



Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Centro Biomédico
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

Priscila Fernanda Simioni

**Diversidade anatômica e hidráulica em espécies lenhosas de savanas
neotropicais**

Rio de Janeiro

2021

Priscila Fernanda Simioni

**Diversidade anatômica e hidráulica em espécies lenhosas de savanas
neotropicais**

Tese apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor, ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Área de concentração: Ecofisiologia e Morfologia Vegetal.

Orientadora: Prof.^a Dra. Maura Da Cunha

Coorientadora: Prof.^a Dra. Ivone Vieira da Silva

Rio de Janeiro

2021

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC-A

S589 Simioni, Priscila Fernanda.
Diversidade anatômica e hidráulica em espécies lenhosas de savanas neotropicais/ Priscila Fernanda Simioni – 2021.
117 f. : il.

Orientadora: Maura Da Cunha
Coorientadora: Ivone Vieira da Silva
Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes.

1. Troncos (Botânica) - Anatomia - Teses 2. Savanas - Teses. 3. Cerrados – Mato Grosso – Teses. I. Da Cunha, Maura. II. Silva, Ivone Vieira da. III. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. IV. Título.

CDU 582.736

Patricia Bello Meijinhos CRB-7/ 5217- Bibliotecária responsável pela elaboração da ficha catalográfica

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial desta tese, desde que citada a fonte.



Assinatura

19/04/2021

Data

Priscila Fernanda Simioni

Diversidade anatômica e hidráulica em espécies lenhosas de savanas neotropicais

Tese apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor, ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Área de concentração: Ecofisiologia e Morfologia Vegetal.

Aprovada em 29 de janeiro de 2021.

Orientadora:

Prof.^a Dra. Maura Da Cunha

Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro

Coorientadora:

Prof.^a Dra. Ivone Vieira da Silva

Universidade do Estado do Mato Grosso

Banca Examinadora:

Prof.^a Dra. Cátia Henriques Callado

Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes – UERJ

Prof. Dr. Peter Stoltenborg Groenendyk

Universidade Estadual de Campinas

Prof.^a Dra. Dulce Gilson Mantuano

Universidade Federal do Rio de Janeiro

Prof. Dr. Warlen Silva da Costa

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro

Rio de Janeiro

2021

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho à Deus e a minha família, por serem meu porto seguro.

AGRADECIMENTOS

Hoje finalizo mais uma etapa da minha vida. Chegar até aqui não foi uma tarefa fácil, e sozinha nada disso teria acontecido. Por isso, agradeço muitas pessoas de coração, em especial:

À Deus, que sempre me fortaleceu, que segura a minha mão e me conduz nessa longa caminhada da vida. Obrigada, Deus.

À minha família, porque nunca mediram esforços para me ajudar. Ao meu esposo Arthur Loiola que sempre me apoiou e me entendeu. Obrigada por serem meu porto seguro.

À minha orientadora, a Profa. Dra. Maura Da Cunha, porque me ensinou que a empatia é uma característica fundamental no ser humano, porque me acalmou nos momentos de ansiedade, escutou os meus problemas e me aconselhou de forma sábia. Obrigada pelos ensinamentos, ajuda e sermões! Cada tijolinho dessa jornada construída ao seu lado me fez crescer como pessoa e profissional.

À minha coorientadora, a Profa. Dra. Ivone Vieira da Silva, que me ensinou os fundamentos da anatomia vegetal, me escutou em momentos difíceis e esteve sempre presente. Obrigada por sua ajuda, orientação e amizade.

À Lara Setime, aluna de iniciação científica da UENF, que tive o prazer de coorientar. Agradeço por toda ajuda. Lara foi uma peça muito importante para a conclusão deste trabalho. Sou grata por ela ter disponibilizado seu tempo precioso até para estar comigo na sala 15, escutando uma música, filosofando sobre a vida e trabalhando no “mundo da madeira”. Sou muito grata por ter tido a companhia desta flôr.

À Thaise Emílio, do Instituto de Biologia da UNICAMP, à qual agradeço pelos ensinamentos e as contribuições no segundo capítulo desta tese. Sou grata pela sua paciência e por sua disposição em sempre me ajudar. Thaise é uma pessoa iluminada.

Ao meu amigo André Giles, do Instituto de Biologia da UNICAMP, que esteve comigo nesses últimos dois anos de doutorado, discutindo os dados da tese e as dificuldades da vida. Sou grata por ele ter compartilhado comigo os seus conhecimentos sobre as plantas e sobre a vida! Sou grata por sua ajuda e amizade.

À minha querida amiga Lais Bezerra, da UERJ. Tenho lembranças gratas dos nossos “perrengues” no Rio de Janeiro, no início desesperador do desenvolvimento da

tese. Lais sempre manteve a serenidade. Sou grata por sua ajuda, por toda companhia, por todas as conversas, por Lais ter se mantido sempre fiel à si.

Ao Gustavo de Freitas, da UENF, um profissional muito eficiente que contribuiu com seus conhecimentos estatísticos e me auxiliou nas análises dos dados. Sou grata pela sua paciência.

Ao João Victor Castelar e Glaziele Campbell, ótimos companheiros de trabalho, sou grata por terem me ensinado sobre o “mundo da madeira”, e compartilhado comigo este conhecimento.

Ao Marcos José, sou grata por ter me auxiliado nas diversas coletas de campo. Agradeço pela parceria e pela troca de experiência nesses anos de doutorado.

Aos meus amigos do laboratório (LBCT) Vanessa, Camilla, Renata, Fernanda, Saulo, Gabriel Amaral, Gabriel Oliveira, Dhiego, Neilor, Leticia, Marcela, Guilherme, Nicole, Lucas, Kathlyn, Warlen, Rodrigo e Tio Gil que compartilharam comigo seus conhecimentos tanto na pesquisa como na vida. Sou grata pela ajuda, pelos almoços no bandeirão, pelas conversas no laboratório e pela companhia. Conhecê-los foi essencial.

À professora Cátia Callado e toda a equipe do Laboratório de anatomia vegetal da UERJ, por terem sempre aberto as portas do laboratório quando precisei. Obrigada.

Ao professor Edie Lenza e sua equipe do laboratório de Ecologia da UNEMAT de Nova Xavantina, obrigada por disponibilizar o levantamento florístico para que eu pudesse realizar coletas no Cerrado.

À UERJ, na forma da instituição de ensino e pesquisa, por ter me proporcionado viver este amadurecimento profissional. Serei eternamente grata por ter tido esta oportunidade. Nesta casa vivi momentos incríveis nessa etapa da minha vida. Meu profundo reconhecimento.

À secretaria da Pós-Graduação em Biologia Vegetal da UERJ, por toda atenção e carinho durante esses quatro anos.

À Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), por toda estrutura concedida para realização desta pesquisa, e aos técnicos do LBCT que sempre estiveram dispostos a me auxiliar quando foi necessário. Muito obrigada!

À FAPERJ, por ter ofertado a bolsa de doutorado, isso colabora com os avanços das pesquisas em nosso país.

O período de maior ganho em conhecimento e experiência é o período mais difícil da vida de alguém.

Dalai Lama

RESUMO

SIMIONI, Priscila Fernanda. Diversidade anatômica e hidráulica em espécies lenhosas de savanas neotropicais. 2021. f. 117. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2021.

As savanas neotropicais apresentam alta diversidade de espécies distribuídas em um mosaico de fitofisionomias que abrangem vegetação de campo, savanas e florestas. O aumento da frequência de eventos de seca nas últimas décadas tem provocado instabilidade na dinâmica e distribuição das espécies. Os fatores ligados ao clima, conteúdo de água, nutrientes no solo, topografia e distúrbios como fogo agem sinergicamente determinando os limites de ocorrência dessas fisionomias. Essas condições possivelmente atuam como filtros ambientais para as espécies definindo os limites de ocorrência e funcionamento das comunidades sob diferentes níveis de recursos. Quando comparado a ambientes florestais, fisionomias savânicas naturalmente ocorrem em ambientes de menor precipitação e, conseqüentemente, menor disponibilidade de água no solo e alta pressão de vapor na atmosfera, impulsionando o funcionamento de forma a suportar altos níveis de seca atmosférica e edáfica. Portanto, fatores determinantes da permanência das espécies em savanas podem estar ligados ao funcionamento hidráulico das espécies. Essa capacidade pode estar ligada a estratégias ecológicas coordenadas entre todos os órgãos da planta, que em ambiente savânicos podem ser altamente diversas, divergindo ou convergindo entre as espécies que compõe as comunidades. Este trabalho teve como objetivo avaliar o funcionamento hidráulico de vinte e oito espécies que cobrem 60% do domínio de três savanas neotropicais (savana amazônica, cerrado típico e cerrado rupestre), com diferentes níveis de precipitação e topográfica, utilizando abordagem integrada dos atributos morfológicos, anatômicos e hidráulicos. Para isso foram investigadas as correlações entre os atributos estruturais da folha e do lenho com a resistência hidráulica. Consideraremos a resistência à embolia (P_{50}) e margem de segurança hidráulica preditores de resistência à embolia no xilema e isótopo de carbono como proxy para eficiência no uso de água. Este estudo fornece novos insights sobre as diferentes estratégias que as plantas podem desenvolver de forma integrada e representa o primeiro trabalho que compara a arquitetura hidráulica de espécies de uma savana amazônica com savanas do planalto central. Os resultados mostram que espécies que habitam ambientes restritos podem apresentar diferentes formas de tolerância à seca, com diferentes estratégias ecológicas. Estas diferentes estratégias das espécies sugerem conseqüências semelhantes para manter um balanço hídrico favorável. Com as previsões futuras sobre os eventos de seca, estudos que aumentem a compreensão sobre funcionamento hidráulico de espécies savânicas podem ser bons preditores dos impactos de eventos extremos na comunidade e conseqüentemente no funcionamento do ecossistema.

Palavras-chaves: Savanas neotropicais. Variações climáticas. Anatomia da folha e do lenho. Eficiência do uso da água. Resistência ao embolismo. Espessura da pontoação intervascular.

ABSTRACT

SIMIONI, Priscila Fernanda. Anatomical and hydraulic diversity in woody species from neotropical savannas. 2021. f. 117. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2021.

Neotropical savannas have a high diversity of species distributed in a mosaic of phytophysionomies that include field vegetation, savannas, forests, and a climate with significant seasonality in precipitation. The increase in the frequency of drought events in recent decades has caused instability in species dynamics and distribution. The factors related to the climate, water content, nutrients in the soil, topography, and disturbances like fire act synergistically, determining the limits of these physiognomies. These conditions possibly act as environmental filters for the species, defining the community limits and functioning under different resource levels. Compared to forest ecosystems, savanna physiognomies naturally occur in environments with less precipitation and, consequently, less water availability in the soil and high vapor pressure in the atmosphere, boosting the functioning to withstand high levels of atmospheric and edaphic drought. Therefore, determinants of the species permanence in savannas may be linked to the species' hydraulic functioning. This capacity can be linked to coordinated ecological strategies among all the plant organs, which in savanna environments can be highly diverse, diverging, or converging between the species that make up the communities. This work aimed to evaluate twenty-eight species hydraulic functioning covering 60% of the domain of three neotropical savannas (Amazonian savanna, typical cerrado, and cerrado rupestre), with different levels of precipitation and topography, using an integrated approach of morphological attributes, anatomical and hydraulic. The correlations between the structural attributes of the leaf and the wood with the hydraulic resistance were investigated. Embolism resistance (P50) and hydraulic safety margin of embolism resistance in xylem and carbon isotope were considered predictors of a proxy for water use efficiency. This study provides new insights into the different strategies that plants can develop in an integrated manner and represents the first work that compares the hydraulic architecture of species in an Amazonian savannah with savannas in the central plateau. The results show that species that live in restricted environments can present different forms of drought tolerance, with different ecological strategies. These different species strategies suggest similar consequences for maintaining a favorable water balance. With future predictions about drought events, studies that increase the understanding of savanna species' hydraulic functioning can be good predictors of the impacts of extreme events on the community and, consequently, on the ecosystem functioning.

Keywords: Neotropical savannas. Climatic variations. Wood and leaf anatomy. Water use efficiency. Resistance to embolism. Pit membrane thickness.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 -	Relações entre densidade da madeira e características anatômicas.....	34
Figura 2 -	Relações entre condutividade hidráulica teórica e vulnerabilidade com as características anatômicas.....	35
Figura 3 -	Diferença nas características funcionais e anatômicas.....	36
Figura 4 -	Análise dos componentes principais (PCA) das sete espécies predominantes na comunidade da savana amazônica.....	37
Figura 5 -	Anatomia da madeira em seção transversal, tangencial longitudinal e maceração das espécies predominantes da savana amazônica rochosa (continua).....	38
Figura 6 -	Anatomia da madeira em seção transversal, tangencial longitudinal e maceração das espécies predominantes da savana amazônica rochosa.....	39
Figura 7 -	Área de estudo, no norte do Brasil, (A) Mapa da área de estudo, no norte do Brasil, mostrando a localização específica; (B) a paisagem da savana amazônica com vegetação ocorrendo sob afloramento rochoso em ambiente sazonalmente seco (C) Gráfico do clima com precipitação média em 2019.....	46
Figura 8 -	Anatomia da folha e do lenho das espécies dominantes na savana amazônica.....	57
Figura 9 -	Matriz de correlação de Spearman entre características anatômicas e hidráulicas da folha e do lenho.....	58
Figura 10-	Relações entre características anatômicas e hidráulicas das sete espécies dominantes na savana amazônica.....	59
Figura 11-	Análise de componentes principais (PCA) das espécies dominantes da savana amazônica.....	60
Figura 12-	Variação intraespecífica e interespecífica dos atributos morfológicos, anatômicos e hidráulicos.....	61
Figura 13-	Curvas de vulnerabilidade do xilema.....	62
Figura 14-	Localização das savanas neotropicais.....	72
Figura 15-	Variações entre as áreas pela média dos atributos morfoanatômicos e hidráulicos da folha e do lenho nas savanas neotropicais.....	83
Figura 16-	Variação intraespecífica e interespecífica dos atributos morfoanatômicos	

	e hidráulicos da folha e do lenho das 28 espécies dominantes pertencentes a três savanas neotropicais.....	84
Figura 17-	Matriz do coeficiente de correlação de Spearman entre atributos morfoanatômicos e hidráulicos da folha e do lenho.....	85
Figura 18-	Relações entre as variáveis morfológicas foliares das 28 espécies dominantes pertencentes a três savanas neotropicais.....	86
Figura 19-	Relações entre as variáveis morfoanatômicas e hidráulicas da folha e do lenho das 28 espécies dominantes pertencentes a três savanas neotropicais.....	87
Figura 20-	Relações entre as variáveis anatômicas do lenho das 28 espécies dominantes pertencentes a três savanas neotropicais.....	88
Figura 21-	Análise de componentes principais (PCA) das espécies dominantes das savanas neotropicais.....	89
Figura 22-	Anatomia do lenho em cortes transversais das vinte e oito espécies dominantes nas savanas neotropicais. As imagens evidenciam as variações do tecido xilemático, demonstrando não haver um padrão das estruturas.....	90

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Lista das espécies predominantes na savana amazônica rochosa, no município de Nova Canaã do Norte, Mato Grosso, Brasil.....	27
Tabela 2 – Matriz do coeficiente de correlação de Spearman entre as características anatômicas da madeira.....	33
Tabela 3 – Lista das sete espécies mais abundantes na savana amazônica sob afloramento rochoso no município de Nova Canaã do Norte, Mato Grosso, Brasil.....	47
Tabela 4 – Média dos atributos medidos para cada espécie dominante da savana amazônica (média \pm desvio padrão).....	56
Tabela 5 – Regressões lineares corrigidas pelo coeficiente de Bonferroni.....	62
Tabela 6 – Lista das espécies dominantes nas savanas neotropicais a partir dos inventários florísticos realizados nas áreas.....	73
Tabela 7 – Variáveis ambientais das três savanas neotropicais (savana amazônica, cerrado típico e cerrado rupestre) para o período de uma década (2007-2017). SAR – savana amazônica rochosa; CT – cerrado típico; CR – cerrado rupestre.....	82

