, para fazer inferências a respeito de profundidade

radicular, usei regressões lineares simples de $CA_{\text{solo}} 0-20$ e $CA_{\text{solo}} 30-50$ com Ψ_{AA} , nos dois ecossistemas.

Construí séries temporais (de janeiro a agosto de 2010) de $CA_{\text{solo}} 0-20$ e de $CA_{\text{solo}} 30-50$ nos dois ecossistemas, de Ψ_{AA} e de Ψ_{MD} de todas as espécies em que medi Ψ nesses meses e de DPV nas proximidades do local do estudo, para facilitar a compreensão das oscilações sazonais dessas variáveis. Avaliei a previsão de que a dinâmica de umidade da atmosfera exerce forte influência sobre a condutância estomática das espécies de floresta construindo séries temporais de DPV, $C_{\text{estom.}}$ e Ψ ao longo do dia 02 de setembro de 2010. Utilizei os softwares Statistica 7.0 (StatSoft, Inc.) e BioEstat 5.3 (Ayres *et al.*, 2007) para realizar as análises.

RESULTADOS

Mês de maior déficit hídrico para cada espécie

De acordo com as médias mensais de $\Psi_{MD/13:40}$ (Fig. 6), o mês de maior déficit hídrico foi agosto de 2010 para *L. carassana*, *P. vellosiana*, *B. reticularia*, *B. erioclada*, *G. intermedia* e *G. brasiliensis* e setembro de 2010 para *D. brasiliensis*, *Miconia* sp. e *Vernoniae* sp..

Relações entre atributos hidráulicos

Houve uma forte relação linear negativa entre ρ e $\Psi_{MD/13:40}$ ($\Psi_{13:40}$ nesse caso; Figura 7) para as espécies de floresta. Não houve relação entre $\frac{\Psi_{MD}}{\Psi_{13:40}}$ e ρ quando considerei cada um dos ecossistemas isoladamente, mas houve uma relação linear negativa significativa entre esses atributos quando analisei todas as espécies em conjunto (Fig. 8).

Comparação da intensidade da seca do solo e de atributos hidráulicos entre os ecossistemas

O Campo de Altitude apresentou valores menores de $CA_{\text{solo}} 0-20$ em relação à Floresta Nebular em janeiro, abril, maio e agosto de 2010 (Figura 9). Não houve diferença

entre o CA_{solo} 30-50 dos dois ecossistemas em janeiro, maio e agosto, mas essa variável foi menor no campo em relação à floresta em abril (Figura 9).

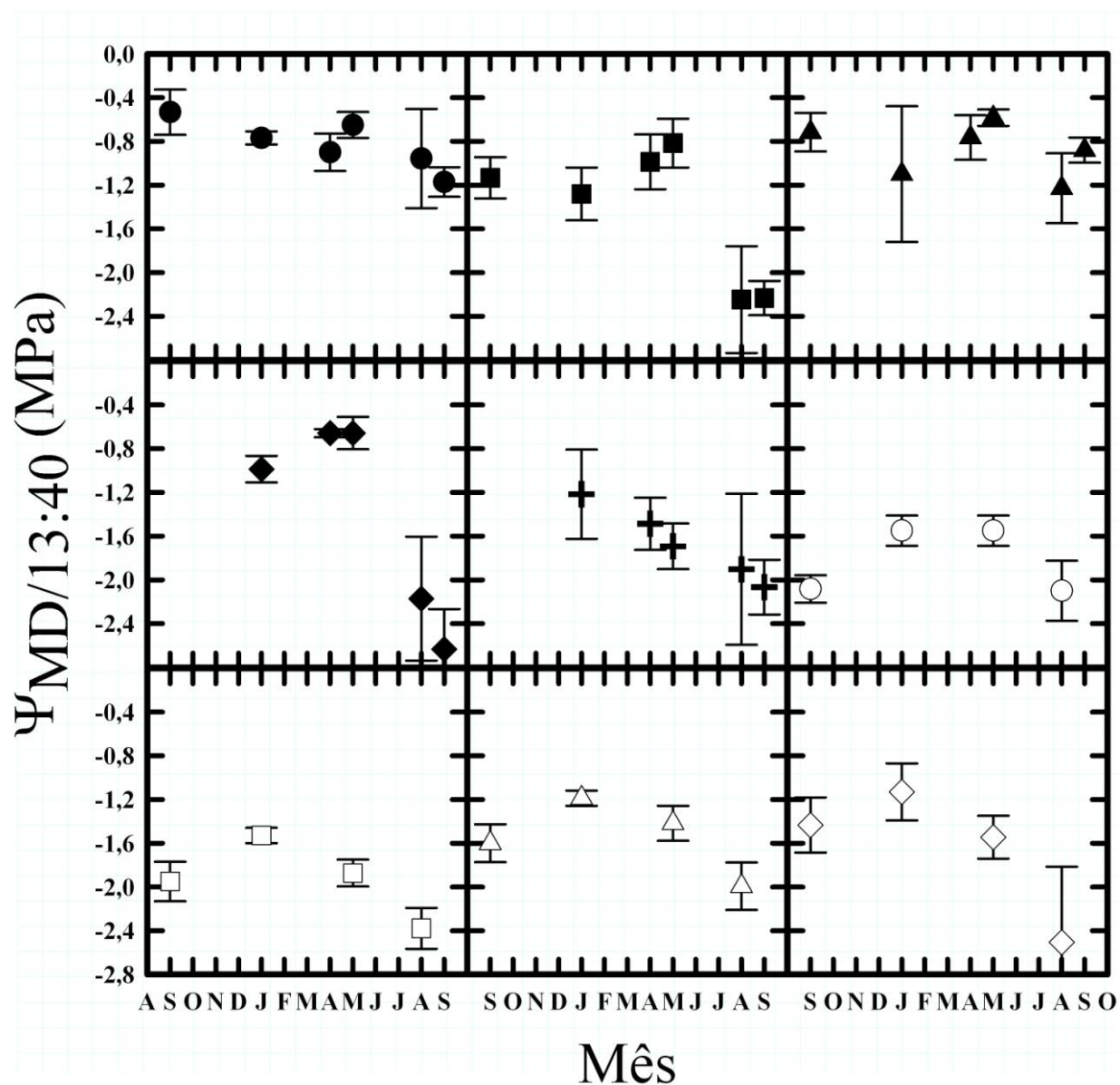


Figura 6. Médias mensais (símbolos; $3 \leq n \leq 18$) de potencial hídrico mínimo diário ($\Psi_{\text{MD}/13:40}$), entre setembro de 2009 e setembro de 2010, para cinco espécies arbóreas de uma Floresta Nebular (\bullet = *Drymis brasiliensis*; \blacksquare = *Leandra carassana*; \blacktriangle = *Psychotria vellosiana*; \blacklozenge = *Miconia* sp. e $+$ = *Vernoniae* sp.) e quatro espécies arbustivas de um Campo de Altitude (\circ = *Baccharis reticularia*; \square = *Baccharis erioclada*; \triangle = *Grazielia intermedia* e \diamond = *Galianthe brasiliensis*). Os ecossistemas localizam-se no sudeste do Brasil. As barras verticais representam ± 1 desvio-padrão em torno das médias.