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

CT	cerrado típico
CR	cerrado rupestre
SAR	savana amazônica rochosa
$\delta^{13}\text{C}$	razão isotópica de ^{13}C
μm	micrômetro
ha	hectare
IAWA	<i>International Association of Wood Anatomists</i>
INPE	INPE – Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais
PCA	<i>Principal Component Analysis</i>

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO GERAL	16
1	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	18
1.1	Savanas neotropicais	18
1.2	Influência dos filtros ambientais na estrutura da comunidade vegetal	19
1.3	Funcionalidade das características anatômicas e hidráulicas	21
2	OBJETIVOS	23
2.1	Geral	23
2.2	Específicos	23
3	ATRIBUTOS ANATÔMICOS DA MADEIRA SUGEREM AJUSTES NA ARQUITETURA HIDRÁULICA DE ESPÉCIES DOMINANTES NA SAVANA AMAZÔNICA?	24
3.1	Materiais e métodos	26
3.2	Resultados	31
3.3	Discussão	39
3.4	Conclusão	42
4	ALTA DIVERSIDADE DE ESTRATÉGIAS ANATÔMICAS E HIDRÁULICAS DE ESPÉCIES LENHOSAS DOMINANTES DA SAVANA AMAZÔNICA	43
4.1	Material e métodos	45
4.2	Resultados	53
4.3	Discussão	63
4.4	Conclusão	67
5	VARIÁVEIS AMBIENTAIS EXPLICAM A ARQUITETURA HIDRÁULICA DAS ESPÉCIES LENHOSAS EM SAVANAS NEOTROPICAIS?	68
5.1	Materiais e métodos	70
5.2	Resultados	79
5.3	Discussão	91
5.4	Conclusão	95
	CONCLUSÕES FINAIS	96
	REFERÊNCIAS	98

INTRODUÇÃO GERAL

As savanas neotropicais apresentam clima com sazonalidade expressiva na precipitação (RIBEIRO; BRIDGEWATER, 1997; MARIMON et al., 2014; RATTER). Aliado a isto, o aumento da frequência de eventos de seca nas últimas décadas têm provocado instabilidade na dinâmica e distribuição das espécies ao longo do tempo (GLOOR et al., 2013). As savanas neotropicais apresentam alta diversidade de espécies e fitofisionomias que se distribuem formando um ecossistema em mosaico em um espaço geográfico relativamente estreito (MARIMON et al., 2006). Estas características estão relacionadas com diversos fatores determinantes da paisagem, tais como a textura granulométrica do solo, que limita a expansão das espécies de um ambiente para outro (JUNIOR; HARIDASAN, 2005); o fogo, que modela a distribuição e regeneração das vegetações (HOFFMANN et al., 2011), a precipitação (REIS et al., 2018), e a topografia (VILLALOBOS-VEGA et al., 2014). Essas condições possivelmente atuaram como uma importante pressão seletiva sobre várias linhagens de plantas que colonizaram com sucesso ambientes de savana, moldando atributos anatômicos e fisiológicos, principalmente no investimento em madeira e folhas (ROSSATTO; FRANCO, 2017; LORAM-LOURENÇO et al., 2020). Deste modo, o estudo das características morfológicas, anatômicas e fisiológicas pode definir um conjunto de parâmetros úteis para entender as estratégias das plantas em relação ao uso da água e a resistência à seca. Estudos com esta abordagem oferecem a oportunidade de entender o funcionamento das espécies lenhosas em savanas e, conseqüentemente, contribuir para predições futuras em savanas neotropicais, mediante as mudanças climáticas.

As mudanças ambientais se aceleraram com o passar dos anos e promovem maior pressão sobre a vegetação (ANDEREGG, 2015), principalmente quanto à capacidade das plantas em lidar com diminuição da precipitação, com o aumento da temperatura e a escassez de água no solo. As características de transporte da água e a capacidade fotossintética das plantas podem ser sinérgicas em alguns grupos (BRODRIBB, 2009), aumentando sua capacidade de aclimação (CAVENDER-BARES; G. FONTES; PINTO-LEDEZMA, 2020). Diversos estudos sobre a resistência à seca das plantas de savanas neotropicais vêm sendo desenvolvidos com base na avaliação das características anatômicas e hidráulicas das espécies. Estes trabalhos

juntos mostram a variação da resistência à embolia em espécies dominantes na área de transição Cerrado-Amazônia (JANCOSKI, 2020). Plantas do mesmo gênero, ocorrendo em savana e floresta, demonstraram ajustes hidráulicos distintos, muito embora, o fator do conservadorismo filogenético seja importante em muitas características hidráulicas (HAO et al., 2008). Mais além, a capacidade de captação de água entra as espécies lenhosas da savana é afetada pelo nível do lençol freático (ROSSATTO et al., 2012). Ainda, as relações positivas entre a capacidade de armazenamento de água no tronco e o potencial mínimo de água da folha entre as espécies savânicas, mostrando que as flutuações diárias nos déficits hídricos das espécies lenhosas do Cerrado são substancialmente restringidas pela presença de tecidos de armazenamento de água do tronco (BUCCI et al., 2008; SCHOLZ et al., 2007; ROSSATTO et al., 2013).

Porém, os mecanismos hidráulicos, juntamente com os anatômicos e a resistência à seca, não foram totalmente explorados, ou mesmo testados de forma integrada em savanas neotropicais. Em especial para a comparação de fitofisionomias do Cerrado do planalto central com savanas amazônicas no interior da Amazônia.

Neste contexto, o objetivo deste estudo foi avaliar o funcionamento hidráulico das espécies de savanas neotropicais em três fisionomias (savana amazônica, cerrado típico e cerrado rupestre), com diferentes níveis de precipitação e topográfica, utilizando abordagem integrada dos atributos morfológicos, anatômicos e hidráulicos. Para isso dividimos essa tese em três capítulos:

Capítulo 1: Os atributos anatômicos da madeira sugerem ajustes na arquitetura hidráulica de espécies dominantes na savana amazônica? (publicado)

Capítulo 2: A alta diversidade de estratégias anatômicas e hidráulicas em espécies lenhosas dominantes da savana amazônica. (submetido)

Capítulo 3: Variáveis ambientais explicam a arquitetura hidráulica das espécies lenhosas em savanas neotropicais? (manuscrito redigido)

1 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

1.1 Savanas neotropicais

As savanas ocorrem em mais de 30 países (GOEDERT et al., 2008) de quatro continentes (YOUNG; SOLBRIG, 1993) e cobrem vasta área da superfície terrestre na América do Sul, África e Ásia (DA SILVA; BATES, 2002). As savanas podem ocorrer em relevos planos e montanhosos sobre diferentes tipos de solos (COLLINSON, 1988). Na América do Sul, a maior área de savana neotropical é constituída pelo Cerrado (IBGE, 2004; DA SILVA; BATES, 2002). Este ocupava, originalmente, 21% do território brasileiro (KLINK; MACHADO, 2005). Atualmente, sua área de ocorrência está em franco declínio, revelando a urgência em se conhecer melhor esta vegetação. Das savanas brasileiras reconhecidas por Cole (1986), o Cerrado é considerado a maior em extensão no Brasil e a mais rica no mundo em termos florísticos. O domínio geográfico sobre o qual o Cerrado ocorre é caracterizado pelo mosaico vegetacional de formações campestres, savânicas e florestais, sendo a formação savânica a predominante na paisagem. Com base nesse aspecto da paisagem, Ribeiro & Walter (2008) reconheceram 11 fitofisionomias ou tipos principais de vegetação que fazem parte do Cerrado, sendo quatro florestais (Mata Ciliar, Mata de Galeria, Mata Seca e Cerradão), quatro savânicas (Cerrado *sensu restrito*, Parque de Cerrado, Palmeiral e Vereda) e três campestres (Campo Sujo, Campo Limpo e Campo Rupestre).

A fitofisionomia Cerrado *sensu restrito* é a que ocupa a maior extensão dentro do domínio, cerca de 70% (FELFILI; FELFILI, 2001). Esta fitofisionomia é caracterizada pela presença de estrato arbóreo distribuído de forma aleatória sobre o terreno, sem a formação de dossel, com presença de estrato arbustivo-herbáceo definido. Apesar da relativa homogeneidade fisionômica do Cerrado *sensu restrito*, a densidade de indivíduos arbustivo-arbóreos dessa fitofisionomia varia na paisagem em resposta às condições ambientais às quais está sujeita (RIBEIRO; WALTER, 2008). Por conta disso, o Cerrado sentido restrito foi dividido em quatro subtipos fisionômicos: Cerrado Denso, Cerrado Típico, Cerrado Ralo e Cerrado Rupestre (RIBEIRO; WALTER, 2008).

O cerrado rupestre (CR) e o cerrado típico (CT), que aqui serão estudados, diferem entre si principalmente quanto ao substrato sobre o qual estão estabelecidos. O

CR ocorre sobre relevo íngreme e solos rasos com afloramentos rochosos frequentes (RIBEIRO; WALTER, 2008) classificados como Neossolos Litólicos (BENITES et al., 2007). Por outro lado, o CT ocorre em relevo plano ou suavemente ondulado e sobre solos profundos classificados principalmente como Latossolos (RIBEIRO; WALTER, 2008). Além dessas fitofisionomias localizadas no domínio fitogeográfico Cerrado, existem os enclaves de savana, conhecidos como savanas amazônicas localizados na bacia Amazônica. As savanas amazônicas são manchas isoladas de habitats abertos com flora distinta da floresta amazônica, encontradas dentro de uma matriz extensa de floresta tropical (VIANA et al., 2016; DEVECCHI et al., 2020). Estes enclaves são caracterizados pela composição, estrutura e ecologia distintas das espécies em comparação com as formações savânicas do Cerrado do Planalto Central brasileiro e outras regiões da América do Sul, devido às suas afinidades com os sistemas de florestas tropicais adjacentes (ZAPPI et al., 2011; DE CARVALHO; MUSTIN, 2017; DEVECCHI et al., 2020). As diferentes fitofisionomias que compõem as savanas neotropicais abrigam espécies bem adaptadas a solos profundos ou rasos (SCHOLZ et al., 2010), com baixa fertilidade e alta acidez (MOREIRA, 2000; CHAPUIS-LARDY; BROSSARD; QUIQUAMPOIX, 2001), e a um clima sazonal (PINHEIRO, 2010) que impõem restrição hídrica para as plantas em determinados meses do ano (PINHEIRO, 2010), esses fatores determinam a estrutura e o funcionamento das comunidades savânicas.

1.2 Influência dos filtros ambientais na estrutura da comunidade vegetal

O estabelecimento das espécies e a estruturação de comunidades vegetais, dentro de uma escala espaço-temporal, é um resultado complexo de um histórico de processos biogeográficos, ecológicos e evolutivos refletidos sobre a aptidão das espécies (CAVENDER-BARES et al., 2009; SILVA et al., 2017). As condições de um hábitat funcionam como imposições ecológicas submetendo as espécies a filtros bióticos (e.g.: competição, herbivoria) e abióticos (e.g.: disponibilidade de recursos). Estes filtros podem agir sob as espécies de forma simultânea e gerar diferentes respostas nas características funcionais de espécies coexistentes e, conseqüentemente, mudanças em

sua abundância e distribuição espacial (CORNWELL; SCHWILK; ACKERLY, 2006; SILVA et al., 2017; VIOLLE et al., 2007). Por exemplo, a disponibilidade de água no solo é um determinante da distribuição de árvores em ambientes tropicais (ENGELBRECHT et al., 2007). Em savanas neotropicais, a ocorrência e o estabelecimento das espécies vegetais são determinados por diversos aspectos do ambiente (RIBEIRO; WALTER, 2008; PINHEIRO, 2010). Entre esses fatores ambientais atuando em escala local, está a acidez (RATTER et al., 1977), a textura e fertilidade (FURLEY; RATTER, 1988) e a disponibilidade de água dos solos (SCHOLZ et al., 2010), bem como a profundidade do substrato (RONQUIM, 2010), a frequência e severidade de queimadas (MOREIRA, 2000; BOWMAN; PERRY; MARSTON, 2015).

Neste sentido, os padrões de distribuição de plantas ao longo de gradientes ambientais e suas estratégias ecológicas podem ser elucidados ao considerarmos o papel dos filtros ambientais e das características funcionais, sendo estas características morfológicas, fisiológicas e fenológicas que afetam o *fitness* das plantas (REICH; WALTERS; ELLSWORTH, 1992; ROZENDAAL; HURTADO; POORTER, 2006; VIOLLE et al., 2007; ROSSATTO; KOLB, 2013;). A estruturação de comunidades ecológicas em função da atuação de filtros está relacionada ao entendimento sobre as respostas funcionais das espécies (ROSADO; DIAS; DE MATTOS, 2013). A permanência de indivíduos em um ambiente pobre em recursos depende de características funcionais que os permitam passarem pela filtragem ambiental. Deste modo, apresentando uma maior capacidade de alocação e investimento de recursos em resposta ao déficit hídrico, nutricional e alta luminosidade, a fim de resistir a tais fatores limitantes (DIAZ; CABIDO, 1997). Assim, o sucesso no estabelecimento das espécies depende de uma combinação de características morfofuncionais que maximizem a taxa de crescimento por meio da eficiência de uso de água, nutrientes e/ou a proteção contra a herbivoria e o fogo, sendo fundamental compreender tais características para abordar as estratégias ecológicas que determinam como as plantas respondem a fatores climáticos e ambientais (KATTGE et al., 2011). As plantas estão submetidas naturalmente a diferentes situações de estresse ao longo da vida e sua resposta envolve mecanismos fisiológicos integrados que podem ou não se manifestar morfológicamente (CHAPIN, 1991).

1.3 Funcionalidade das características anatômicas e hidráulicas

Ao longo da escala evolutiva dos vegetais, eles desenvolveram estratégias anatômicas e hidráulicas que permitiram uma grande diversidade morfológica e funcional do xilema. Esta diversidade tem relação direta com o hábitat da planta, as condições atmosféricas e a disponibilidade hídrica no solo (DICKISON, 2000; RIBEIRO; BARROS, 2006). O crescimento, suporte mecânico, transporte de seiva, armazenamento de água, além de outros atributos funcionais da madeira, induzem a uma série de implicações ecológicas que permitem entendê-las como um espectro econômico funcional, assim como acontece com as características foliares (WESTOBY et al., 2004; CHAVE et al., 2009). Estes atributos estão intimamente relacionados uns aos outros, conferindo um *trade-off* funcional entre resistência mecânica e condutividade hidráulica (GLEASON et al., 2016). Os atributos funcionais da madeira (entendido aqui neste estudo como o xilema secundário) apresentam impacto nos processos evolutivos, biogeográficos e biogeoquímicos, já que a madeira é estoque de Carbono e sua decomposição libera este elemento, tornando as florestas fontes de emissão na atmosfera (CHAVE et al., 2009).

Para lidar com o déficit hídrico e as restrições na evapotranspiração, as plantas apresentam alterações na assimilação de Carbono, e ajustes nas estruturas anatômicas e hidráulicas da folha e do lenho para otimizar o passagem de água (BHARGAVA; SAWANT, 2013; BRUM et al., 2017; PIREDA et al., 2019; SIMIONI et al., 2017, 2020). As plantas aumentam a succulência da folha, reduzem a condutância estomática e a superfície de transpiração, como forma de evitar a perda de água excessiva em períodos desfavoráveis, tornando-se mais enriquecidas em ^{13}C devido à menor discriminação deste elemento (GOTSCH et al., 2010; HAJEK et al., 2016; PIREDA et al., 2019). A eficiência no uso da água (WUE) pode ser abordada através da composição isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$), que fornece uma medida integrada da assimilação de Carbono em função da água utilizada ao longo do tempo de construção do órgão (MARTINELLI et al., 2009; VITORIA et al., 2016; LAMBERS & OLIVEIRA, 2019; TEIXEIRA et al., 2018). O aumento na transpiração reduz o potencial da água ao longo da planta, podendo levar a embolia no xilema (TYREE; ZIMMERMANN, 2002; MARTIN-STPAUL; DELZON; COCHARD, 2017).

A embolia é uma forte pressão seletiva e as plantas tentem a minimizar o risco de sofrer embolia melhorando a eficiência e aumentando a segurança na condução da água a partir de estratégias anatômicas e hidráulicas (BAAS et al., 2004; HACKE et al., 2001). Características anatômicas, como diâmetro e densidade dos vasos, afetam diretamente a eficiência e a segurança da condutividade da água (PITTERMANN; SPERRY, 2003; HACKE et al., 2006; LOEPFE et al., 2007; ZANNE et al., 2010; LENS et al., 2011; GLEASON et al., 2016; LI et al., 2016). Além disso, a espessura da parede do vaso, a membrana da pontoação intervacular e a área do lúmen do vaso apresentam importante papel na resistência à embolia do xilema, fornecendo um reforço mecânico das paredes dos vasos reduzindo o potencial de implosão por pressão negativa (HACKE et al., 2001; JACOBSEN et al., 2005).

A resistência à embolia caracterizada pelo valor de P_{50} (o potencial de água em que as plantas perdem 50% de sua condutividade hidráulica) e a margem de segurança do caule ($HSM = \text{potencial hídrico ao meio dia medido em campo} - P_{50}$) são amplamente usadas para avaliar a vulnerabilidade e a resposta das plantas à seca (CHOAT et al., 2012; FONTES et al., 2018). A variação nos valores de P_{50} em uma ampla gama de espécies e ambientes ecológicos mostra que a resistência à embolia está fortemente associada aos padrões de distribuição ecológica (BRODRIBB; HILL, 1999; CHOAT et al., 2012; BLACKMAN et al., 2014; OLIVEIRA et al., 2019; FONTES et al., 2020). Em contraste, HSM indica o quão perto as plantas operam até o ponto de disfunção do xilema (KLEIN, 2014; MEINZER et al., 2008; BUCCI et al., 2016). Atributos podem variar ou se integrar de forma diferente em resposta ao ambiente a depender da escala estudada (MESSIER et al., 2017). Deste modo, a anatomia funcional e as características hidráulicas da folha e do lenho juntas podem ser bons preditores de padrões de dominância de espécies e descrever como são filtradas as comunidades. Assim, propomos neste estudo avaliar o funcionamento hidráulico das espécies de savanas neotropicais (savana amazônica, cerrado típico e cerrado rupestre), com diferentes níveis de precipitação e topografia, utilizando abordagem integrada dos atributos morfoanatômicos e hidráulicos.

2 OBJETIVOS

2.1 Geral

Avaliar o funcionamento hidráulico de espécies da savana neotropical (savana amazônica, cerrado típico e cerrado rupestre), com diferentes graus de precipitação e perfis topográficos, através de uma abordagem integrativa em múltipla escala com o uso de atributos morfológicos, anatômicos e fisiológicos.

2.2 Específicos

- I. Investigar as bases anatômicas para as diferenças observadas no potencial de resistência à embolia das espécies;
- II. Analisar a ultraestrutura das membranas das pontuações intervasculares;
- III. Analisar os parâmetros morfológicos e anatômicos da folha, relacionados à massa foliar por área, suculência, área foliar e isótopo de carbono das espécies dominantes nas três comunidades e correlacionar com os atributos anatômicos e hidráulicos do lenho;
- IV. Relacionar as características morfológicas e anatômicas da folha e do lenho com densidade da madeira, condutividade hidráulica teórica, eficiência do uso da água e altura para investigar a integratividade entre estes parâmetros;
- V. Relacionar os atributos morfológicos, anatômicos e hidráulicos das espécies com dados climáticos de precipitação, déficit de pressão de vapor, evapotranspiração e água no solo para explicar a influência do ambiente sobre as respostas apresentadas pelas espécies;
- VI. Identificar os atributos determinantes nas espécies, tanto na estrutura anatômica do xilema quanto na capacidade hidráulica, para lidar com o déficit hídrico e a alta demanda evapotranspirativa destas comunidades.

3 ATRIBUTOS ANATÔMICOS DA MADEIRA SUGEREM AJUSTES NA ARQUITETURA HIDRÁULICA DE ESPÉCIES DOMINANTES NA SAVANA AMAZÔNICA?

O Cerrado, ou savana brasileira, é a maior savana neotropical e um hotspot global (BELLARD et al., 2014; WILLIAMS et al., 2011) devido à sua grande biodiversidade, alto grau de endemismo e ameaça iminente de impactos antrópicos (MYERS et al., 2000; MITTERMEIER et al., 2005). Este bioma possui uma variedade de formações florestais, incluindo savanas e formações rurais em um mosaico de uma variedade de fisionomias vegetais (RIBEIRO; WALTER 2008; STRASSBURG et al., 2017). Na Amazônia, o Cerrado ocorre em áreas descontínuas na forma de enclaves, localmente conhecidas como savana amazônica (MAGNUSSUM et al., 2008) que possuem particularidades florísticas, ecológicas e edáficas (RATTER et al., 2003; BARBOSA et al., 2005; MIRANDA et al., 2006; PRANCE, 2006).

A vegetação da savana amazônica é estabilizada entre fendas de rochas de origem arenosa (arenitos) e em ilhas de solo raso e são circundadas por densa e aberta floresta submontana. Por esse motivo, Pessoa (2014) denominou essa comunidade vegetal de “savana amazônica rochosa” (SAR), como forma de diferenciá-la de outras fitofisionomias de savana que ocorrem em solos profundos e têm distribuição esparsa na Amazônia. As plantas da SAR possuem atributos anatômicos que diferem das plantas do Cerrado do Planalto Central do Brasil e de outras savanas Neotropicais (FERREIRA et al., 2015; ARIANO; SILVA, 2016; SIMIONI et al., 2017) devido a sua afinidade florística e ecológica com a floresta amazônica adjacente (RATTER et al., 2003; PRANCE, 2006).

Filtros ambientais podem explicar a variação na diversidade das plantas ao longo dos gradientes ambientais (LALIBERTÉ et al., 2014). A disponibilidade de água e as propriedades físico-químicas do solo podem atuar como filtros e moldar a composição funcional das comunidades (JACKSON et al., 1999; GROOM, 2004; ENGELBRECHT et al., 2007; MOESLUND et al., 2013). Secas e inundações podem prevenir o estabelecimento e sobrevivência de espécies com limitações fisiológicas (ENGELBRECHT et al., 2007; FORTUNEL et al., 2014) e, assim, influenciar a distribuição das espécies de árvores (LOPEZ; KURSAR, 2003; GROOM, 2004;

BALVANERA et al., 2011). As respostas das espécies a tais filtros podem ser medidas por atributos funcionais, que determinam a ocorrência de indivíduos e a estrutura das comunidades, principalmente em ecossistemas pobres em recursos (VIOLLE et al., 2007). Nessa perspectiva, a escolha das características funcionais deve seguir critérios de forma a adaptá-las ao contexto ecológico no qual este estudo está inserido (ROSADO et al., 2013). A funcionalidade das características anatômicas da madeira pode revelar ajustes estruturais por parte das plantas para tolerância e resistência em ecossistemas com restrições e, assim, atuar diretamente no desempenho das espécies (RUNGWATTANA; HIETZ, 2017).

A estrutura da madeira pode ser modificada por diferenças na precipitação (PLAVCOVÁ; HACKE, 2012; EILMANN et al., 2014; SCHREIBER et al., 2015), temperatura (SCHREIBER et al., 2015), tipo de solo (HACKE et al., 2001) e elevação (FISHER et al., 2007). Em geral, plantas de locais com baixa disponibilidade hídrica possuem conjuntos de características anatômicas que conferem maior resistência no transporte de água, diminuindo assim os riscos de falha hidráulica por cavitação induzida pela seca (HACKE et al., 2006). A cavitação no xilema é um fator limitante para a sobrevivência das plantas, enquanto a condutância hidráulica influencia diretamente a produtividade das plantas (ROOD et al., 2000; MCDOWELL et al., 2008; BRODRIBB; COCHARD, 2009). Há numerosos estudos experimentais sobre a hidráulica do xilema em plantas lenhosas, e há extensa literatura sobre anatomia ecológica da madeira, o que promoveu numerosas correlações hipotéticas entre a estrutura da madeira e a função hidráulica (LENS et al., 2011).

Por exemplo, vasos estreitos mais numerosos e agrupados (BAAS; CARLQUIST 1985; BOSIO et al., 2010) são características que aumentam a possibilidade de novas formas de fluxo de água ao redor dos vasos embolizados (TYREE et al., 1994; TYREE; ZIMMERMAN, 2002). O aumento da interação entre as células parenquimatosas (parênquima axial e radial) e os vasos pode funcionar como um mecanismo acessório para aumentar a segurança do transporte de água, aumentando a capacidade de armazenar água no caule (BORCHERT; POCKMAN, 2005). Além disso, a variação nas características anatômicas do xilema secundário também pode influenciar a gravidade específica da madeira (HACKE et al., 2001).

A densidade da madeira é uma característica funcional chave que está positivamente correlacionada com a resistência à seca (PRATT et al., 2007). O aumento da densidade da madeira aumenta a resistência das fibras associadas aos vasos

(JACOBSEN et al., 2005) e a resistência do alburno à embolia (HACKE et al., 2001). Mais importante do que ter um efeito modulador na gravidade específica da madeira, a distribuição do tamanho do vaso e da frequência afeta a condutividade hidráulica do xilema (ZANNE et al., 2010). Outras características anatômicas, como a quantidade e a disposição do parênquima na madeira, têm sido cada vez mais reconhecidas por sua importância funcional em relação à adaptação à seca (ZANNE et al., 2010; GLEASON et al., 2012; ZHENG; MARTÍNEZ-CABRERA, 2013).

Coletivamente, essas características da madeira são aspectos estruturais importantes da arquitetura hidráulica das plantas (CRUIZIAT et al., 2002). Portanto, os estudos das características anatômicas da madeira são importantes para compreender como as espécies reagem aos filtros ambientais, descobrindo como essas características mudam dependendo do ambiente (KRÖBER et al., 2011; STERCK et al., 2011). Nossa hipótese é que os atributos anatômicos da madeira das espécies dominantes da savana amazônica exibirão ajustes estruturais nos sistemas mecânicos e hidráulicos que servem como adaptações ao meio ambiente. Para testar essa hipótese, correlacionamos características anatômicas da madeira associadas ao suporte mecânico e ao transporte de água. Objetivamos responder à seguinte questão: Podemos traçar um padrão na arquitetura hidráulica das espécies mais abundantes na savana amazônica a partir da anatomia funcional da madeira?

3.1 Materiais e métodos

Área de estudo

O estudo foi conduzido em uma comunidade de savana amazônica rochosa (SAR) no município de Nova Canaã do Norte, no estado de Mato Grosso, Brasil. (10°53'98,7" S, 55°46'68,7" W).

O clima é equatorial (Am) quente e úmido, segundo a classificação de Köppen, com temperaturas variando de 20 °C to 29 °C e uma média anual acima 27 °C (ALVARES et al., 2013). A precipitação total anual pode chegar a 3.100 mm, com duas

estações bem definidas: uma chuvosa de setembro a maio e uma seca de junho, julho e agosto. (ALVARES et al., 2013).

O solo da comunidade estudada é classificado como Neossolo Litólico e é distrófico, extremamente ácido, arenoso, mal drenado e com baixa concentração de nutrientes (EMBRAPA, 2006). O solo tem altos níveis de N, P, K, S, Mn, Zn, Na e Al, bem como alto potencial de acidez, capacidade de troca catiônica (CEC), saturação de alumínio e conteúdo de matéria orgânica e areia. Os altos níveis de alumínio trocável, acidez potencial, porcentagem de matéria orgânica e saturação de alumínio do solo da SAR geralmente indicam solos distróficos (PESSOA, 2014).

Seleção de espécies e coleta de dados

As espécies mais abundantes foram selecionadas com base nos dados fitossociológicos e florísticos de Pessoa (2014) e representam 60% da biomassa vegetal desta comunidade (Tabela 1). Três indivíduos de cada espécie foram selecionados para amostragem de madeira para análises anatômicas e de densidade da madeira. As amostras foram obtidas por métodos não destrutivos com auxílio de uma sonda Pressler (Increment Borer, SUUNTO, USA) a 1,30 m do solo.

Tabela 1 - Lista das espécies predominantes na savana amazônica rochosa, no município de Nova Canaã do Norte, Mato Grosso, Brasil.

Família	Espécies	Hábito	DA	Densidade da madeira (g.cm⁻³)
Calophyllaceae	<i>Kielmeyera rubriflora</i> Cambess.	shrub/tree	163	0.62
Fabaceae	<i>Parkia cachimboensis</i> H.C.Hopkins	tree	126	0.57
Melastomataceae	<i>Macairea radula</i> (Bonpl.) DC.	shrub/tree	94	0.76
Euphorbiaceae	<i>Alchornea discolor</i> Poepp.	shrub/tree	59	0.54
Marcgraviaceae	<i>Norantea guianensis</i> Aubl.	liana	59	0.44
Simaroubaceae	<i>Simarouba versicolor</i> A.St.-Hil	Tree	38	0.49
Euphorbiaceae	<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	Tree	34	0.55

Legenda: DA - densidade absoluta (número de indivíduos.ha⁻¹).

Processamento da madeira

As amostras de madeira foram inicialmente submetidas a um processo de amolecimento químico utilizando uma solução amolecedora de detergente neutro, água destilada e glicerol (1:89:10 v/v) (ALCORN; ARK, 1953). O material foi então seccionado (15 µm de espessura) nos planos transversal e longitudinal (radial e tangencial) por meio de um micrótomo deslizante (SM2010 R, LEICA, Alemanha). Os cortes foram clarificados em hipoclorito de sódio (50%) e água acidulada (0,1%); desidratado em uma série ascendente de etanol (50% a 100%) (JOHANSEN, 1940); corado com azul Astra e Safranina hidroalcóolica; e imerso em Xilol P.A. As lâminas permanentes foram confeccionadas com resina sintética Entellan® (Merck). Parte das amostras foi dissociada e macerada pelo método de Franklin modificado (KRAUS; ARDUIN, 1997). Após a dissociação do material foram montadas lâminas semipermanentes usando glicerina 50% como meio de montagem.

A análise quantitativa foi realizada com 15 lâminas por indivíduo de todas as espécies selecionadas. Todas as descrições, contagens e medições celulares de madeira seguiram os padrões do IAWA Committee (1989). Lâminas permanentes e semipermanentes foram analisadas em microscópio ótico (Axioplan, ZEISS, EUA), com captura de imagens por câmera acoplada (Power shot A640, CANON, EUA). Descrições qualitativas e análises quantitativas foram realizadas por meio de imagens confeccionadas no software Image-Pro Plus 4.0.

Os atributos da madeira foram analisados fazendo 25 medições dos seguintes: frequência, comprimento, diâmetro, área do lúmen e espessura da parede dos vasos; tamanho das pontoações intervasculares; comprimento, diâmetro, área do lúmen, espessura da parede e pontuações das fibras; e frequência, comprimento e largura dos raios. O índice de vulnerabilidade foi calculado seguindo a fórmula descrita por Carlquist (1977a; 2001b) para avaliar a influência que o ambiente exerce sobre os caracteres anatômicos da madeira.

Densidade da madeira

A densidade da madeira foi calculada medindo o volume fresco das amostras de madeira previamente separadas pelo deslocamento de uma coluna de água (WILLIAMSON; WIEMANN 2010). As amostras foram imersas em um béquer contendo água em cima de uma balança digital. O volume da amostra foi considerado o peso da água deslocada (por exemplo, $1g = 1\text{ cm}^3$). A massa seca foi obtida por secagem das amostras em estufa a $105\text{ }^\circ\text{C}$ por 72 horas. A densidade da madeira foi então calculada como:

$$DM = Ms/Vd$$

onde Dm = densidade da madeira ($g.cm^{-3}$), Ms = massa seca, e Vd = volume deslocado.

Condutividade hidráulica teórica

Condutividade hidráulica teórica (K_h) foi calculado para cada indivíduo amostrado a partir da área do lúmen do vaso usando a equação de Hagen-Poiseuille (STERCK et al., 2008):

$$K_h = (\pi p_w / 128 \eta). FV. Dh^4$$

onde K_h = Condutividade hidráulica teórica em $kg.s^{-1}.m^{-1}.MPa^{-1}$, p_w = densidade da água em $20\text{ }^\circ\text{C}$ ($998.2\text{ kg}.m^{-3}$), η = viscosidade da água em $20\text{ }^\circ\text{C}$ ($1.002 \times 10^{-3}\text{ Pa}.s$), FV = frequência dos elementos do vaso (vasos/ mm^2), e Dh = diâmetro do vaso hidráulicamente ponderado em mm.