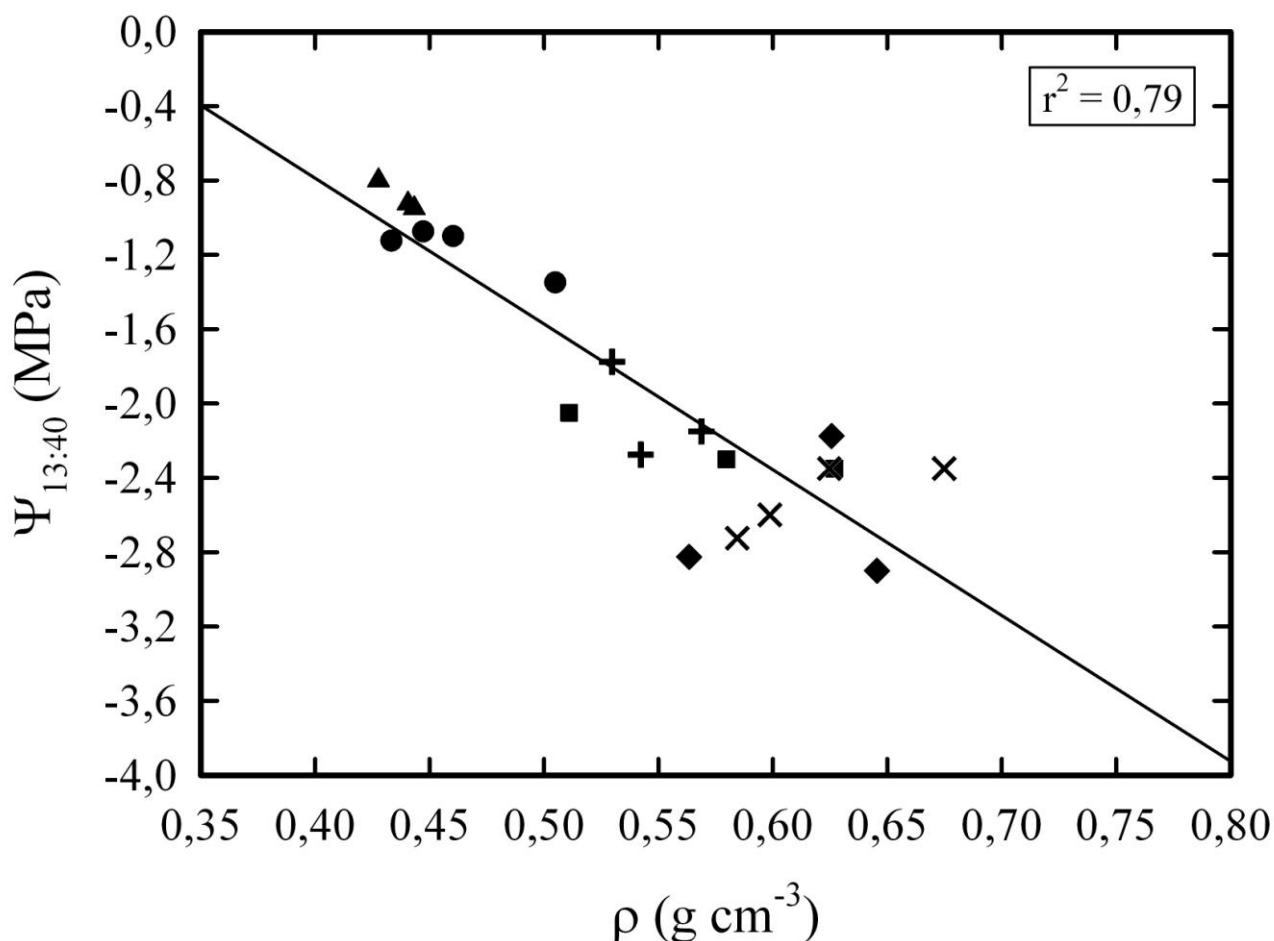


Figura 7. Relação entre densidade da madeira (ρ) e potencial hídrico mínimo diário ($\Psi_{13:40}$), em setembro de 2010, para seis espécies arbóreas de uma Floresta Nebular do sudeste do Brasil: ● = *Drymis brasiliensis*; ■ = *Leandra carassana*; ▲ = *Psychotria vellosiana*; ◆ = *Miconia* sp.; + = *Vernoniae* sp. e X = *Myrsine umbellata*. Cada ponto corresponde a um indivíduo. A linha é uma regressão linear ajustada aos dados: $y = 2,341 - 7,844x$; $p = 0,0000$.

O Ψ_{\min} das espécies do estudo variou de -1,45 MPa (*D. brasiliensis*) a -3,65 MPa (*Miconia* sp.) na Floresta Nebular e de -2,2 MPa (*G. intermedia*) a -3,75 MPa (*G. brasiliensis*) no Campo de Altitude (Tabela 2). O Ψ_{\min} médio das espécies de Floresta Nebular não diferiu do das espécies de Campo de Altitude (Figura 10).

Na Floresta Nebular, ρ variou de 0,42 ($\pm 0,04$) g cm⁻³ (*P. vellosiana*) a 0,62 ($\pm 0,05$) g cm⁻³ (*M. umbellata*), enquanto no Campo de Altitude a variação desse atributo foi de

0,53 ($\pm 0,15$) g cm^{-3} (*B. erioclada*) a 0,69 ($\pm 0,17$) g cm^{-3} (*B. reticularia*). Ver Tabela 2. A densidade média da madeira das espécies de floresta foi menor que a das espécies de campos (Figura 11).

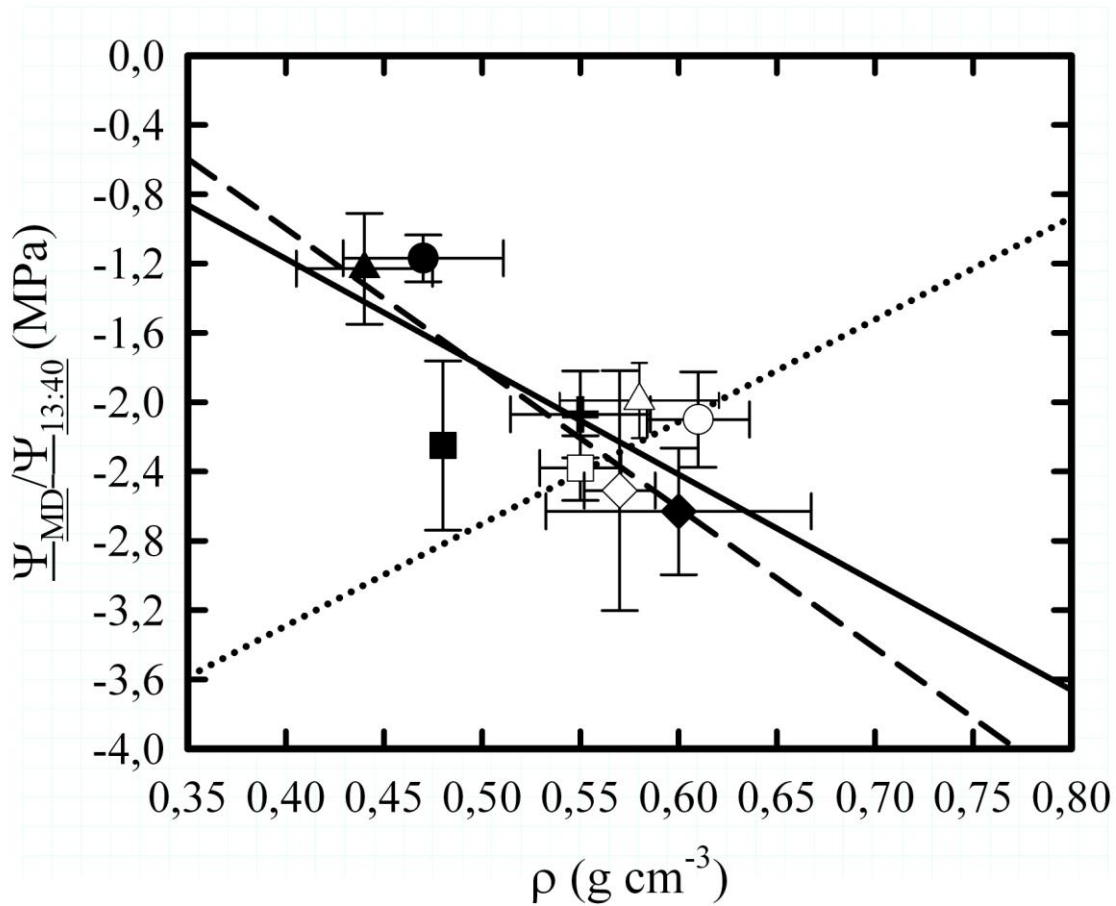


Figura 8. Relação entre densidade da madeira (ρ) e potencial hídrico mínimo sazonal ($\Psi_{MD}/\Psi_{13:40}$) para cada uma de cinco espécies arbóreas de uma Floresta Nebular (\bullet = *Drymis brasiliensis*; \blacksquare = *Leandra carassana*; \blacktriangle = *Psychotria vellosiana*; \blacklozenge = *Miconia* sp. e $+$ = *Vernoniae* sp.) e de quatro espécies arbustivas de um Campo de Altitude (\circ = *Baccharis reticularia*; \square = *Baccharis erioclada*; \triangle = *Grazielia intermedia* e \diamond = *Galianthe brasiliensis*), localizados no sudeste do Brasil. Os pontos correspondem aos valores de $\Psi_{MD}/\Psi_{13:40}$ das espécies, que são aproximações de seus potenciais hídricos mínimos sazonais absolutos calculadas como as médias ($6 \leq n \leq 16$) de potenciais hídricos mínimos diários ($\Psi_{MD/13:40}$) de cada espécie no mês em que experimentou maior déficit hídrico. São apresentados também desvios-padrão de $\Psi_{MD/13:40}$ em torno de $\Psi_{MD}/\Psi_{13:40}$ (barras verticais = ± 1 DP). Cada ponto também corresponde ao valor médio de ρ ($1 \leq n \leq 11$) em um dos dois meses de maior déficit hídrico para cada espécie. As barras horizontais representam ± 1 desvio-padrão em torno das médias de ρ . As regressões lineares apresentadas correspondem às espécies da Floresta (-----; $y = 2.2285 - 8.068x$; $r^2 = 0,67$ $p = 0,0906$), às espécies do Campo (.....; $y = -5.648 + 5.8933 x$; $r^2 = 0,37$; $p = 0,3891$) e às espécies dos dois ecossistemas em conjunto (—; $y = 1.3153 - 6.220x$; $r^2 = 0,53$; $p = 0,0252$).