Como as seções transversais dos vasos não são círculos perfeitos, a área do lúmen do vaso foi usada para calcular o diâmetro equivalente do vaso (d) (SCHOLZ et al., 2013):

$$d = \sqrt{4A.\pi}$$

onde A = área do lumen do vaso.

O diâmetro do vaso hidráulicamente ponderado (Dh) foi calculado como:

$$Dh = (\sum d^4 / N)^{0.25}$$

onde d = diâmetro equivalente do vaso em mm, e N = número de vasos medidos.

Índice de vulnerabilidade

O índice de vulnerabilidade foi calculado usando a equação proposta por Carlquist (1977):

$$VI = D/F_v$$

onde D = diâmetro do vaso em mm, e F_v = frequência de vaso em mm².

Análise estatística

Uma matriz de correlação foi montada para a análise das características funcionais anatômicas da madeira para identificar características altamente correlacionadas. Modelos foram construídos usando o comprimento do vaso, lúmen da fibra e área do lúmen do vaso como variáveis explicativas, e condutividade hidráulica teórica, densidade da madeira e índice de vulnerabilidade como variáveis de resposta. A análise de variância (ANOVA) foi realizada para cada uma das variáveis para avaliar as diferenças nas características funcionais entre as espécies, seguido pelo teste de Tukey *posthoc* para revelar como as espécies diferem umas das outras. A adequação da distribuição do erro foi testada para cada modelo linear generalizado (GLM). Variáveis explicativas não significativas foram eliminadas da análise para obter um modelo mínimo adequado (CRAWLEY, 2013). As análises estatísticas foram realizadas em ambiente R v. 3.2.0 (R CORE TEAM, 2014).

Para reconhecer os padrões predominantes para as espécies desta comunidade, foi realizada uma análise de componentes principais (PCA) em uma matriz com características anatômicas funcionais em colunas e unidades amostrais (indivíduo/espécie) em linhas, utilizando o software PC-ORD versão 6.0 (MCCUNE; MEFFORD, 2011).

3.2 Resultados

Na matriz de correlação (Tabela 2) evidenciamos correlações significativas ($> 0,70$) entre variáveis anatômicas da madeira, casos em que apenas a variável com maior relevância biológica para a hipótese testada foi utilizada para o modelo.

A densidade da madeira foi influenciada negativamente pelo comprimento do vaso ($F_{1,19} = 14.12$; $P = 0.001$; $R^2 = 0.61$) (Fig. 1a, b) e área do lúmen do vaso ($F_{1,18} = 4.97$; $P = 0.03$; $R^2 = 0.48$). Condutividade hidráulica teórica (K_h) foi positivamente influenciada pelo comprimento do vaso ($F_{1,19} = 72.71$; $P < 0.001$; $R^2 = 0.7$), lúmen da fibra ($F_{1,18} = 55.87$; $P < 0.001$; $R^2 = 0.34$) e área do lúmen do vaso ($F_{1,17} = 96.85$; $P < 0.001$; $R^2 = 0.92$) (Fig. 2a, b, c). Comprimento do vaso ($F_{1,19} = 8.05$; $P = 0.01$; $R^2 = 0.89$), lumen da fibra ($F_{1,17} = 11.19$; $P = 0.003$; $R^2 = 0.37$) e área do lúmen do vaso ($F_{1,17} = 39.88$; $P < 0.001$; $R^2 = 0.43$) foram positivamente relacionados ao índice de vulnerabilidade, tornando-os mais suscetíveis a embolia (Fig. 2d, e, f).

Densidade da madeira (DM) diferiu significativamente entre as espécies ($F_{1,6} = 7.95$; $P < 0.001$; $R^2 = 0.22$); *Macairea radula* (Bonpl.) DC. teve o maior valor, *Alchornea discolor* Poepp., *Kielmeyera rubriflora* Cambess., *Maprounea guianensis* Aubl., *Parkia cachimboensis* H.C. Hopkins e *Simarouba versicolor* A.St.-Hil tiveram valores medianos e *Norantea guianensis* Aubl. teve o valor mais baixo de densidade (Fig. 3a). A condutividade hidráulica teórica foi semelhante entre as espécies estudadas, exceto para *M. radula*, para o qual foi significativamente menor ($F_{1,6} = 8.05$; $P = 0.001$; $R^2 = 0.24$) (Fig. 3b). As espécies *N. guianensis* e *P. cachimboensis* tiveram os maiores índices de vulnerabilidade enquanto *A. discolor* e *S. versicolor* tinha vulnerabilidade moderada e *K. rubriflora*, *M. guianensis* e *M. radula* the lowest ($F_{1,6} = 33.12$; $P < 0.001$; $R^2 = 0.65$) (Fig. 3c). As espécies estudadas variaram amplamente no comprimento do vaso (Fig. 3d), com *N. guianensis* tendo os vasos mais longos, *A. discolor*, *K. rubriflora* e *M. guianensis* com vasos de médio porte e *M. radula*, *P. cachimboensis* e *S. versicolor* com o mais curto ($F_{1,6} = 32.79$; $P < 0.001$; $R^2 = 0.66$). Houve também grande variação na área do lúmen do vaso ($F_{1,6} = 8.3$; $P < 0.001$; $R^2 = 0.21$), com *A. discolor*, *N. guianensis*, *P. cachimboensis* e *S. versicolor* apresentando vasos maiores, *K. rubriflora* e *M. guianensis* intermediate e *M. radula* muito menor que as outras espécies (Fig. 3e). O lúmen da fibra era geralmente baixo (Fig. 3f), com apenas *N. guianensis* tendo uma grande área e *A. discolor* com área mediana ($F_{1,6} = 33.15$; $P < 0.001$; $R^2 = 0.65$) (Fig. 5 and 6).

A análise de componentes principais (PCA) das sete espécies dominantes na savana amazônica explicou 90% da variação total com os dois primeiros eixos (Fig. 4);

o primeiro eixo explicou 61% enquanto o segundo explicou 29%. As espécies da comunidade foram agrupadas nos dois eixos de acordo com suas características funcionais. Densidade da madeira e o índice de vulnerabilidade, representado pelo primeiro eixo (61%), agrupando a maioria das espécies: *Macairea radula*, *Kielmeyera rubriflora*, *Parkia cachimboensis*, *Simarouba versicolor*, e *Maprounea guianensis*. No entanto, a variação na área do lúmen do vaso entre os indivíduos de *S. versicolor* e *M. guianensis* influenciou o agrupamento pela condutividade hidráulica teórica no segundo eixo (29%). *Alchornea discolor* e *Norantea guianensis* teve forte relação com características relacionadas à condutividade hidráulica, principalmente devido à área do lúmen dos vasos, ambas as espécies apresentaram maior área de lúmen e menor frequência de vasos.

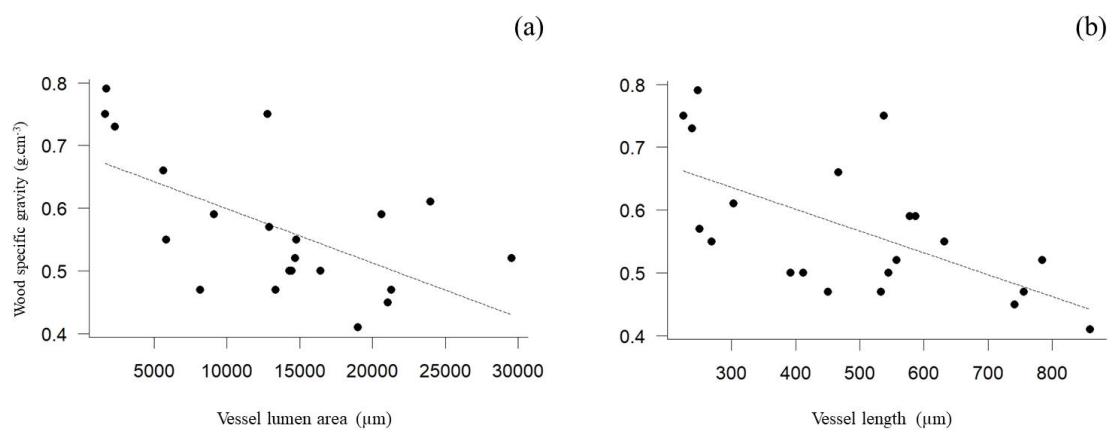
Classificação do parênquima axial para as sete espécies estudadas. *Kielmeyera rubriflora* apresentou parênquima axial paratraqueal confluyente em bandas com mais de três células. *Parkia cachimboensis* e *Simarouba versicolor* apresentou parênquima axial paratraqueal aliforme confluyente em faixas com mais de três células. *Macairea radula* exibiu parênquima axial apotraqueal difuso em agregados e parênquima axial paratraqueal confluyente em faixas com até três células. *Maprounea guianensis* apresentou parênquima apotraqueal axial difuso e parênquima paratraqueal escasso em bandas com até três células. Essas duas últimas espécies tiveram a relação mais forte com o eixo da densidade da madeira. *Alchornea discolor* e *Norantea guianensis* exibiram parênquima axial apotraqueal difuso e parênquima paratraqueal escasso; ambas as espécies foram influenciadas na PCA por apresentarem maiores áreas de lúmens dos vasos, vasos mais compridos, fibras com lúmens maiores e parede do vaso mais espessa, conseqüentemente, maiores índices de vulnerabilidade e condutividade hidráulica teórica (Fig. 5 e 6).

Tabela 2 - Matriz do coeficiente de correlação de Spearman entre as características anatómicas da madeira.

Anatomical characteristics	FV	VLA	VWT	FD	FL	FLT	FWT	RF	RL	RW	I. P.	R.V.P.
Wood specific gravity (WSG)	0.78	-0.60	-0.73	-0.46	-0.50	-0.72	-0.29	0.56	-0.52	-0.49	-0.50	-0.24
Theoretical hydraulic conductivity (K_h)	-0.76	0.81	0.54	0.26	0.27	0.84	0.17	-0.30	0.20	0.17	0.52	0.23
Vulnerability index (VI)	-0.77	0.79	0.90	0.66	0.75	0.67	0.37	-0.76	0.64	0.70	0.62	0.36
Frequency vessel (mm^2) – (FV)	1.00	-0.82	-0.78	-0.40	-0.49	-0.83	-0.15	0.56	-0.37	-0.40	-0.60	-0.28
Vessel length (μm) – (VL)	-0.47	0.44	0.48	0.70	0.63	0.76	0.69	-0.43	0.70	0.50	0.58	0.61
Vessel lumen area (μm) – (VLA)	-0.82	1.00	0.79	0.54	0.63	0.82	0.26	-0.60	0.41	0.40	0.73	0.45
Vessel wall thickness (μm) – (VWT)	-0.78	0.79	1.00	0.68	0.75	0.73	0.41	-0.74	0.69	0.64	0.56	0.31
Fibre diameter (μm) – (FD)	-0.40	0.54	0.68	1.00	0.96	0.66	0.87	-0.74	0.91	0.75	0.71	0.68
Fibre lumen (μm) – (FL)	-0.49	0.63	0.75	0.96	1.00	0.66	0.69	-0.79	0.86	0.73	0.73	0.68
Fibre length (μm) – (FLT)	-0.83	0.82	0.73	0.66	0.66	1.00	0.52	-0.53	0.59	0.53	0.74	0.48
Fibre wall thickness (μm) – (FWT)	-0.15	0.26	0.41	0.87	0.69	0.52	1.00	-0.51	0.82	0.65	0.53	0.54
Ray frequency (mm') – (RF)	0.56	-0.60	-0.74	-0.74	-0.79	-0.53	-0.51	1.00	-0.75	-0.77	-0.72	-0.53
Ray length (μm) – (RL)	-0.37	0.41	0.69	0.91	0.86	0.59	0.82	-0.75	1.00	0.86	0.56	0.53
Ray width (μm) – (RW)	-0.40	0.40	0.64	0.75	0.73	0.53	0.65	-0.77	0.86	1.00	0.50	0.32
Intervessel pits (IP)	-0.60	0.73	0.56	0.71	0.73	0.74	0.53	-0.72	0.56	0.50	1.00	0.81
Vessel-ray pits (RVP)	-0.28	0.45	0.31	0.68	0.68	0.48	0.54	-0.53	0.53	0.32	0.81	1.00

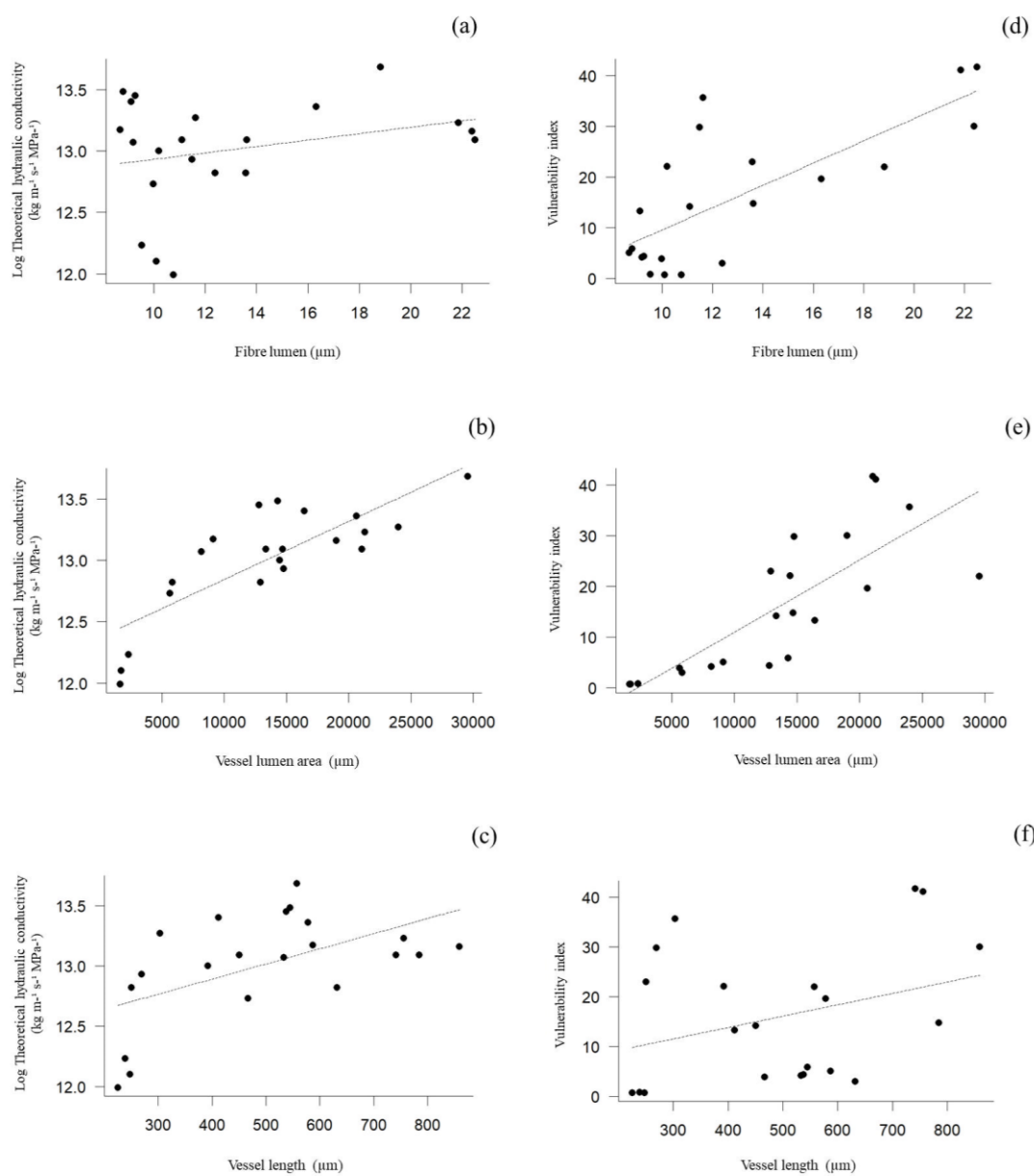
Legenda: Valores em escala de cinza são as variáveis que apresentam correlação superior a 0,70.

Figura 1 – Relações entre densidade da madeira e características anatômicas.



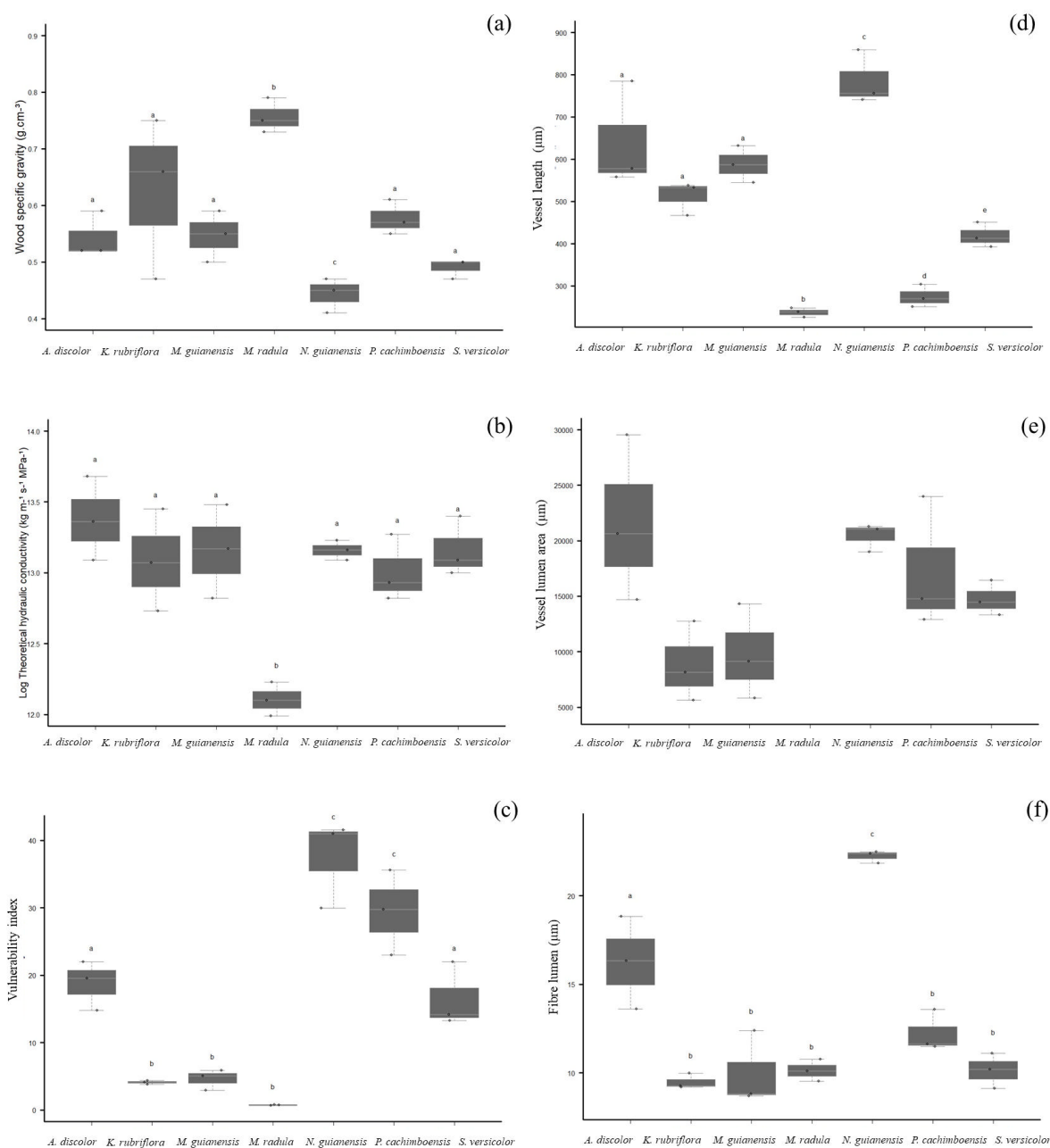
Legenda: Efeito da área do lúmen do vaso (μm) (a) e comprimento do vaso (μm) (b) na densidade da madeira (g.cm⁻³) de espécies da savana amazônica rochosa.

Figura 2 – Relações entre condutividade hidráulica teórica e vulnerabilidade com as características anatômicas.



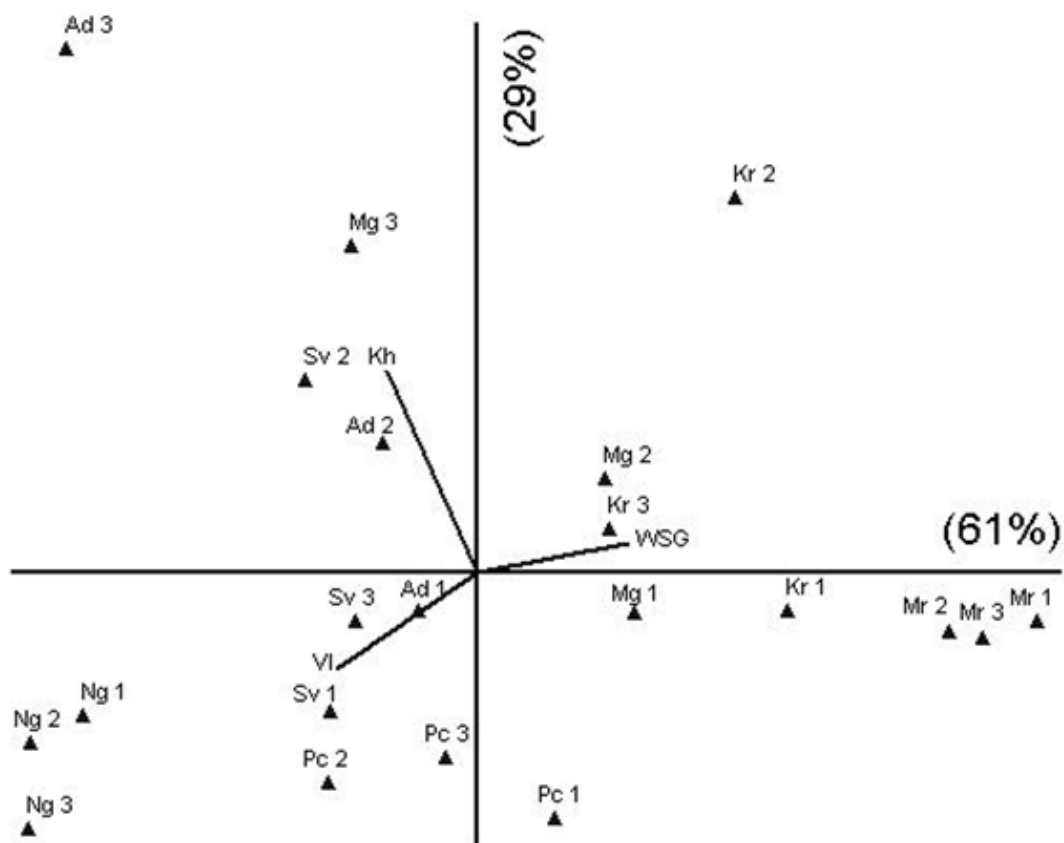
Legenda: Efeitos das características anatômicas da madeira na condutividade hidráulica teórica (a) Área do lúmen da fibra (μm), (b) Área do lúmen do vaso (μm^2), e (c) Comprimento do vaso (μm); e no Índice de vulnerabilidade (d) Área do lúmen da fibra (μm), (e) Área do lúmen do vaso (μm^2), e (f) Comprimento do vaso (μm) de espécies da savana amazônica rochosa.

Figura 3 - Diferença nas características funcionais e anatômicas.



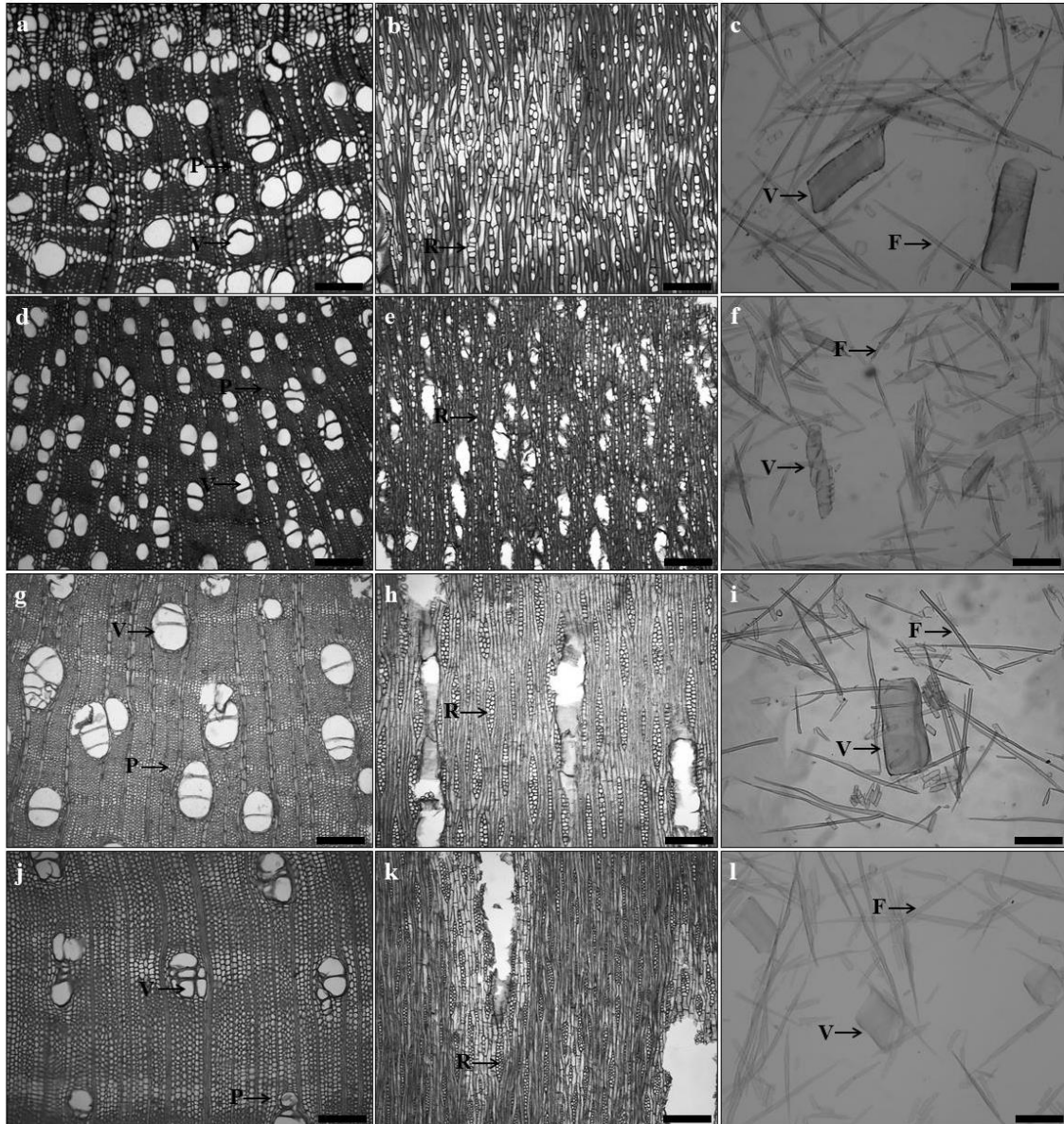
Legenda: (a) Densidade da madeira (g.cm^{-3}), (b) Log Condutividade hidráulica teórica ($\text{kg.m}^{-1}.\text{s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$), (c) Área do lúmen do vaso (μm), (d) Índice de vulnerabilidade, (e) Lúmen da fibra (μm) e (f) Comprimento do vaso (μm), de espécies da savana amazônica rochosa. As letras diferentes indicam diferença significativa entre as espécies.

Figura 4 - Análise dos componentes principais (PCA) das sete espécies predominantes na comunidade da savana amazônica.



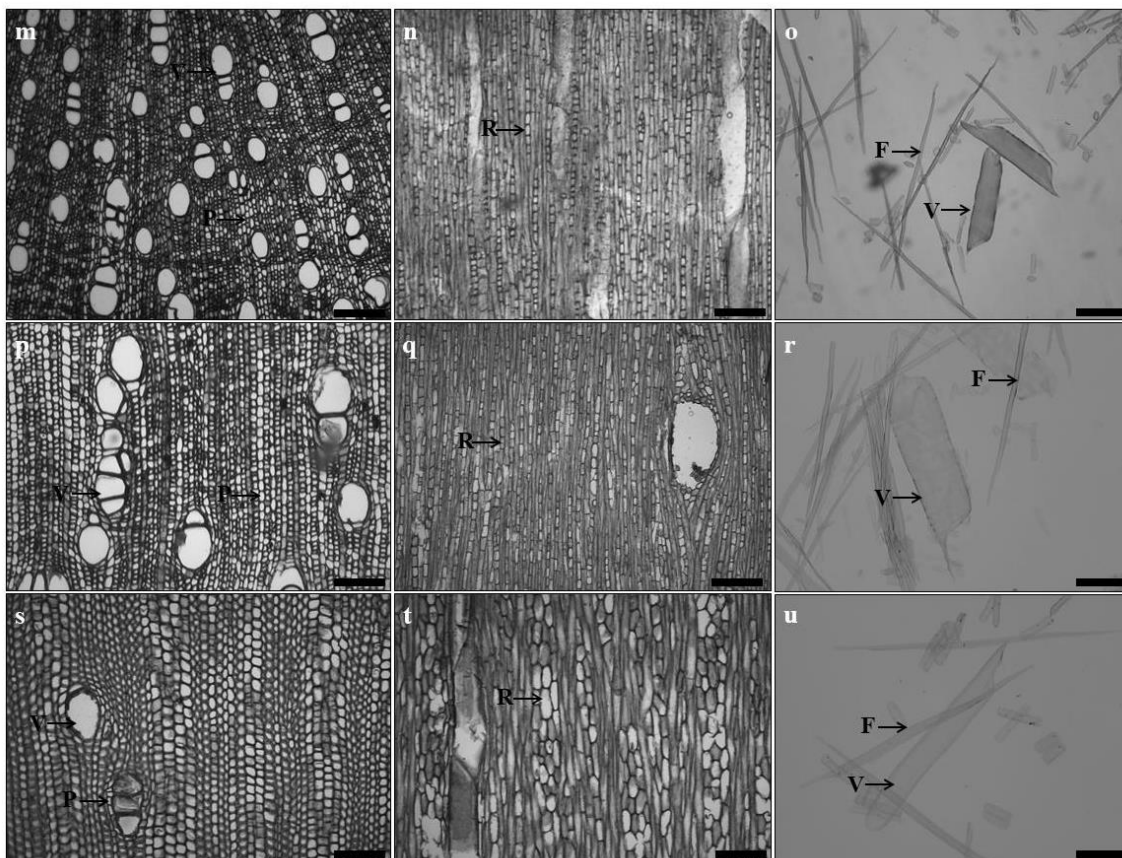
Legenda: WSG – Densidade da madeira ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$); K_h – Condutividade hidráulica teórica ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$); VI – Índice de vulnerabilidade. Mr – *Macairea radula*, Pc – *Parkia cachimboensis*, Kr – *Kielmeyera rubriflora*, Sv – *Simarouba versicolor*, Mg – *Maprounea guianensis*, Ad – *Alchornea discolor*, Ng – *Norantea guianensis*.

Figura 5 - Anatomia da madeira em seção transversal, tangencial longitudinal e maceração das espécies predominantes da savana amazônica rochosa.



Legenda: (a, b, c) *Kielmeyera rubriflora*; (d, f, e) *Macairea radula*; (g, h, i) *Simarouba versicolor*; (j, k, l) *Parkia cachimboensis*. Barras: 100 μ m. V-vaso; R-raio; P- parênquima axial; F-fibra.

Figura 6 - Anatomia da madeira em seção transversal, tangencial longitudinal e maceração das espécies predominantes da savana amazônica rochosa.



Legenda: (m, n, o) *Maprounea guianensis*; (p, q, r) *Alchornea discolor*; (s, t, u) *Norantea guianensis*. Barras: 100 μ m. V-vaso; R-raio; P- parênquima axial; F-fibra.

3.3 Discussão

O presente estudo encontrou uma relação entre as características anatômicas da madeira com densidade da madeira, condutividade hidráulica teórica e índice de vulnerabilidade para as sete espécies dominantes da savana amazônica estudada.