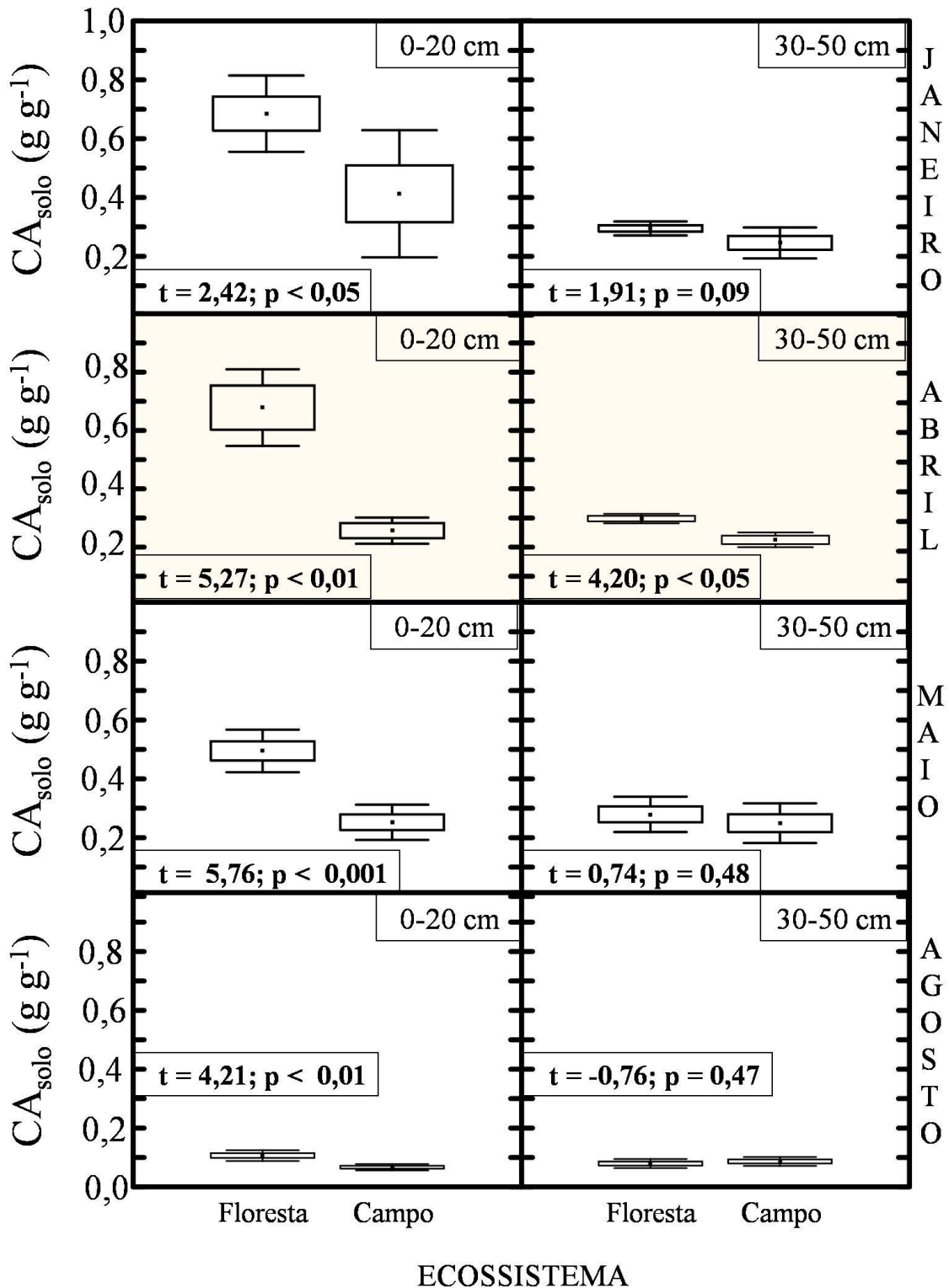


Figura 9. Conteúdo de água no solo (CA_{solo}) em duas profundidades (0 a 20 cm e 30 a 50 cm) de um Campo de Altitude e de uma Floresta Nebular localizados no sudeste do Brasil nos meses de janeiro, abril, maio e agosto de 2010. Cada ponto corresponde à média de CA_{solo} ($3 \leq n \leq 5$) de cada profundidade para um determinado ecossistema em um determinado mês. Os limites das caixas representam ± 1 erro-padrão em torno da média e as barras verticais representam ± 1 desvio-padrão em torno da média.

Tabela 2. Potencial hídrico mínimo sazonal (Ψ_{\min} ; entre parênteses é mostrado o valor do indivíduo de cada espécie que apresentou potencial hídrico mínimo diário, $\Psi_{MD/13:40}$, menos negativo) e densidade da madeira (ρ ; média \pm 1 desvio-padrão) das espécies do estudo. As seis primeiras espécies são de Floresta Nebular e as demais são de Campos de Altitude

Espécie	Ψ_{\min} (MPa)	ρ (g cm ⁻³)
<i>Drymis brasiliensis</i>	-1,45 (-0,5)	0,48 \pm 0,04
<i>Leandra carassana</i>	-3,00 (-0,65)	0,54 \pm 0,06
<i>Psychotria vellosiana</i>	-3,30 (-0,55)	0,42 \pm 0,04
<i>Miconia</i> sp.	-3,65 (-0,65)	0,60 \pm 0,05
<i>Vernoniae</i> sp.	-2,90 (-1,35)	0,45 \pm 0,06
<i>Myrsine umbellata</i>	-2,85 (-2,35)	0,62 \pm 0,05
<i>Baccharis reticularia</i>	-2,35 (-1,4)	0,69 \pm 0,17
<i>Baccharis erioclada</i>	-2,7 (-1,5)	0,53 \pm 0,15
<i>Grazielia intermedia</i>	-2,2 (-1,15)	0,68 \pm 0,18
<i>Galianthe brasiliensis</i>	-3,75 (-1,15)	0,63 \pm 0,09

Variação temporal do potencial hídrico das espécies e relações com variáveis ambientais

A Figura 12 mostra as séries temporais de potencial hídrico das espécies de Floresta Nebular. De janeiro para abril, o Ψ_{AA} de *D. brasiliensis*, *L. carassana*, *Miconia* sp. e *Vernoniae* sp. e o Ψ_{MD} de *D. brasiliensis* e *Vernoniae* sp. diminuíram. De abril para maio, o Ψ_{MD} de *D. brasiliensis*, *L. carassana* e *P. vellosiana* aumentou, enquanto o de *Miconia* sp. se manteve constante e o de *Vernoniae* sp. diminuiu. Nesse período, o Ψ_{AA} de *D. brasiliensis*, *P. vellosiana* e *Vernoniae* sp. diminuiu e o de *L. carassana* e *Miconia* sp. aumentou. Nas cinco espécies em que quantifiquei potencial hídrico ao longo do ano de 2010, tanto Ψ_{AA} quanto Ψ_{MD} diminuíram entre maio e agosto. Nas quatro espécies de Campos de Altitude os valores de Ψ_{MD} diminuíram de janeiro para maio e de maio para agosto de 2010 (Figura 13). Quanto aos valores de Ψ_{AA} , as quatro espécies apresentaram redução de maio para agosto, enquanto de janeiro para maio *B. reticularia* manteve valores

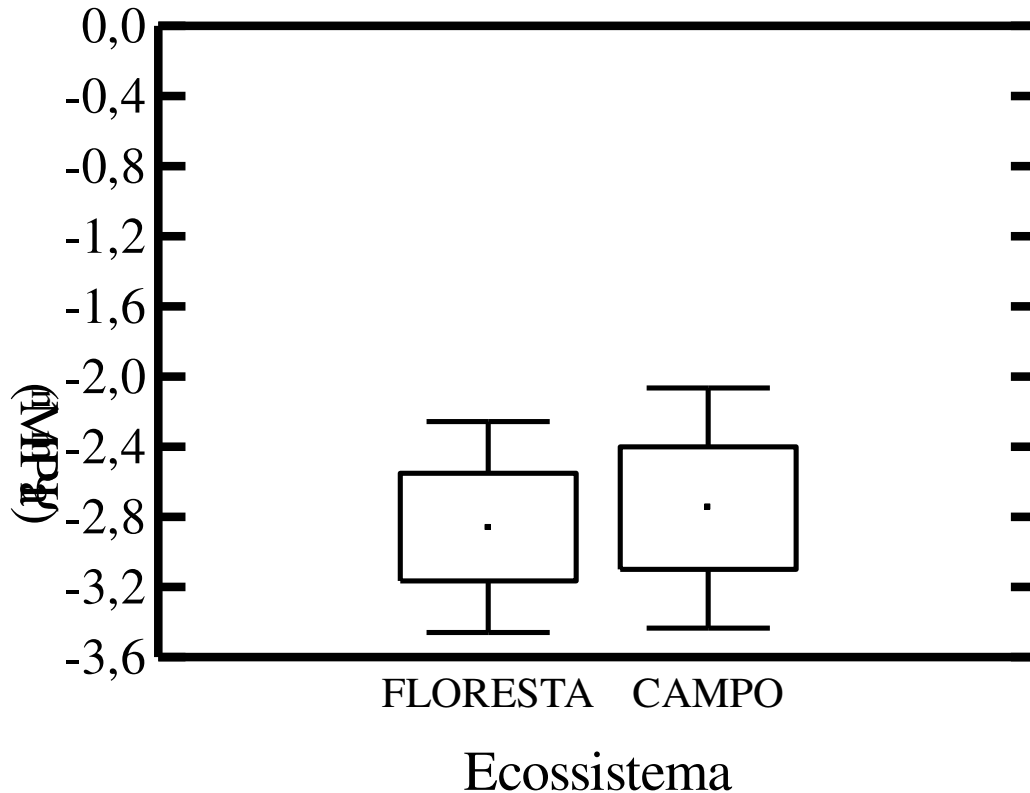


Figura 10. Potencial hídrico mínimo sazonal (Ψ_{\min}) em uma Floresta Nebular e em um Campo de Altitude localizados no sudeste do Brasil. Cada ponto corresponde à média dos valores da floresta ($n = 6$) e do campo ($n = 4$), medidos entre setembro de 2009 e setembro de 2010 (considerando o valor mais negativo de cada espécie). Os limites das caixas representam ± 1 erro-padrão em torno da média e as barras verticais representam ± 1 desvio-padrão em torno da média. $t = -0,23$; $p = 0,8245$.

constantes, *B. erioclada* e *G. intermedia* apresentaram redução e *G. brasiliensis* apresentou aumento (Figura 13).