A densidade da madeira reflete o investimento de carbono da planta em seus tecidos condutores de água em relação ao tamanho do caule e, como tal, é uma característica chave que está correlacionada com muitos aspectos de uma planta (KING et al., 2006; CHAVE et al., 2009; ZANNE; FALSTER, 2010). Além disso, a estratégia da forma de vida, fisiologia funcional, arquitetura e propriedades mecânicas também

estão relacionadas com densidade da madeira (HACKE et al., 2001; POORTER et al., 2003; SANTIAGO et al., 2004; KING et al., 2006; VAN GELDER et al., 2006). A densidade da madeira está negativamente associada ao índice de crescimento (ENQUIST et al., 1999; RODERICK, 2000; MULLER-LANDAU, 2004; KING et al., 2006), mas positivamente associado à forma de vida (ou seja, arbórea, arbustiva, etc.) (MULLER-LANDAU, 2004). Esses fatores podem ajudar a explicar os baixos valores encontrados para a densidade da madeira dessas espécies da savana amazônica. Todas as sete espécies eram arbóreas e/ou arbustivas, com densidade da madeira variando de 0.41 g.cm^{-3} em *Norantea guianensis* e 0.79 g.cm^{-3} em *Macairea radula*. Assim, espécies com valores relativamente altos de densidade da madeira apresentaram menor condutividade hidráulica teórica. Isso se deve à correlação negativa entre a densidade da madeira e a área do lúmen dos vasos, de modo que espécies com madeira mais densa também possuem vasos com áreas de lúmens menores, o que, por sua vez, reduz a condutividade hidráulica teórica calculada. Esses resultados estão de acordo com o *trade-off* frequentemente relatado entre a densidade da madeira e a eficiência hidráulica (BACCI et al., 2003; MEINZER et al., 2008; MARKESTEIJN et al., 2011; MACCULLOH et al., 2011). Nesse sentido, a relação entre a densidade da madeira e as propriedades hidráulicas pode ser mais perceptível quando existe alta demanda evaporativa atmosférica e alta intensidade do estresse hídrico no ambiente, esses são fatores comumente associados ao ambiente de savana (ZANNE et al., 2010; MARTÍNEZ-CABRERA et al., 2011; ZIEMINSKA et al., 2013).

A condutividade hidráulica teórica mostra que a capacidade do vaso em conduzir água aumenta até a quarta potência de seu diâmetro. Portanto, as embarcações estreitas têm menor capacidade de transporte e tendem a ter valores menores para o índice de vulnerabilidade (TYREE; ZIMMERMANN, 2002; SCHULDT et al., 2016; RUNGWATTANA; HIETZ 2017). Segundo a equação de Hagen-Poiseuille, vasos largos têm potencial para transportar maiores volumes de água (HOEBER et al., 2004; MAHERALI et al., 2006; DOMEK et al., 2010; CHOAT et al., 2012). Porém, esse aumento na eficiência hidráulica pode causar falhas no sistema, tornando as espécies vulneráveis à cavitação ou mesmo à implosão de vasos pela pressão exercida no transporte de água. Além do efeito que os vasos têm sobre a condutância hidráulica, as características mecânicas do tronco também afetam o transporte de água em longas distâncias. Essa relação é frequentemente explicada pela necessidade de resistir ao colapso do vaso sob estresse hídrico, seja reforçando as paredes do vaso ou tendo fibras

de paredes espessas ao redor dos vasos, o que teoricamente aumenta a densidade da madeira (DORIA et al., 2019). No entanto, estudos têm mostrado que a relação com a vulnerabilidade pode estar mais relacionada às propriedades de conexão entre os vasos e, mais especificamente, à espessura da membrana da pontoação intervascular. (CHOAT et al., 2008; LI et al., 2016; GLEASON et al., 2016).

Das sete espécies aqui analisadas, três (*Macairea radula*, *Kielmeyera rubriflora*, and *Maprounea guianensis*) apresentaram vasos agrupados com área de lúmen menor. Essas características são encontradas em espécies que ocorrem em ambientes com déficit hídrico. A diminuição da área do lúmen do vaso diminui a pressão exercida no xilema e, portanto, reduz as chances de cavitação no vaso. Na verdade, essas características podem ser consideradas estratégias para um transporte de água mais seguro (MCCULLOH et al., 2011; HACKE et al., 2016). Por outro lado, as espécies *Norantea guianensis*, *Parkia cachimboensis*, *Alchornea discolor* e *Simarouba versicolor* teve maior condutividade hidráulica teórica. A partir desses resultados, podemos sugerir que espécies com maior área de lúmen são mais suscetíveis à cavitação. No entanto, como essas espécies são abundantes na área, e a abundância reflete como as espécies respondem aos filtros ambientais que atuam em uma comunidade, é provável que a água no gradiente do solo não seja um fator causador de “estresse hídrico” para este grupo de espécies. O transporte de água nas árvores é geralmente considerado um processo impulsionado pelo gradiente do potencial químico da água na rizosfera e na atmosfera (PFAUTSCH et al., 2016). Além das respostas imediatas à disponibilidade de água, as árvores podem ajustar seu sistema hidráulico em resposta à disponibilidade de água a longo prazo (HACKE et al., 2016). Os processos de seleção resultaram na especialização de estruturas anatômicas envolvidas no transporte de água dentro das espécies e ao longo de gradientes ambientais. Para garantir a sobrevivência a longo prazo, as árvores devem encontrar um equilíbrio entre o transporte eficiente e "seguro" de água (PFAUTSCH et al., 2016).

Martínez-Cabrera et al. (2009) sugerem uma possível divergência funcional entre o parênquima axial e radial porque mostraram padrões opostos de correlação com a densidade da madeira e clima. Eles encontraram maiores proporções de raios e, portanto, menores proporções de parênquima axial, em espécies com baixa densidade da madeira em áreas úmidas, enquanto o oposto foi verdadeiro para áreas secas. Essa relação é consistente com os resultados aqui apresentados, portanto é possível dizer que três das espécies dominantes neste ambiente (*Macairea radula*, *Kielmeyera rubriflora*,

and *Maprounea guianensis*) possuem características estruturais que refletem um ambiente seco, como maior densidade da madeira, vasos mais frequentes com diâmetros menores, maior quantidade de parênquima axial e fibras mais espessas. As outras quatro espécies (*Norantea guianensis*, *Parkia cachimboensis*, *Alchornea discolor* e *Simarouba versicolor*), por outro lado, apresentam características estruturais de ambientes úmidos, como menor densidade da madeira, maiores diâmetros de vasos, parênquima axial esparso, maior quantidade de parênquima radial e fibras com lúmens maiores. Essa variação estrutural entre as espécies pode estar relacionada ao solo da savana amazônica, que é raso sob afloramentos rochosos, porém, são afloramentos descontínuos, podendo supor que algumas das espécies podem estar em afloramentos rochosos e, portanto, sofrer maior estresse hídrico em relação às espécies que estão em contato direto com o solo. Essas relações podem explicar por que espécies com menor condutividade hidráulica têm parênquima axial mais desenvolvido. O parênquima axial pode funcionar como uma estrutura de armazenamento de água e, assim, aumentar a vazão para fornecer baixa condutividade hidráulica, em plantas com vasos menores em um ambiente com estresse hídrico (BORCHERT; POCKMAN, 2005; RUNGWATTANA; HIETZ, 2017).

3.4 Conclusão

Os estudos da anatomia funcional da madeira contribuem para o entendimento do transporte de água pelas plantas e, portanto, podem ser bases informativas para estudos fisiológicos. Os resultados apresentados aqui mostraram uma relação entre as características estruturais e funcionais das espécies mais abundantes em uma savana amazônica. No entanto, não foi observado um padrão entre os indivíduos desta comunidade. Portanto, sugerimos que as estruturas anatômicas das diferentes espécies convergem em estratégias para aumentar o suprimento de água pelas diferentes células secundárias do xilema.

4 ALTA DIVERSIDADE DE ESTRATÉGIAS ANATÔMICAS E HIDRÁULICAS DE ESPÉCIES LENHOSAS DOMINANTES DA SAVANA AMAZÔNICA

A Floresta Amazônica é a floresta tropical mais diversa do planeta e se destaca como a principal fonte de biodiversidade Neotropical (ANTONELLI et al., 2018). Embora a Amazônia seja bem conhecida por suas formações florestais, uma parte significativa dela é coberta por pastagens naturais e vegetações semelhantes a savanas, agrupadas sob o termo mais amplo "savana amazônica" (PIRES & PRANCE 1985). As savanas amazônicas são manchas isoladas de habitats abertos encontrados dentro da extensa matriz das florestas tropicais amazônicas e possuem floras distintas das da floresta circundante (VIANA et al., 2016). Modelos globais de vegetação preveem alta vulnerabilidade das florestas amazônicas à seca (HUNTINGFORD et al., 2008) e até mesmo a transição para vegetações mais abertas (COX et al., 2004). Com o desmatamento e o aquecimento global causando aumentos na duração da estação seca, o clima está mudando para um estado que favorece savanas em vez de florestas (DEVECCHI et al., 2020; NOBRE; BORMA, 2009). No entanto, o cenário mais provável é que esses processos de transição ocorrerão simultaneamente, operando em múltiplas escalas espaciais e temporais e interagindo fortemente. Portanto, o estudo das savanas amazônicas oferece uma oportunidade para entender o que esperar em termos da composição funcional das florestas e savanas amazônicas no futuro.

Vários estudos têm sido realizados sobre a resistência à seca de espécies de plantas da maior floresta tropical do mundo com base na avaliação de suas características hidráulicas (BARROS et al., 2019; BITTENCOURT et al., 2020; FONTES et al., 2020; ROWLAND et al., 2015; SANTIAGO et al., 2018). Juntos, esses estudos mostraram que as espécies amazônicas apresentam uma ampla gama de resistência à embolia (ROWLAND et al., 2015; SANTIAGO et al., 2018), com plantas crescendo em solos pobres da Amazônia sendo mais resistentes à embolia do que plantas de outras florestas tropicais (OLIVEIRA et al., 2019). O habitat e o clima desempenham um papel importante na resistência à embolia em espécies amazônicas, com espécies de florestas inundadas e altamente sazonais sendo mais resistentes à embolia do que espécies de florestas não inundadas e menos sazonais (BARROS et al., 2019; FONTES et al., 2020). É importante ressaltar que a identidade taxonômica

controla os ajustes na estrutura hidráulica que fundamenta a partição de micro-habitat hidrológico (COSME et al., 2017) e aclimação ao aumento da seca (BITTENCOURT et al., 2020). Em comparação, o funcionamento hidráulico das espécies de savana na vegetação amazônica permanece desconhecido e inexplorado.

Savanas amazônicas diferem de outras savanas devido à sua alta precipitação anual (~2,180 mm) e de florestas amazônicas próximas devido à acentuada sazonalidade das chuvas. Durante os períodos de déficit hídrico climatológico, as savanas amazônicas apresentam um déficit de pressão de vapor atmosférico (DPV) e temperatura relativamente maiores do que as florestas próximas. Evidências de plantas crescendo em condições semelhantes mostram ajustes hidráulicos e/ou anatômicos (BHARGAVA; SAWANT, 2013; BRUM et al., 2017; LEVIONNOIS et al., 2020; MEINZER et al., 2008a; PIREDA et al., 2019; SIMIONI et al., 2017, 2020, 2018) mas ainda faltam estudos integrados. Faltam especificamente estudos para compreender: (i) como o tamanho do elemento do vaso e o diâmetro e a densidade do vaso estão relacionados à eficiência e segurança da condutividade da água (GLEASON et al., 2016; HACKE, 2015; LENS et al., 2011; LI et al., 2016; ZANNE et al., 2010); (ii) qual o papel da espessura da parede do vaso e da membrana da pontoação intervascular na resistência à embolia do xilema (HACKE et al., 2001; JACOBSEN et al., 2005); e (iii) como é a resistência à embolia (P_{50} = o potencial hídrico em que as plantas perdem 50% de sua condutividade hidráulica), a margem de segurança hidráulica do ramo (HSM = potencial mínimo da água medido em campo - P_{50}) e o abastecimento de água às folhas sob estresse hídrico (ROWLAND et al., 2015).

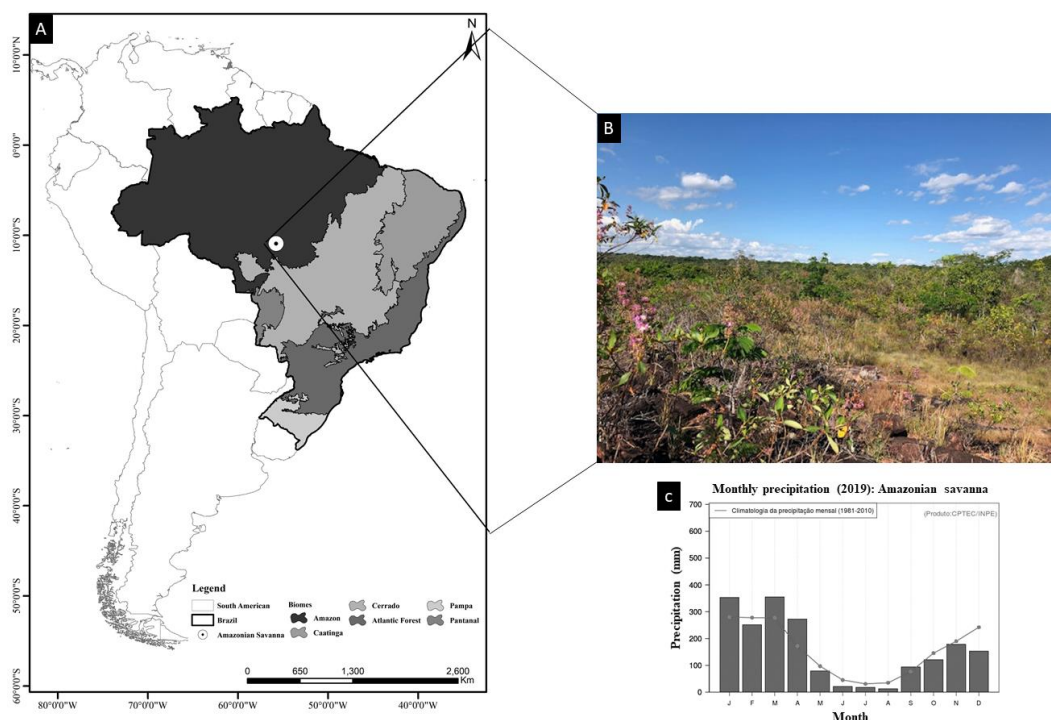
Nesse contexto, combinamos estudos de características anatômicas e hidráulicas para entender as relações estrutura-função da folha e do xilema em plantas de uma savana amazônica. Medimos 22 características da folha, madeira e hidráulica de sete espécies lenhosas dominantes, tornando este o primeiro estudo hidráulico e o mais abrangente até hoje sobre estratégias anatômicas das plantas da savana amazônica. Para compreender as relações atributo-atributo entre as espécies foco, perguntamos: (i) As espécies lenhosas da savana amazônica convergem ou divergem em suas estratégias hidráulicas? (ii) Como as características hidráulicas e anatômicas estão relacionadas entre si? (iii) Qual é a base anatômica das estratégias hidráulicas de folhas e ramos?

4.1 Material e métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado em uma comunidade de savana amazônica rochosa no município de Nova Canaã do Norte, no estado de Mato Grosso, Brasil (Figure 7), 10°53'98,7" S, 55°46'68,7" W). O solo da área é classificado como Neossolo Litólico e é distrófico, extremamente ácido, arenoso, mal drenado e com baixa concentração de nutrientes (EMPRAPA, 2006). Possui altos níveis de N, P, K, S, Mn, Zn, Na, e Al permutável, e alto potencial de acidez, capacidade de troca catiônica (CTC), saturação de alumínio, matéria orgânica e conteúdo de areia (PESSOA in press). O clima da região é equatorial (Am) quente e úmido, de acordo com a classificação de Köppen, com temperaturas variando de 20 ° C a 36 ° C com uma média anual acima 28 ° C (ALVARES et al., 2013). A precipitação total anual pode chegar a 2.180 mm, com duas estações bem definidas – uma estação chuvosa abrangendo novembro, dezembro, janeiro, fevereiro e março (~1.180 mm) e uma estação seca abrangendo junho, julho, agosto e setembro (~108 mm) – com os outros meses sendo considerados períodos de transição (ALVARES et al., 2013).

Figure 7 - Área de estudo, no norte do Brasil, (A) Mapa da área de estudo, no norte do Brasil, mostrando a localização específica; (B) a paisagem da savana amazônica com vegetação ocorrendo sob afloramento rochoso em ambiente sazonalmente seco (C) Gráfico do clima com precipitação média em 2019.



Fonte: INPE.

Coleta de dados

As sete espécies de plantas lenhosas mais abundantes na área de estudo foram selecionadas representando 75% da biomassa vegetal da comunidade (Tabela 3). As seguintes medidas morfológicas, anatômicas e hidráulicas foram feitas para cada espécie: área foliar, suculência foliar, massa específica da folha, densidade estomática, cutícula adaxial, condutância estomática máxima teórica e composição isotópica de carbono (mecanismo de transpiração da planta); condutividade hidráulica teórica, área do lúmen do vaso, frequência do vaso, comprimento do elemento do vaso, fração do lúmen, frequência do raio e largura do raio (transporte de água e mecanismos de armazenamento); lúmen da fibra, comprimento da fibra, densidade da madeira, espessura da parede do vaso, pontuações intervasculares e espessura da membrana da

pontoação intervacular (mecanismo de resistência); e resistência à embolia xilema e margem de segurança hidráulica (proxy de vulnerabilidade à embolia). A amostragem de características e medições para as espécies são detalhadas abaixo.

Tabela 3 - Lista das sete espécies mais abundantes na savana amazônica sob afloramento rochoso no município de Nova Canaã do Norte, Mato Grosso, Brasil.

Family	Species	Habit	PI	Symbol (colour)
Calophyllaceae	<i>Kielmeyera rubriflora</i> Cambess.	shrub/tree	21.35%	●
Fabaceae	<i>Parkia cachimboensis</i> H.C.Hopkins	tree	16.50%	●
Melastomataceae	<i>Macairea radula</i> (Bonpl.) DC.	shrub/tree	12.30%	●
Euphorbiaceae	<i>Alchornea discolor</i> Poepp.	shrub/tree	7.70%	●
Marcgraviaceae	<i>Norantea guianensis</i> Aubl.	shrub/tree	7.70%	●
Simaroubaceae	<i>Simarouba versicolor</i> A.St.-Hil	Tree	5%	●
Euphorbiaceae	<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	Tree	4.45%	●

Legenda: PI - Proporção de indivíduos em relação à área total da parcela (764 indivíduos por ha-1; foram analisadas 75% das espécies da parcela).

Folha

Medidas morfológicas foram feitas em amostras de cinco folhas totalmente expandidas de três indivíduos de cada espécie. Discos de 0,5 cm de diâmetro foram retirados do terço mediano das folhas. Os discos foram hidratados por 24 h e secos com papel para posterior determinação da massa saturada (M_{saturada}) usando uma balança digital (AY220, Shimadzu), e espessura com um paquímetro digital (Stainless, Hardened). Os discos hidratados foram então colocados em uma estufa regulada a 55 ° C por 72 h para obtenção de massa seca (M_{seca}). Esses parâmetros foram usados para calcular a suculência da folha ($(M_{\text{saturada}} - M_{\text{seca}})/\text{Areadisco}$) (KLUGE; TING, 1978) e massa foliar específica ($M_{\text{seca}}/\text{Areadisco}$) (KLUGE; TING, 1978). A área foliar foi determinada digitalizando as folhas usadas para as outras análises morfológicas e, em

seguida, medindo sua área usando o sistema de processamento de imagem digital Image J.

As seções transversais das folhas foram feitas à mão livre para a medida da cutícula adaxial. A densidade estomática (mm^2) e o comprimento dos poros estomáticos (μm) foram determinados a partir da análise de imagens de epiderme dissociadas pelo método de Franklin (FRANKLIN, 1945). A condutância estomática máxima teórica foi calculada a partir da relação entre a densidade e o tamanho dos poros estomáticos (DE BOER et al., 2016), de acordo com a seguinte equação:

$$G_{\text{max}} = D \times L \text{ (Eq 1.)}$$

onde G_{max} é a condutância estomática máxima (mm.s^{-1}), D é a densidade estomática (mm^2) e L é o comprimento estomático (μm).

Microscopia eletrônica de varredura

Duas folhas foram selecionadas para cada espécie para investigação da morfologia estomática na face abaxial da folha. Fragmentos do terço mediano da lâmina foliar foram fixados em solução aquosa de 2.5% glutaraldeído, 4% formaldeído, e 0.05M tampão cacodilato de sódio em pH 7.2 (KARNOVSKY, 1965 modificado por DA CUNHA et al., 2000) e depois corrigido em 1% tetróxido de ósmio e 0.05M tampão cacodilato de sódio para 2 h à temperatura ambiente. Após a fixação, as amostras foram submetidas à desidratação da acetona, seguida de CO_2 ponto crítico de secagem (CPD 030, Baltec). As amostras foram então coladas com fita de carbono e cobertas com uma camada de aproximadamente 20 nm de ouro (SCD 050, Baltec, Switzerland). As imagens foram obtidas usando um ZEISS EVO 40 (Germany) microscópio eletrônico de varredura a uma voltagem de 15 kV.

Composição isotópica de $\delta^{13}\text{C}$

Para a determinação do $\delta^{13}\text{C}$ foram selecionadas cinco folhas de três indivíduos para cada espécie. As folhas foram secas em estufa a 60°C por 72h e posteriormente maceradas. Após a maceração, as cinco folhas por indivíduo foram homogeneizadas

separadamente. O material homogeneizado posteriormente foi pesado (1,5 mg) em balança analítica de precisão. Os dados foram obtidos em um espectrômetro de massa Thermo Finnigan Delta V Advantage acoplado a um analisador elementar Flash 2000 (Thermo 26 Fisher Scientific, Bremen, Germany) do Laboratório de Ciências Ambientais da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Pee Dee Belemnite (PDB) foi usado como valor padrão para C. A precisão analítica foi de $\pm 0,1\%$, enquanto a precisão das composições elementares e isotópicas foi determinada por padrão certificado (Protein OAS/IsotopeCert 114859; Elemental Microanalysis).

Ramo

Amostras do xilema secundário foram seccionadas (15-20 μm de espessura) nos planos, tangencial transversal e longitudinal usando um micrótomo deslizante (SM2010 R, LEICA, Alemanha). Os cortes foram clarificados em hipoclorito de sódio (50%) e água acidulada (0,1%); desidratado em uma série ascendente de etanol (50% a 100%) (JOHANSEN, 1940); corado com azul Astra e Safranina hidroalcolica; e imerso em Xilol P.A. As lâminas permanentes foram confeccionadas com resina sintética Entellan® (Merck). A maceração do material do lenho seguiu Franklin (1945), conforme modificado por Kraus & Arduin (1997). Pequenos fragmentos do lenho foram retirados de cada amostra e colocados em frascos contendo uma solução macerante de ácido acético glacial e peróxido de hidrogênio (1:1). Os frascos foram lacrados e colocados em estufa a 60 °C por 24 horas, ou até a completa dissociação das células. O material foi então lavado em água destilada, corado com Safranina aquosa a 1% e montado em lâminas semipermanentes com glicerina (SASS, 1951).

A análise quantitativa foi realizada em 12 lâminas por indivíduo. Todas as descrições, contagens e medições celulares seguiram os padrões do IAWA Committee (1989). Lâminas permanentes e semipermanentes foram analisadas em microscópio de luz de campo de luz (Axioplan, ZEISS, EUA), com captura de imagens por câmera acoplada (Power Shot A640, CANON, EUA). As imagens obtidas foram processadas e analisadas utilizando sistema digital de processamento de imagens Image-Pro Plus (Media Cybernetics, EUA).

Microscopia eletrônica de transmissão

Dois ramos de cada espécie foram selecionados para análise da membrana da pontoação intervacular. Fragmentos do ramo foram fixados em solução de Karnovsky (KARNOVSKY, 1965 modificado por DA CUNHA et al., 2000). Pós-fixado em 1% de tetróxido de ósmio e tampão cacodilato de sódio 0,05 M 2 h em temperatura ambiente, e então desidratado em uma série crescente de acetona e infiltrado e embebido com resina epóxi (Epon®). Seções ultrafinas (80 nm) foram feitas usando um ultramicrotomo (Reichert Ultracuts Leica Instruments) com uma faca de diamante (Diatome®), que foram coletados em grades de cobre (300 mesh) e contrastado com acetato de uranila alcoólico 1,0%, seguido por citrato de chumbo aquoso a 5,0% (Reynolds 1963). A análise da ultraestrutura das membranas das pontoações foram realizadas usando um JEM 1400 Plus JEOL microscópio eletrônico de transmissão a uma voltagem de 80 kV, com 20 observações por indivíduo. Medidas de atributos anatômicos (Tabela 4) foram realizados usando o sistema de processamento de imagem digital Image Pro-Plus 4.0.

Densidade da madeira

A densidade da madeira foi calculada medindo o volume fresco das amostras de madeira pelo deslocamento de uma coluna de água (WILLIAMSON; WIEMANN, 2010). As amostras foram imersas em um béquer contendo água em cima de uma balança digital. O volume da amostra foi o peso da água deslocada (por exemplo, 1g = 1 cm³). A massa seca foi obtida por secagem das amostras em estufa a 105 °C por 72 horas. A densidade da madeira foi então calculada como:

$$DM = Dm/Dv \text{ (Eq 2.)}$$

onde, DM = densidade da madeira (g.cm⁻³), Dm = massa seca e Dv = volume deslocado.

Condutividade hidráulica teórica

A condutividade hidráulica teórica (K_{th}) foi calculada para cada indivíduo amostrado a partir da área do lúmen do vaso usando a equação de Hagen-Poiseuille:

$$K_{th} = \pi D^4 / 128 \eta \text{ (Eq 3.)}$$

onde, K_{th} = condutividade hidráulica teórica em $kg.s^{-1}.m^{-1}.MPa^{-1}$, η = viscosidade da água a 20°C ($1,002 \times 10^{-3}$ Pa.s) e D = diâmetro equivalente do vaso.

Como as seções transversais dos vasos não são círculos perfeitos, a área do lúmen do vaso foi usada para calcular o diâmetro equivalente do vaso (d) (SCHOLZ et al., 2013) como:

$$D = \sqrt{4A.\pi} \text{ (Eq 4.)}$$

onde, A = área do lúmen do vaso.

Resistência à embolia e segurança hidráulica (P_{50} e HSM)

Ramos de 1,5 a 2,0 m de comprimento foram coletados de madrugada para avaliação da resistência à embolia e segurança hidráulica (P_{50} e HSM). Segmentos de 10 a 15 cm de comprimento foram cortados da base de cada galho debaixo d'água e foram reidratados por 12 horas, mantendo-os cobertos e lacrados por sacos plásticos pretos. As medições hidráulicas foram feitas na extremidade distal de cada ramo para garantir que não havia vasos embolizados artificialmente na amostra medida. Todas as amostras usadas para medições hidráulicas eram de ramos de primeira ou segunda ordem que tinham 30-55 cm de comprimento e 2-4 cm de diâmetro e foram cortados debaixo d'água com uma lâmina afiada antes de conectar ao aparelho para garantir que todos os vasos estivessem abertos.

P_{50} foi usado como um índice de resistência à embolia, correspondente a uma perda de 50% da condutividade do xilema (CHOAT et al., 2012). P_{50} foi usado para calcular a margem de segurança hidráulica (HSM; ou seja, a diferença entre P_{50} e Ψ_{md}), que é um bom preditor de resistência à seca (BARROS et al., 2019). A resistência à embolia xilema de cada ramo foi medida usando o método pneumático (PEREIRA et al., 2016; ZHANG et al., 2018). Com este método, a perda de condutância hidráulica é estimada a partir do aumento do volume de ar no interior da madeira causado pela formação de uma embolia, à medida que o ramo desidrata (para detalhes dos métodos ver BITTENCOURT; PEREIRA; OLIVEIRA, 2018). Os galhos foram desidratados pelo método de desidratação em bancada. Os ramos foram ensacados por uma hora para equilibrar o potencial hídrico do xilema com o das folhas antes de cada medição de remoção de ar. O potencial hídrico de uma ou duas folhas foi medido imediatamente

após a remoção do ar. A resistência à embolia é então fornecida aumentando a remoção de ar (PAD = porcentagem de remoção de ar) com cada potencial de água do xilema. Para calcular P_{50} , reunimos dados para as repetições de dois ramos da mesma árvore e ajustamos uma curva sigmóide aos dados onde P_{50} e inclinação são os parâmetros ajustados (PAMMENTER; WILLIGEN, 1998).

$$PAD = 100 / (1 + \exp(a(\Psi - P_{50})) \text{ (Eq 5.)}$$

A caracterização do P_{50} foi feita para as sete espécies dominantes da comunidade. O método pneumático foi aplicado aos ramos para construir curvas de vulnerabilidade para o xilema. Não foi possível construir a curva para indivíduos de duas espécies, *Macairea radula* e *Alchornea discolor* devido a erros que ocorreram com algumas medições. O P_{50} e HSM são apresentados para as cinco espécies dominantes restantes: *N. guianensis*, *S. versicolor*, *P. cachimboensis*, *K. rubriflora* e *M. guianensis* (Figure 13).

Análise estatística

Para determinar variáveis morfológicas, anatômicas e ecofisiológicas relacionadas à transpiração, transporte de água e vulnerabilidade do xilema, fizemos testes pareados das relações entre os atributos devido ao alto grau de correlação. Apenas os atributos diretamente relacionados às nossas hipóteses foram considerados para relacionamentos de pares.

O teste de normalidade de Shapiro-Wilk foi usado para testar os pressupostos da regressão e escolher os métodos de análise dos dados. Uma matriz de correlação foi construída para observar associações entre as variáveis deste estudo. Os coeficientes de correlação (ρ) foram calculados usando o método de Spearman. Um gráfico foi construído a partir da matriz de correlação para mostrar as relações observadas em um modelo intuitivo de relações esperadas. O modelo foi proposto com base nos atributos anatômicos e hidráulicos da folha e da madeira para explicar os mecanismos correlacionados entre a transpiração foliar, o mecanismo de transporte de água e a resistência à embolia.

Modelos de regressão par a par foram ajustados para eficiência do uso de água, vulnerabilidade à embolia do xilema, margem de segurança hidráulica e variáveis anatômicas para avaliar a base anatômica para a variação observada nos atributos ecofisiológicos. Coeficientes de determinação ajustados (R^2), intervalos de confiança de 95% e valores de p são relatados. Os modelos de regressão ajustados foram corrigidos por meio de um teste de comparações múltiplas (teste de Bonferroni). Os dados foram transformados quando necessário para atender aos pressupostos da regressão (linearidade, homoscedasticidade e normalidade).

Os dados foram escalados para unidades de desvio padrão para realizar uma análise de componentes principais (PCA), para ordenar possíveis estratégias de plantas e selecionar as variáveis que mais contribuem para o agrupamento de espécies. A análise da estatística descritiva, a matriz de correlação, os modelos de regressão e a análise de componentes principais foram realizadas usando R[®] software (R CORE TEAM, 2019).

4.2 Resultados

Diversidade anatômica e hidráulica

As sete espécies lenhosas dominantes estudada na savana amazônica apresentam diversidade anatômica (Figura 8) e hidráulica de folha e madeira (Tabela 4). Variação de duas a três ordens de magnitude foi observada entre as sete espécies para a maioria dos atributos, incluindo área foliar, frequência de vasos, área do lúmen, fração do lúmen, espessura da parede intervascular, comprimento da fibra, P_{50} , densidade estomática e G_{max} . Essa variação foi ainda maior, cinco vezes ou mais, para os atributos suculência e HSM. As exceções a esse padrão foram os atributos de densidade da madeira, eficiência do uso de água ($\delta^{13}C$) e espessura da membrana da pontoação intervascular, que variou de 10 a 30% entre as espécies. Vale ressaltar que a ordem relativa das espécies variou de acordo com os atributos (Figura 12), não havendo

espécie apresentando um padrão consistente de covariação para vários atributos simultaneamente.