A Tabela 3 mostra que as dinâmicas de Ψ_{AA} de *L. carassana*, *P. vellosiana*, *Miconia* sp., *B. reticularia* e *G. brasiliensis* acompanharam a variação temporal nos valores de CA_{solo} , sendo influenciadas apenas pelos valores dessa variável na profundidade de 30 a 50 cm, e que as dinâmicas de *D. brasiliensis*, *Vernoniae* sp., *B. erioclada* e *G. intermedia* não sofreram influência de CA_{solo} de nenhuma das profundidades que medi. Quanto às dinâmicas de Ψ_{MD} , *D. brasiliensis*, *Vernoniae* sp., *B. reticularia*, *G. intermedia* e *G. brasiliensis* não sofreram influência de nenhuma das variáveis ambientais que medi. *L. carassana* foi influenciada tanto por CA_{solo} 30-50 quanto por DPV às 12 h (com maior

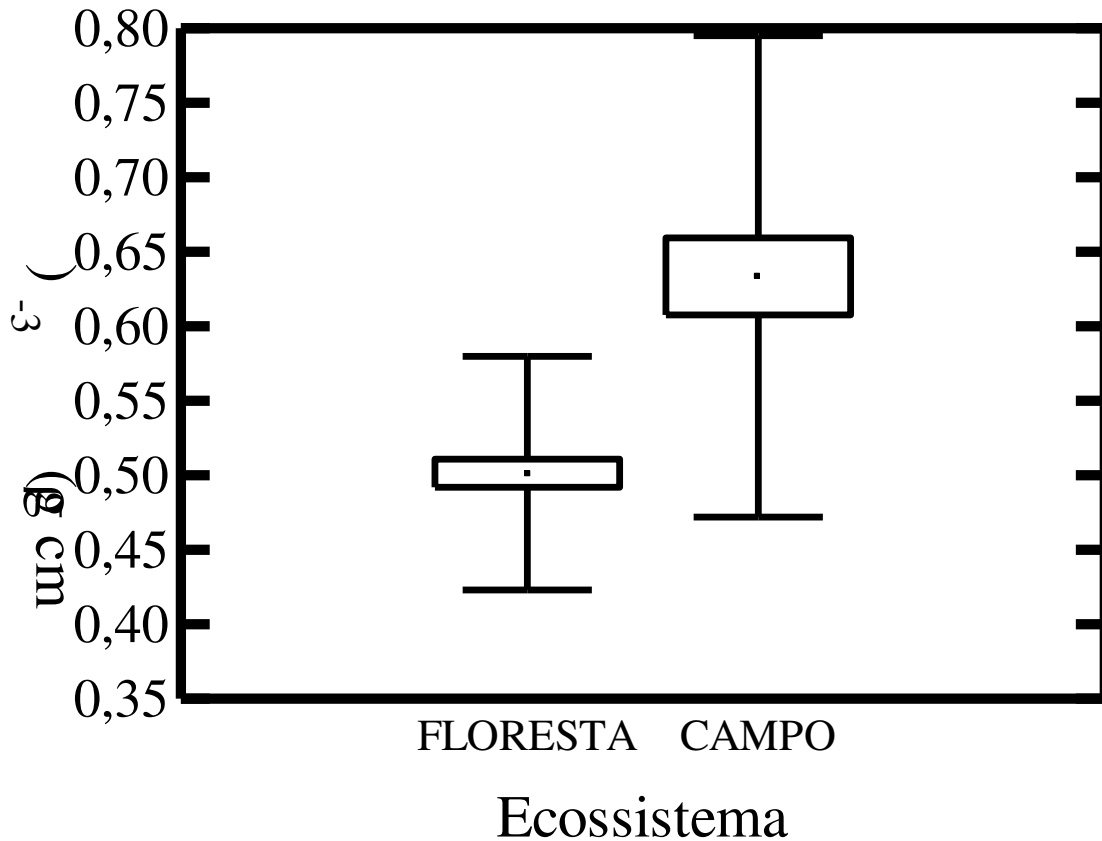


Figura 11. Densidade da madeira (ρ) em uma Floresta Nebular e em um Campo de Altitude localizados no sudeste do Brasil. Cada ponto corresponde à média dos valores de ρ de todos os indivíduos de todas as espécies da floresta ($n = 69$) e do campo ($n = 39$), medidos entre setembro de 2009 e agosto de 2010. Os limites das caixas representam ± 1 erro-padrão em torno da média e as barras verticais representam ± 1 desvio-padrão em torno da média. $t = -5,72$; $p = 0,0000$.

influência desta), *P. vellosiana* apenas por DPV às 12 h, *Miconia* sp. apenas por CA_{solo} 30-50 e *B. erioclada* apenas por CA_{solo} 0-20 (Tabelas 3 e 4).

Variação diária da condutância estomática em setembro de 2010

O aumento no DPV registrado ao longo do dia 02 de setembro de 2010 foi acompanhado por um decréscimo na $C_{\text{estom.}}$ de *D. brasiliensis*, *L. carassana*, *P. vellosiana* e *Miconia* sp. (Figura 14). Essa redução na $C_{\text{estom.}}$, por sua vez, levou a uma estabilização no Ψ dessas espécies (Figura 14).

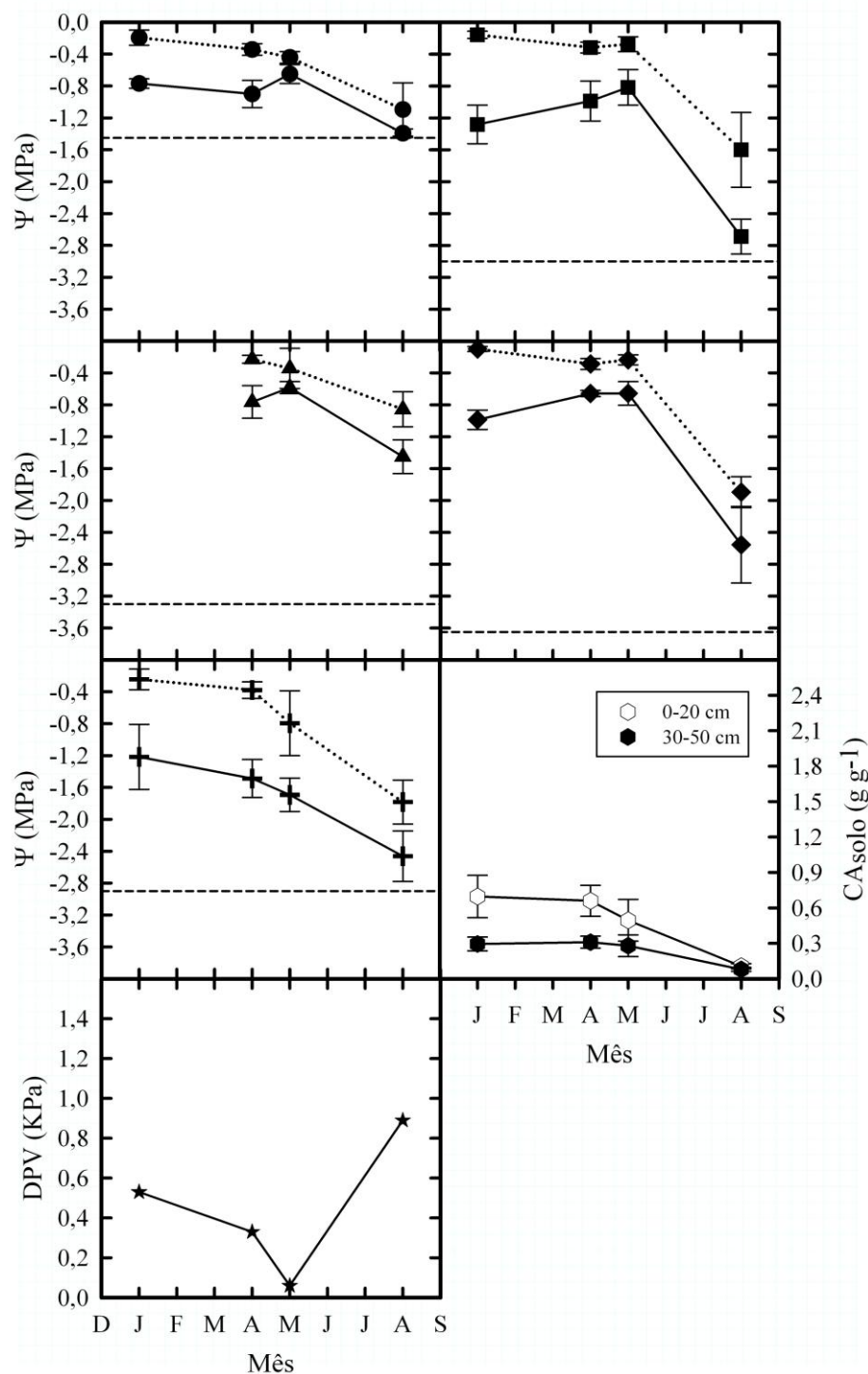


Figura 12. Séries temporais de potencial hídrico antes do amanhecer (Ψ_{AA} ;) e potencial hídrico ao meio-dia (Ψ_{MD} ; —) de cinco espécies de uma Floresta Nebular localizada no sudeste do Brasil (● = *Drymis brasiliensis*; ■ = *Leandra carassana*; ▲ = *Psychotria vellosiana*; ◆ = *Miconia sp.* e + = *Vernoniae sp.*), conteúdo saturado de água do solo (CA_{solo}) em duas profundidades desse ecossistema e déficit de pressão de vapor atmosférico (DPV) às 12:00 h entre janeiro e agosto de 2010. Nas séries temporais de potenciais hídricos e de CA_{solo} , cada ponto corresponde à média dos valores de um determinado mês ($6 \leq n \leq 19$ para Ψ e $3 \leq n \leq 5$ para CA_{solo}) e as barras verticais representam ± 1 desvio-padrão em torno das médias. Na série temporal de DPV, cada ponto é o valor absoluto registrado no dia de cada mês em que medi potencial hídrico. As linhas horizontais (-----) no painel de cada espécie marcam seu $\Psi_{mín.}$

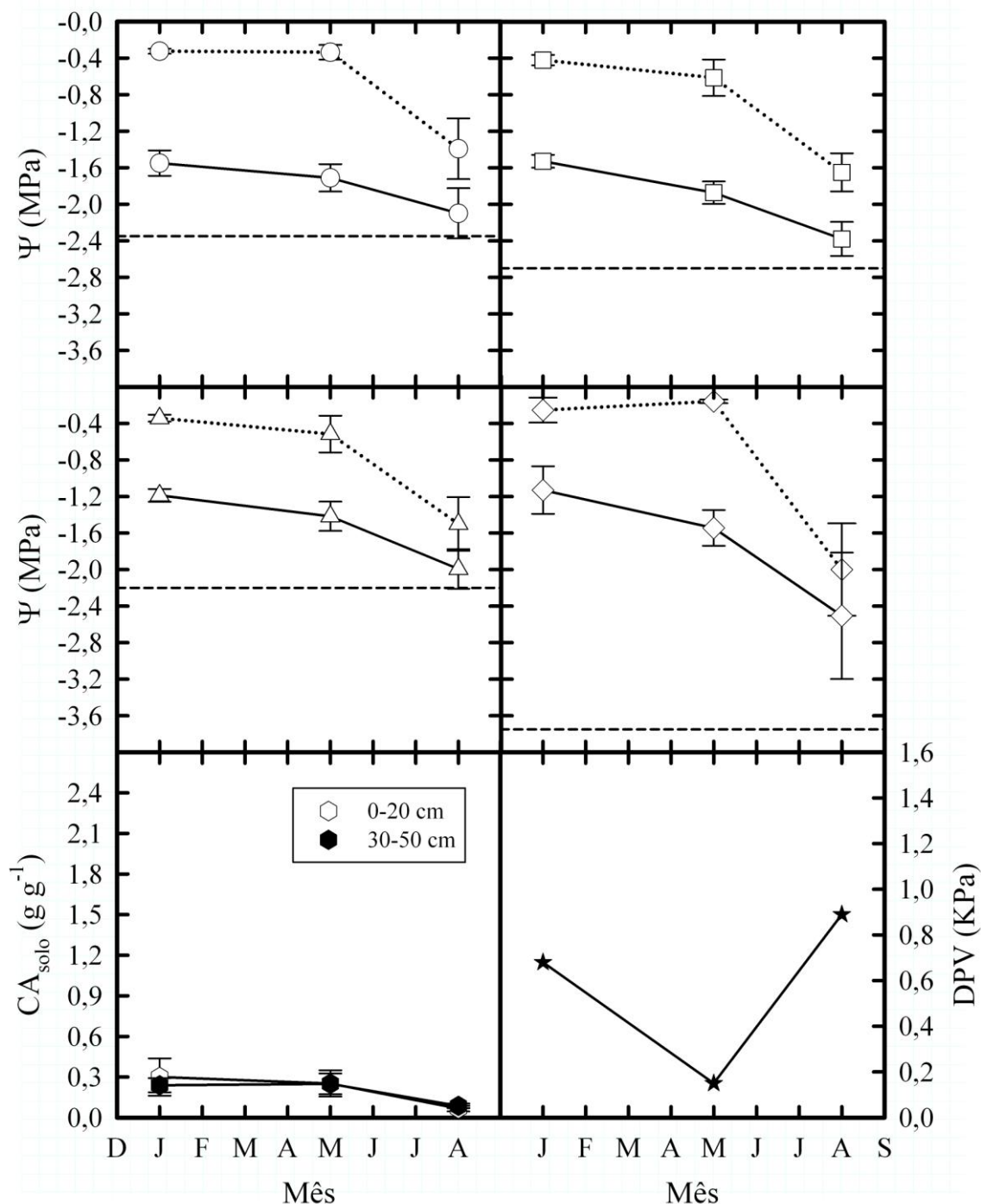


Figura 13. Séries temporais de potencial hídrico antes do amanhecer (Ψ_{AA} ;) e potencial hídrico ao meio-dia (Ψ_{MD} ; —) de quatro espécies arbustivas de um Campo de Altitude localizado no sudeste do Brasil (\circ = *Baccharis reticularia*; \square = *Baccharis erioclada*; Δ = *Grazielia intermedia* e \diamond = *Galianthe brasiliensis*), conteúdo saturado de água do solo (CA_{solo}) em duas profundidades desse ecossistema e déficit de pressão de vapor atmosférico (DPV) às 12:00 h entre janeiro e agosto de 2010. Nas séries temporais de potenciais hídricos e de CA_{solo} , cada ponto corresponde à média dos valores de um determinado mês ($6 \leq n \leq 10$ para Ψ e $9 \leq n \leq 15$ para CA_{solo}) e as barras verticais representam ± 1 desvio-padrão em torno das médias. Na série temporal de DPV, cada ponto é o valor absoluto registrado no dia de cada mês em que medi potencial hídrico. As linhas horizontais (-----) no painel de cada espécie marcam seu $\Psi_{mín}$.

Tabela 3. Influência da variação de CA_{solo} 0-20, de CA_{solo} 30-50 e de DPV às 12 h sobre Ψ_{AA} e Ψ_{MD} das espécies que estudei, entre janeiro e agosto de 2010. As cinco primeiras espécies são da Floresta Nebular e as demais são do Campo de Altitude. Os níveis de significância das regressões lineares simples seguem o seguinte código: $p > 0,05$ (n.s., não significativo); $p \leq 0,05$ (*); $p \leq 0,01$ (**) e $p \leq 0,001$ (***)

Espécie	Variável Independente	Ψ_{AA}		Ψ_{MD}	
		r^2	p	r^2	p
<i>Drymis brasiliensis</i>	CA_{solo} 0 - 20	-	n.s.	-	n.s.
	CA_{solo} 30 - 50	-	n.s.	-	n.s.
	DPV às 12 h	-	-	-	n.s.
<i>Leandra carassana</i>	CA_{solo} 0 - 20	-	n.s.	-	n.s.
	CA_{solo} 30 - 50	0,97	*	-	n.s.
	DPV às 12 h	-	-	0,91	*
<i>Psychotria vellosiana</i>	CA_{solo} 0 - 20	-	n.s.	-	n.s.
	CA_{solo} 30 - 50	0,99	*	-	n.s.
	DPV às 12 h	-	-	0,93	*
<i>Miconia</i> sp.	CA_{solo} 0 - 20	-	n.s.	-	n.s.
	CA_{solo} 30 - 50	0,97	*	0,94	*
	DPV às 12 h	-	-	-	n.s.
<i>Vernoniae</i> sp.	CA_{solo} 0 - 20	-	n.s.	-	n.s.
	CA_{solo} 30 - 50	-	n.s.	-	n.s.
	DPV às 12 h	-	-	-	n.s.
<i>Baccharis reticularia</i>	CA_{solo} 0 - 20	-	n.s.	-	n.s.
	CA_{solo} 30 - 50	0,95	*	-	n.s.
	DPV às 12 h	-	-	-	n.s.
<i>Baccharis erioclada</i>	CA_{solo} 0 - 20	-	n.s.	0,99	*
	CA_{solo} 30 - 50	-	n.s.	-	n.s.
	DPV às 12 h	-	-	-	n.s.
<i>Grazielia intermedia</i>	CA_{solo} 0 - 20	-	n.s.	-	n.s.
	CA_{solo} 30 - 50	-	n.s.	-	n.s.
	DPV às 12 h	-	-	-	n.s.
<i>Galianthe brasiliensis</i>	CA_{solo} 0 - 20	-	n.s.	-	n.s.
	CA_{solo} 30 - 50	0,98	*	-	n.s.
	DPV às 12 h	-	-	-	n.s.

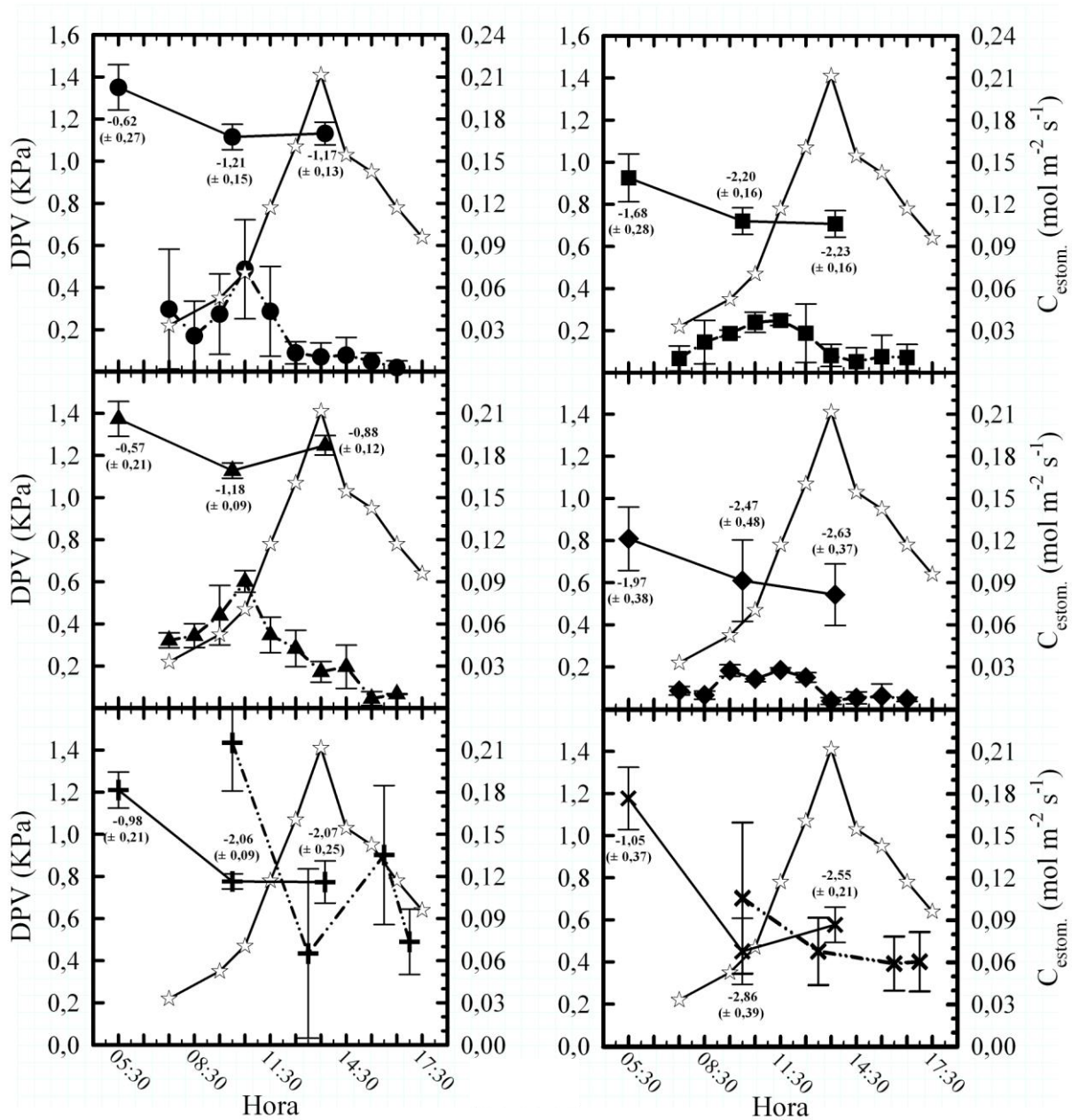


Figura 14. Déficit de pressão de vapor atmosférico (DPV; —☆—), condutância estomática ($C_{estom.}$; -.-.-.-) e potencial hídrico (Ψ ; —) de *Drymis brasiliensis* (●), *Leandra carassana* (■), *Psychotria vellosiana* (▲), *Miconia* sp. (◆), *Vernoniae* sp. (+) e *Myrsine umbellata* (X) em uma Floresta Nebular localizada no sudeste do Brasil ao longo do dia 02 de setembro de 2010. Nas séries temporais de $C_{estom.}$ ($3 \leq n \leq 10$) e de Ψ ($3 \leq n \leq 20$) cada ponto corresponde à média dos indivíduos de uma determinada espécie amostrados em um determinado horário. As barras verticais representam ± 1 desvio-padrão em torno das médias. Nas séries temporais de DPV, cada ponto corresponde ao valor absoluto registrado em um determinado horário. Os valores de Ψ (média \pm 1DP) são apresentados nas áreas de plotagem dos painéis.

Tabela 4. Influência da variação nos pares de variáveis ambientais CA_{solo} 0-20 / DPV e CA_{solo} 30-50 / DPV sobre Ψ_{MD} das espécies que estudei, entre janeiro e agosto de 2010. As cinco espécies são da Floresta Nebular. r^2 = coef. de determinação múltipla; p = nível de significância da regressão múltipla; b1 = coef. de regressão da primeira variável independente de cada regressão (CA_{solo} 0-20 ou CA_{solo} 30-50); p (b1) = nível de significância associado a b1; b2 = coef. de regressão da segunda variável independente de cada regressão (DPV); p (b2) = nível de significância associado a b2. p > 0,05 (n.s., não significativo); p ≤ 0,05 (*); p ≤ 0,01 (**) e p ≤ 0,001 (***)

Espécie	Variáveis Independentes	Ψ_{MD}					
		r^2	p	b1	p(b1)	b2	p(b2)
<i>Drymis brasiliensis</i>	CA _{solo} 0-20 e DPV	-	n.s.	-	-	-	-
	CA _{solo} 30-50 e DPV	-	n.s.	-	-	-	-
<i>Leandra carassana</i>	CA _{solo} 0-20 e DPV	0,99	*	-	n.s.	-1,38	n.s.
	CA _{solo} 30-50 e DPV	0,99	*	2,92	***	-1,03	***
<i>Psychotria vellosiana</i>	CA _{solo} 0-20 e DPV	-	n.s.	-	-	-	-
	CA _{solo} 30-50 e DPV	-	n.s.	-	-	-	-
<i>Miconia</i> sp.	CA _{solo} 0-20 e DPV	0,99	*	1,11	n.s.	-1,29	n.s.
	CA _{solo} 30-50 e DPV	0,99	*	4,54	n.s.	-	n.s.
<i>Vernoniae</i> sp.	CA _{solo} 0-20 e DPV	-	n.s.	-	-	-	-
	CA _{solo} 30-50 e DPV	-	n.s.	-	-	-	-

DISCUSSÃO

Os resultados desse estudo preenchem uma pequena parcela da lacuna de conhecimento acerca do funcionamento da vegetação de Campos de Altitude e Florestas Nebulares tropicais. Especificamente, tratam de espécies de uma área da Serra da Mantiqueira sujeita a secas sazonais importantes. Os padrões encontrados revelam aspectos da diversidade funcional de estratégias hidráulicas presente nessas plantas que possibilitam que elas sobrevivam e se perpetuem sob essas condições climáticas.

Diversidade hidráulica

Um aspecto dessa diversidade de estratégias é que grande parte da variação presente nos atributos hidráulicos que quantifiquei nas espécies desses ecossistemas reside no nível individual. Ou seja, a amplitude de variação desses atributos é maior entre os indivíduos de uma mesma espécie do que entre valores médios de diferentes espécies. Esse padrão pode

ser notado facilmente na Figura 5, que apresenta as faixas de variação de valores de ρ e de $\Psi_{MD/13:40}$ nas espécies de floresta e de campos.

Isso sugere que cada espécie apresenta uma ampla faixa de níveis de resistência à seca, que lhe confere a capacidade de ocupar áreas com condições ambientais diversas. Essa idéia ganha força com um padrão de relações entre ρ e potenciais hídricos mínimos diário e sazonal (atributos relacionados com a resistência à seca) que verifiquei nesse estudo.

Esse padrão é composto por dois tipos de resultados. O primeiro é a ausência de relação entre ρ e $\frac{\Psi_{MD}}{\Psi_{13:40}}$ quando realizei regressões com as espécies de cada ecossistema separadamente (Figura 8). O segundo é a presença de uma relação negativa de intensidade moderada ($r^2 = 0,53$) entre ρ e $\frac{\Psi_{MD}}{\Psi_{13:40}}$ quando considerei os dois ecossistemas em conjunto (Figura 8) e de uma relação negativa forte ($r^2 = 0,79$) entre ρ e $\Psi_{13:40}$ na análise dos dados de setembro de 2010 (Figura 7). A ausência de relação nas regressões entre ρ e $\frac{\Psi_{MD}}{\Psi_{13:40}}$ para cada ecossistema provavelmente resulta da perda de informação referente à variação desses atributos, ocasionada pelo uso de médias dos atributos por espécie nas análises. Uma possível causa da verificação dessa relação na regressão com todas as espécies é o aumento do número amostral, nesse caso suficiente para permitir a detecção. E a maior força da relação observada na abordagem com valores de cada indivíduo (Figura 7), confirma a idéia da grande diversidade hidráulica intraespecífica nesses ambientes.

Outro aspecto da diversidade hidráulica dessas espécies que chama a atenção é a variabilidade especialmente grande dos valores de ρ que registrei. Considerando as nove espécies em que medi esse atributo, ele variou de 0,14 a 1,00 g cm⁻³ (valores mínimo de *B. reticulata* e máximo de *G. intermedia* e *B. reticulata*, respectivamente; Figura 5), correspondendo a uma amplitude de variação de 0,86 g cm⁻³. Quando comparada à amplitude de variação de cerca de 1,1 g cm⁻³ registrada em 520 espécies, pertencentes a 63 famílias de diversos ecossistemas do mundo (Figura 3 de Chave *et al.*, 2009), a variação

que encontrei é enorme. Isso indica que as comunidades estudadas podem conter uma parcela importante da diversidade funcional hidráulica da Floresta Atlântica. A seguir, discuto mais alguns aspectos da diversidade funcional que observei entre os dois ecossistemas e entre as espécies de cada um deles.

Comparação entre os ecossistemas

A ausência de diferença em $\Psi_{\text{mín}}$ entre a floresta e o campo (Figura 10) apesar da maior seca superficial do solo neste (Figura 9) sugere uma regulação homeostática do potencial hídrico foliar no campo, oposto ao que hipotetizei. Isso, combinado com a grande resistência à seca de suas espécies (altos valores de ρ ; Tabela 2; Figura 11), indica que esse ambiente deve enfrentar secas severas. Talvez o conteúdo de água do solo seja tão baixo e a demanda evaporativa da atmosfera seja tão grande durante a estação seca nesses ambientes, que suas plantas precisam regular as taxas transpiratórias para manterem sua integridade hidráulica, apesar de possuírem vias condutoras com considerável resistência à cavitação.

Resistência da via hidráulica e mecanismos de controle estomático das espécies

De uma maneira geral, as espécies de Campos de Altitude apresentaram vias hidráulicas com grande resistência a disfunções e forte regulação estomática da perda de água pelo fluxo transpiracional ao longo do estudo (contrariando minha expectativa de que teriam fraco controle estomático e confirmando a expectativa de madeiras resistentes). As espécies de Floresta Nebular apresentaram resistências de via hidráulica e mecanismos de controle estomático diversos na maioria dos meses, sendo todas isohídricas durante o dia 02 de setembro de 2010.

A dupla estratégia de resistência à seca das espécies de Campos de Altitude é composta por alta resistência à ocorrência de embolismos e implosões, proporcionada por suas madeiras de densidade elevada, e por um forte controle estomático da transpiração. A Tabela 2 apresenta os altos valores de ρ dessas espécies e a Figura 11 mostra que esses

valores são maiores do que os das espécies de Floresta Nebular. O forte controle estomático é evidente na observação de que, apesar de os valores de ρ serem maiores nas espécies de campos (Figura 11; Tabela 2), os valores de $\Psi_{\text{mín}}$ não diferem entre os dois ecossistemas (Figura 10). Isso provavelmente resulta de um fechamento estomático precoce quando a seca se intensifica, que impede a queda de Ψ até os níveis mínimos suportados pelas espécies de campos. A Figura 13 adiciona força à evidência de forte controle estomático nessas espécies, por apresentar uma redução da diferença entre Ψ_{AA} e Ψ_{MD} quando a umidade do solo e da atmosfera diminuem. Segundo Franks *et al.* (2007), esse comportamento é típico de espécies isohídricas. Os resultados das regressões entre umidade do solo e da atmosfera e Ψ_{MD} , apresentados na Tabela 3, confirmam essa ideia. Com exceção de uma relação significativa entre CA_{solo} 0-20 e Ψ_{MD} de *B. erioclada*, não houve nenhuma relação entre essas variáveis nas espécies de campos, comprovando um isolamento de seu status hídrico em relação às condições ambientais.

As espécies de floresta se dividiram entre comportamento isohídrico e comportamento anisohídrico no período de setembro de 2009 a agosto de 2010. *D. brasiliensis* e *Vernoniae* sp. não apresentaram relações entre Ψ_{MD} e DPV (Tabelas 3 e 4) e, no caso de *D. brasiliensis*, também não houve relação de CA_{solo} com Ψ_{MD} . Esse tamponamento do Ψ sugere isohidria, que é comprovada pelos baixos valores de ρ e altos valores de $\Psi_{\text{mín}}$ observados nessas espécies (indicativos de uma via hidráulica vulnerável a embolismos; Tabela 2) e pela diminuição da diferença entre Ψ_{AA} e Ψ_{MD} em *Vernoniae* sp. quando a umidade do ambiente diminui (Figura 12). Quanto a *L. carassana*, *P. vellosiana* e *Miconia* sp., todas sofreram influência do DPV em seu Ψ_{MD} (Tabelas 3 e 4). Essa influência foi a principal causa de variação do status hídrico diurno em *L. carassana* e *P. vellosiana*, sendo secundária em *Miconia* sp. (cuja variação foi dominada por CA_{solo} 30 – 50; Tabelas 3 e 4). Esses resultados, em conjunto com a forte influência de CA_{solo} 30 - 50 sobre Ψ_{AA} das três espécies (um indício de que absorvem água em um perfil profundo do solo) e com o aumento da diferença entre Ψ_{AA} e Ψ_{MD} quando a seca ambiental aumenta (uma característica de estratégia anisohídrica, observada nas três espécies; Figura 12),

revelam que a anisohidria é o mecanismo de controle estomático que utilizam ao longo do ano. Os valores de ρ (Figura 5; Tabela 2) sugerem vias hidráulicas moderadamente resistentes em *L. carassana* e *Miconia* sp. e pouco resistente em *P. vellosiana*.

O comportamento isohídrico apresentado por todas as espécies de floresta no dia 2 de setembro de 2010 é claramente visível na Figura 14. Essa observação mostra que mesmo as espécies de floresta que têm vias hidráulicas mais resistentes precisam alternar para um controle estomático forte quando a seca se torna mais severa (comparar setembro de 2010 com os outros meses, na Figura 4). Como só medi *M. umbellata* em setembro de 2010, esse é o único período no qual pude verificar seu mecanismo de controle estomático. Porém, sua alta ρ e seu $\Psi_{\text{mín}}$ moderadamente negativo (Tabela 2) indicam que seu xilema tem grande resistência a disfunções hidráulicas, levando a crer que nos outros meses do ano (em que as secas do solo e da atmosfera são menos intensas) essa espécie deve funcionar de maneira mais próxima à das espécies anisohídricas, com pouco controle da transpiração.

D. brasiliensis possui um mecanismo adicional para lidar com a seca. Trata-se da entrada de água da neblina através das folhas, que reidrata os tecidos (Lima, 2010). Essa via de hidratação contribui para o tamponamento das oscilações de seus potenciais hídricos diurnos na época seca do ano, possibilitando o grande contraste verificado entre seu $\Psi_{\text{mín}}$ e os $\Psi_{\text{mín}}$ das outras nove espécies que fizeram parte desse estudo (Tabela 2).

Respostas das espécies e ecossistemas em relação às mudanças climáticas previstas

Os resultados que obtive com relação ao comportamento de controle estomático das espécies desse estudo permitem fazer algumas considerações a respeito de possíveis conseqüências de intensificação e aumento da duração das estações secas no futuro, em resposta ao aquecimento do clima. Essas respostas podem levar à migração, ou até mesmo à extinção de algumas espécies.

Segundo McDowell *et al.* (2008) há três causas principais de mortalidade de plantas relacionadas à seca: disfunção hidráulica, “privação de carbono” e ataque de agentes

bióticos (patógenos e parasitas). De acordo com seu modelo hidráulico, plantas isohídricas tendem a ter xilemas mais vulneráveis à cavitação do que plantas anisohídricas, e por isso apresentam o comportamento de controle estomático forte logo que o potencial hídrico do solo começa a baixar. Em consequência disso, sua assimilação de CO₂ diminui e, caso a seca seja prolongada, o uso das reservas de carbono para suprir as necessidades metabólicas básicas leva ao seu esgotamento e à morte por “privação de carbono”.

As plantas anisohídricas, por sua vez, apresentam maior resistência à cavitação e portanto exercem pouca regulação da perda de água, maximizando assim sua assimilação de carbono. Porém, essa livre transpiração leva a uma maior queda de seu potencial hídrico, que reduz a margem de segurança entre seu potencial hídrico de operação e o potencial hídrico que causa cavitação generalizada.

Assim, mesmo sendo mais resistentes a embolismos, as plantas anisohídricas tendem a morrer por esse mecanismo em estações secas severas. Já as plantas isohídricas, morrem em geral por “privação de carbono”, em secas prolongadas, ou, eventualmente, por falha hidráulica em casos de secas muito intensas.

Com base nesse modelo, eu espero que quando as estações secas se tornarem mais intensas e longas no local em que realizei esse estudo, em decorrência das mudanças climáticas previstas para este século na literatura, *D. brasiliensis* e *Vernoniae* sp. sejam as primeiras a morrer, pois foram as únicas espécies de floresta que apresentaram comportamento isohídrico ao longo de todo o período do estudo. Elas devem sofrer os efeitos letais da “privação de carbono” antes das outras espécies de floresta começarem a morrer por falhas hidráulicas. As próximas da lista devem ser *P. vellosiana*, seguida de *L. carassana* e *Miconia* sp., conforme uma sequência decrescente de vulnerabilidade a cavitação, inferida a partir de seus valores de ρ (Tabela 2).

As espécies de Campos de Altitude devem ser as últimas a morrer, pois além de apresentarem madeiras mais resistentes do que as de Floresta Nebular, também regulam fortemente a perda de água, em períodos de seca mais severa. Uma vez que a variabilidade de seus valores de ρ é grande, apresentando sobreposição considerável, a observação de

seus $\Psi_{\text{mín}}$ registrados nesse estudo (Tabela 2) pode ser um critério mais adequado para fazer previsões de qual deve ser sua ordem de mortalidade. Segundo esse critério, sugiro que no Campo de Altitude *G. intermedia* seja a primeira espécie a morrer, seguida por *B. reticularia*, *B. erioclada* e *G. brasiliensis*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ackerly, D. 2004. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, **74**(1): 25-44.
- Ayres, M., Ayres Jr., M., Ayres, D.L., Santos, A.S. 2007. *BioEstat*. Versão 5.3, Sociedade Civil Mamirauá, MCT – CNPq, Belém, Pará, Brasil.
- Bhaskar, R. & Ackerly, D.D. 2006. Ecological relevance of minimum seasonal water potentials. *Physiologia Plantarum*, **127**: 353-359.
- Breazeale, E., McGeorge, W.T. & Breazeale, J.F. 1950. Moisture absorption by plants from an atmosphere of high humidity. *Plant Physiology*, **25**(3): 413-419.
- Brenes-Arguedas, T., Coley, P.D. & Kursar, T.A. 2009. Pests vs. Drought as determinants of plant distribution along a tropical rainfall gradient. *Ecology*, **90**(7): 1751-1761.
- Bruijnzell, L.A. 2001. Hydrology of tropical montane cloud forests: a reassessment. *Land Use and Water Resources Research*, **1**: 1.1-1.18.
- Burgess, S.S.O. & Dawson, T.E. 2004. The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D. Don): foliar uptake and prevention of dehydration. *Plant, Cell and Environment*, **27**: 1023-1034.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G. & Zanne, A.E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, **12**: 351-366.
- Engelbrecht, B.M.J., Kursar, T.A. & Tyree, M.T. 2005. Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees*, **19**: 312-321.

- Engelbrecht, B.M.J., Comita, L.S., Condit, R., Kursar, T.A., Tyree, M.T., Turner, B.L. & Hubbell, S.P. 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, **447**: 80-83.
- Franks, P.J., Drake, P.L. & Froend, R.H. 2007. Anisohydric but isohydrodynamic: seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant, Cell & Environment*, **30**: 19-30.
- Hacke, U.G., Sperry, J.S. & Pittermann, J. 2000. Drought experience and cavitation resistance in six shrubs from the Great Basin, Utah. *Basic and Applied Ecology*, **1**: 31-41.
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., Pockman, W.T., Davis, S.D. & McCulloh, K.A. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, **126**: 457-461.
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., Wheeler, J. & Castro, L. 2006. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology*, **26**: 689-701.
- Jacobsen, A.L., Ewers, F.W., Pratt, R.B., Paddock III, W.A. & Davis, S.D. 2005. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant Physiology*, **139**: 546-556.
- Keller, T., Edouard, J.L., Guibal, F., Guiot, L., Tessier, L. & Vila, B. 2000. Impact of a climatic warming scenario on tree growth. *Comptes Rendus de L'Academie des Sciences Serie III-Sciences de la Vie-Life Sciences*, **323**(10): 913-924.
- Kramer, P.J. & Boyer, J.S. *Water relations of plants and soils*. 2nd Ed. San Diego: Academic Press. 1995.
- Lemos Filho, J.P. & Mendonça Filho, C.V. 2000. Seasonal changes in the water status of three woody legumes from the Atlantic Forest, Caratinga, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, **16**(1): 21-32.
- Leuschner, C. 2000. Are high elevations in tropical mountains arid environments for plants? *Ecology*, **81**(5): 1425-1436.

- Lima, A.L. O papel ecológico da neblina e a absorção foliar de água em três espécies lenhosas de Matas Nebulares, SP – Brasil. 2010. pp. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 2010.
- Martins, F.R. *Estrutura de uma Floresta Mesófila*. Campinas: Editora da Unicamp. 1991.
- Maseda, P.H. & Fernández, R.J. 2006. Stay wet or else: three ways in which plants can adjust hydraulically to their environment. *Journal of Experimental Botany*, **57**(15): 3963-3977.
- McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C.D., Breshears, D.D., Cob, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D.G. & Yezzer, E.A. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, **178**: 719-739.
- Pounds, J.A., Fogden, M.P.L. & Campbell, J.H. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, **398**(6728): 611-615.
- Pratt, R.B., Jacobsen, A.L., Ewers, F.W. & Davis, S.D. 2007. Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral. *New Phytologist*, **174**: 787-798.
- Rosado, B.H.P. Ecologia funcional de árvores na Mata Atlântica: o papel de atributos morfológicos, grau de exposição da copa e altitude sobre o uso de água das espécies. 2011. 163 f. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 2011.
- Safford, H.D. 1999. Brazilian Páramos I. an introduction to the physical environment and vegetation of the *campos de altitude*. *Journal of Biogeography*, **26**: 693-712.
- Scholander, P.F., Hammel, H.T., Bradstreet, E.D. & Hemmingsen, E.A. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science*, **148**: 339-346.
- Still, C.J., Foster, P.N. & Schneider, S.H. 1999. Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests. *Nature*, **398**(6728): 608-610.

- Tardieu, F. & Simonneau, T. 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modeling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany*, **49**: 419-432.
- Theurillat, J.P. & Guisan, A. 2001. Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: A review. *Climatic Change*, **50**(1-2): 77-109.
- Tyree, M.T., Davis, S.D. & Cochard, H. 1994. Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWA Journal*, **15**(4): 335-360.
- Unwin, D.M. *Microclimate measurement for ecologists*. San Diego: Academic Press. 1980.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *ARES*, **33**: 125-159.
- Woodward, F.I. 1990. The impact of low-temperatures in controlling the geographical-distribution of plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **326**(1237): 585-593.
- Yates, D.J. & Hutley, L.B. 1995. Foliar uptake of water by wet leaves of *Sloanea woollsii*, an Australian subtropical rain-forest tree. *Australian Journal of Botany*, **43**(2): 157-167.

LISTA DE SÍMBOLOS, SIGLAS E UNIDADES DE MEDIDA

Ψ = potencial hídrico (**Megapascal, MPa**);

Ψ_{AA} = potencial hídrico antes do amanhecer (**Megapascal, MPa**);

Ψ_{MD} = potencial hídrico ao meio-dia (**Megapascal, MPa**);

$\Psi_{\text{mín}}$ = potencial hídrico mínimo sazonal (**Megapascal, MPa**);

$\Psi_{10:00}$ = potencial hídrico às 10:00 h (**Megapascal, MPa**);

$\Psi_{13:40}$ = potencial hídrico às 13:40 h (**Megapascal, MPa**);

$\Psi_{MD/13:40}$ = potencial hídrico mínimo diário (Ψ_{MD} entre setembro de 2009 e agosto de 2010 e $\Psi_{13:40}$ em setembro de 2010; **Megapascal, MPa**);

$\frac{\Psi_{MD}}{\Psi_{13:40}}$ = média de $\Psi_{MD/13:40}$ no mês de maior déficit hídrico para cada espécie. É uma aproximação do $\Psi_{\text{mín}}$ (**Megapascal, MPa**);

ρ = densidade da madeira (**g cm⁻³**);

CA_{solo} = conteúdo saturado de água do solo (**g g⁻¹**);

$C_{\text{estom.}}$ = condutância estomática (**mol m⁻² s⁻¹**);

DPV = déficit de pressão de vapor atmosférico (**KPa**);

IF = Instituto Florestal do Estado de São Paulo;

INMET = Instituto Nacional de Meteorologia;

MF_{ramo} = massa fresca do ramo (**g**);

MF_{solo} = massa fresca do solo (**g**);

MS_{ramo} = massa seca do ramo (**g**);

MS_{solo} = massa seca do solo (**g**);

PECJ = Parque Estadual de Campos do Jordão;

$R_{\text{estom.}}$ = resistência estomática (**s m⁻¹**);

T_{ar} = temperatura do ar (**°C**);

T_{foliar} = temperatura foliar (**°C**);

UR = umidade relativa do ar (**%**);

VF_{ramo} = volume fresco do ramo (**cm³**).