Correlação entre atributos

O modelo intuitivo (Figura 9a; 9b) demonstra que a condutância estomática teórica está negativamente correlacionada com a eficiência do uso de água, que por sua vez tem uma forte correlação positiva com o comprimento do elemento do vaso ($r=0,90$; $p\leq 0,01$) e uma correlação negativa com P_{50} ($r=-0,64$; $p\leq 0,01$). A frequência do vaso está negativamente correlacionada com o tamanho do elemento do vaso ($r=-0,62$; $p\leq 0,01$) e área do lúmen ($r=-0,65$; $p=0,002$). Os vasos com menor área de lúmen correlacionam-se negativamente com maior fração lúmen por área ($r=-0,59$; $p=0,004$), esta última correlação é negativa com P_{50} ($r=-0,76$; $p\leq 0,01$). A espessura da membrana da pontuação intervascular está negativamente correlacionada com P_{50} ($r=-0,61$; $p=0,02$) e positivamente com margem de segurança ($r=0,61$; $p=0,02$).

Relações de pares entre atributos anatômicos e hidráulicos

Relações significativas foram encontradas entre os atributos anatômicos e hidráulicos da folha e da madeira (Figura 10). A eficiência do uso da água ($\delta^{13}C$) diminuiu com G_{max} ($r^2=0,50$; $p\leq 0,01$) (Fig. 10A) e com a fração do lúmen ($r^2=0,56$; $p=0,002$) (Fig. 10B). Dentre as variáveis anatômicas da madeira aqui avaliadas, apenas o comprimento do elemento de vaso e a espessura da membrana da pontuação intervascular foram significativamente relacionados à vulnerabilidade do xilema (Figura 10). O P_{50} aumentou com o comprimento do elemento de vaso ($r^2=0,77$; $p=0,04$) e diminuiu com a espessura da membrana da pontuação intervascular ($r^2=0,43$; $p\leq 0,01$) (Fig. 10C; 10D). A HSM diminuiu com o comprimento do elemento de vaso ($r^2=0,69$; $p\leq 0,01$) e aumentou com a espessura da membrana da pontuação intervascular ($r^2=0,42$; $p\leq 0,01$) (Fig. 10E, 10F).

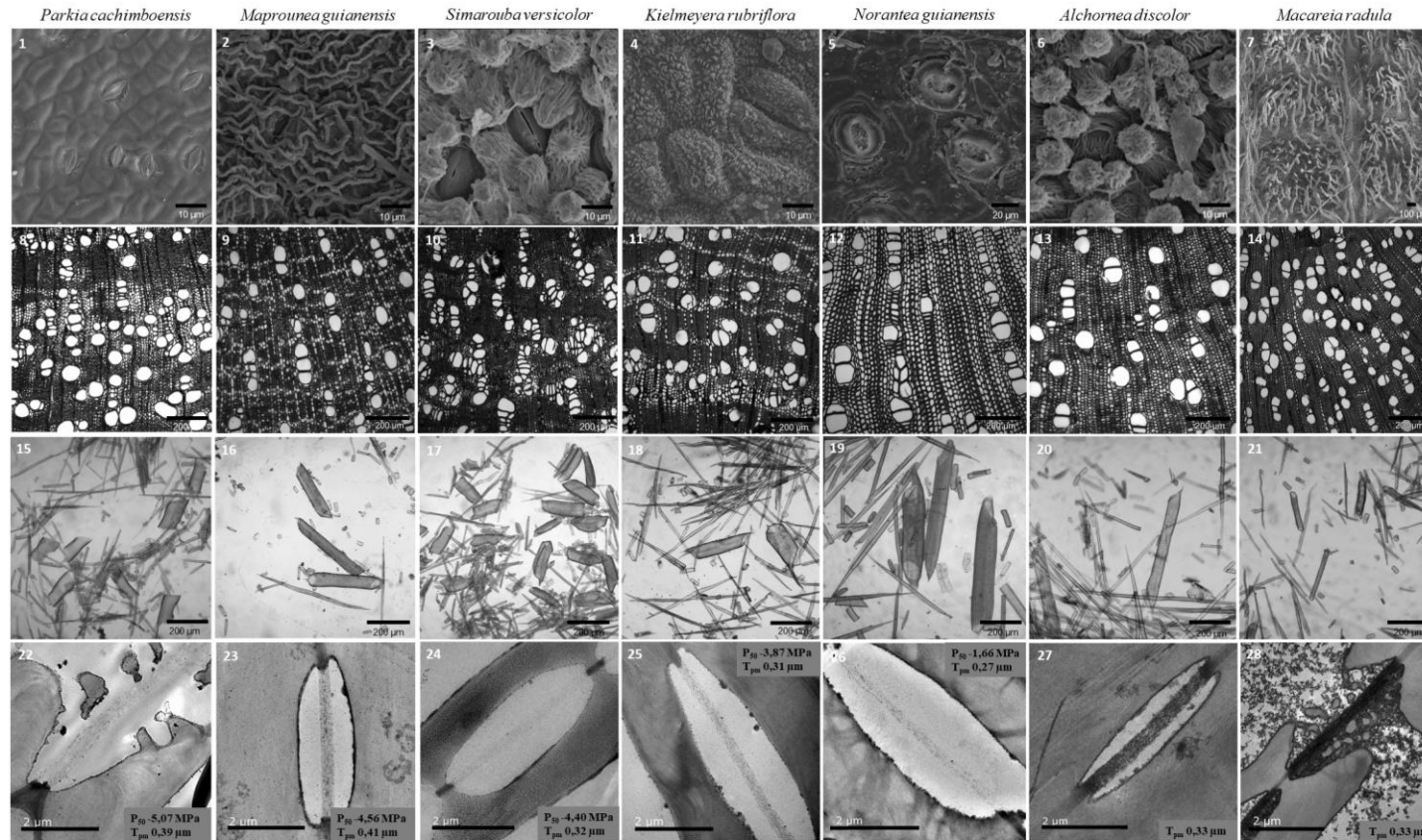
Estratégias anatômicas e hidráulicas

A análise de componentes principais (PCA) explicou 73,92% da variação total com os dois primeiros eixos (Figura 11). O primeiro eixo explicou 54,12% da variação total e apresentou espécies com alta eficiência no uso da água, vasos e fibras longas e vasos com paredes mais espessas, como *N. guianensis* e *A. discolor*. O segundo eixo explicou 19,8% da variação total e representou espécies com maior densidade de madeira, maior fração de lúmen, maior espessura da membrana da pontuação intervascular, maior G_{\max} , maior suculência foliar e massa foliar específica, tal como *S. versicolor*, *M. radula*, *P. cachimboensis*, *K. rubriflora*, e *M. guianensis*.

Tabela 4 - Média dos atributos medidos para cada espécie dominante da savana amazônica (média ± desvio padrão).

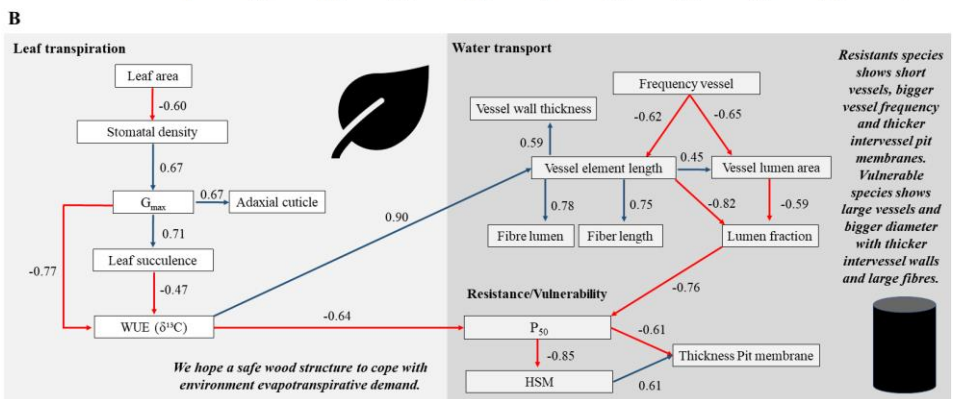
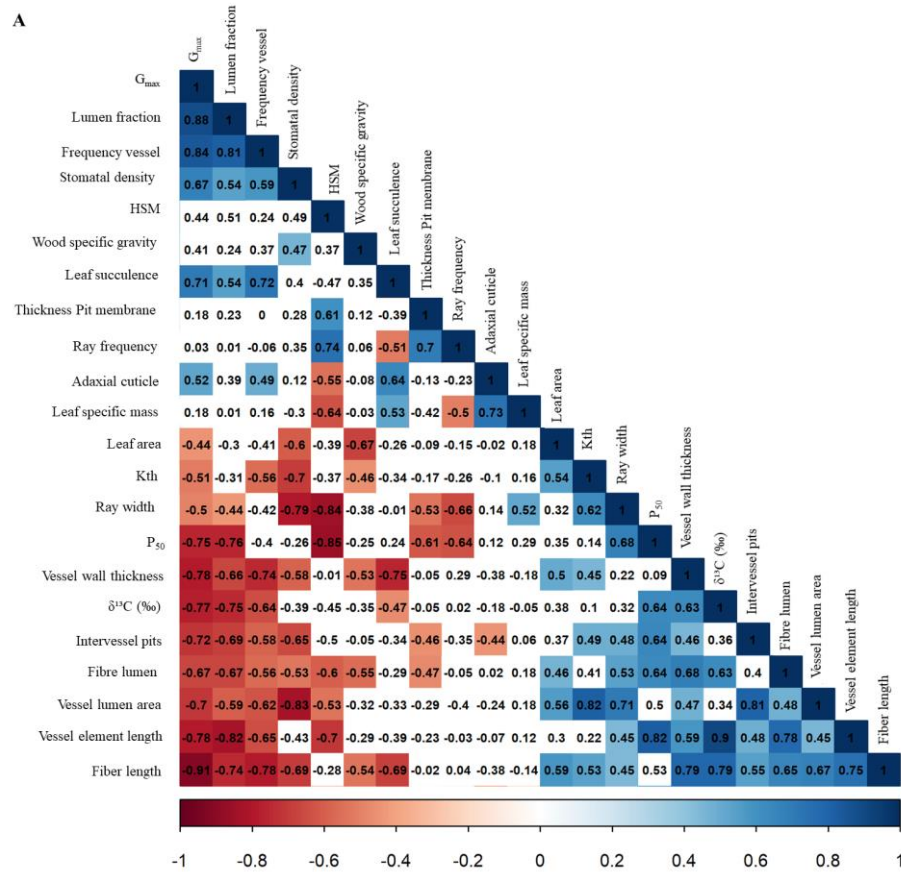
Atributos	Abreviação	Unidades	<i>Kielmeyera rubriflora</i>	<i>Parkia cachimboensis</i>	<i>Macairea radula</i>	<i>Simarouba versicolor</i>	<i>Maprounea guianensis</i>	<i>Alchornea discolor</i>	<i>Norantea guianensis</i>
Área foliar	AF	cm ²	16.99 ± 1.20	38.26 ± 3.17	16.33 ± 0.31	17.65 ± 1.31	18.21 ± 2.12	31.18 ± 4.99	58.79 ± 3.81
Suculência foliar	SF	g.m ⁻²	126.45 ± 28.17	117.48 ± 22.25	279.31 ± 14.58	177.64 ± 8.84	78.56 ± 10.89	54.96 ± 4.08	151.66 ± 6.83
Massa foliar por área	MFE	g.m ⁻²	59.21 ± 13.17	67.00 ± 14.05	102.85 ± 17.71	116.07 ± 22.17	59.45 ± 9.37	78.79 ± 8.85	120.31 ± 11.70
Densidade estomática	DE	mm ²	27.59 ± 0.68	25.36 ± 2.89	34.93 ± 4.62	25.40 ± 0.40	28.47 ± 2.04	10.40 ± 0.72	10.27 ± 0.64
Cutícula adaxial	CA	µm	1.81 ± 0.27	2.84 ± 0.67	8.13 ± 3.38	3.10 ± 0.12	7.07 ± 2.11	8.22 ± 1.38	4.93 ± 0.22
Condutância estomática teórica	G _{max}	mm.s ⁻¹	165.03 ± 11.83	197.73 ± 3.90	276.56 ± 34.61	241.85 ± 16.34	173.47 ± 5.70	101.12 ± 4.74	114.87 ± 4.49
Eficiência do uso da água (δ ¹³ C)	EUG	‰	-28.80 ± 0.10	-30.07 ± 0.65	-29.5 ± 0.17	-30.77 ± 0.71	-28.43 ± 0.21	-28.53 ± 0.21	-27.20 ± 0.10
Condutividade hidráulica teórica	K _{th}	kg.s ⁻¹ .m ⁻¹ .MPa ⁻¹	2.54E+09 ± 6.16E+08	3.90E+09 ± 1.60E+09	6.48E+08 ± 5.30E+07	4.53E+09 ± 1.38E+09	1.67E+09 ± 8.00E+08	7.10E+09 ± 2.89E+09	4.28E+09 ± 1.89E+09
Área de lúmen do vaso	ALV	µm	3489.52 ± 443.91	3455.80 ± 490.09	2450.62 ± 472.66	3716.75 ± 781.53	2398.84 ± 275.69	6636.97 ± 1139.66	4914.62 ± 293.20
Frequência do vaso	FV	mm ²	44.31 ± 16.79	57.83 ± 6.67	93.47 ± 12.78	74.68 ± 18.00	49.79 ± 9.53	30.12 ± 10.32	39.93 ± 12.09
Comprimento do elemento de vaso	CV	µm	418.48 ± 38.54	205.28 ± 4.17	360.13 ± 35.27	311.55 ± 16.80	461.53 ± 52.60	658.23 ± 106.32	714.85 ± 78.65
Fração do lúmen	FL		0.24 ± 0.02	0.35 ± 0.07	0.30 ± 0.03	0.37 ± 0.04	0.27 ± 0.01	0.18 ± 0.02	0.21 ± 0.03
Frequência do aio	FR	mm'	8.70 ± 0.79	10.14 ± 0.57	10.26 ± 1.41	7.93 ± 1.02	14.09 ± 0.43	11.05 ± 0.36	4.79 ± 1.19
Largura do raio	LR	µm	19.78 ± 0.80	14.79 ± 3.32	12.18 ± 2.50	35.64 ± 1.80	14.95 ± 2.82	22.91 ± 1.10	84.24 ± 9.09
Comprimento da fibra	CF	µm	654.45 ± 60.22	647.53 ± 51.42	456.38 ± 20.26	540.74 ± 15.71	723.51 ± 58.11	1095.58 ± 108.46	1005.62 ± 86.88
Lúmen da fibra	LF	µm	7.72 ± 0.64	7.17 ± 1.19	7.21 ± 1.18	7.77 ± 0.51	8.31 ± 0.34	14.92 ± 1.17	16.67 ± 0.81
Densidade da madeira	DM	g.cm ⁻³	0.57 ± 0.03	0.49 ± 0.04	0.63 ± 0.01	0.51 ± 0.04	0.48 ± 0.01	0.50 ± 0.04	0.46 ± 0.02
Espessura da parede do vaso	EPV	µm	2.84 ± 0.26	3.46 ± 0.55	2.52 ± 0.39	2.56 ± 0.18	3.81 ± 0.23	5.23 ± 0.66	3.95 ± 0.25
Pontoação intervascular	PontInter	µm	8.77 ± 1.20	6.48 ± 0.79	5.66 ± 0.16	5.57 ± 0.17	4.41 ± 0.34	11.36 ± 0.65	8.47 ± 0.29
Espessura da membrana da pontoação	T _{mp}	µm	0.31 ± 0.04	0.39 ± 0.04	0.33 ± 0.02	0.32 ± 0.02	0.41 ± 0.04	0.33 ± 0.01	0.27 ± 0.006
P ₅₀	P ₅₀	MPa	-3.87 ± 0.08	-5.07 ± 0.46	NA	-4,40 ± 0,32	-4,56 ± 0,92	NA	-1.66 ± 0.06
Margem de segurança	HSM	MPa	2.84 ± 0.03	3.85 ± 0.19	NA	2,62 ± 0,19	3,37 ± 0,97	NA	0.48 ± 0.12

Figura 8 - Anatomia da folha e do lenho das espécies dominantes na savana amazônica.



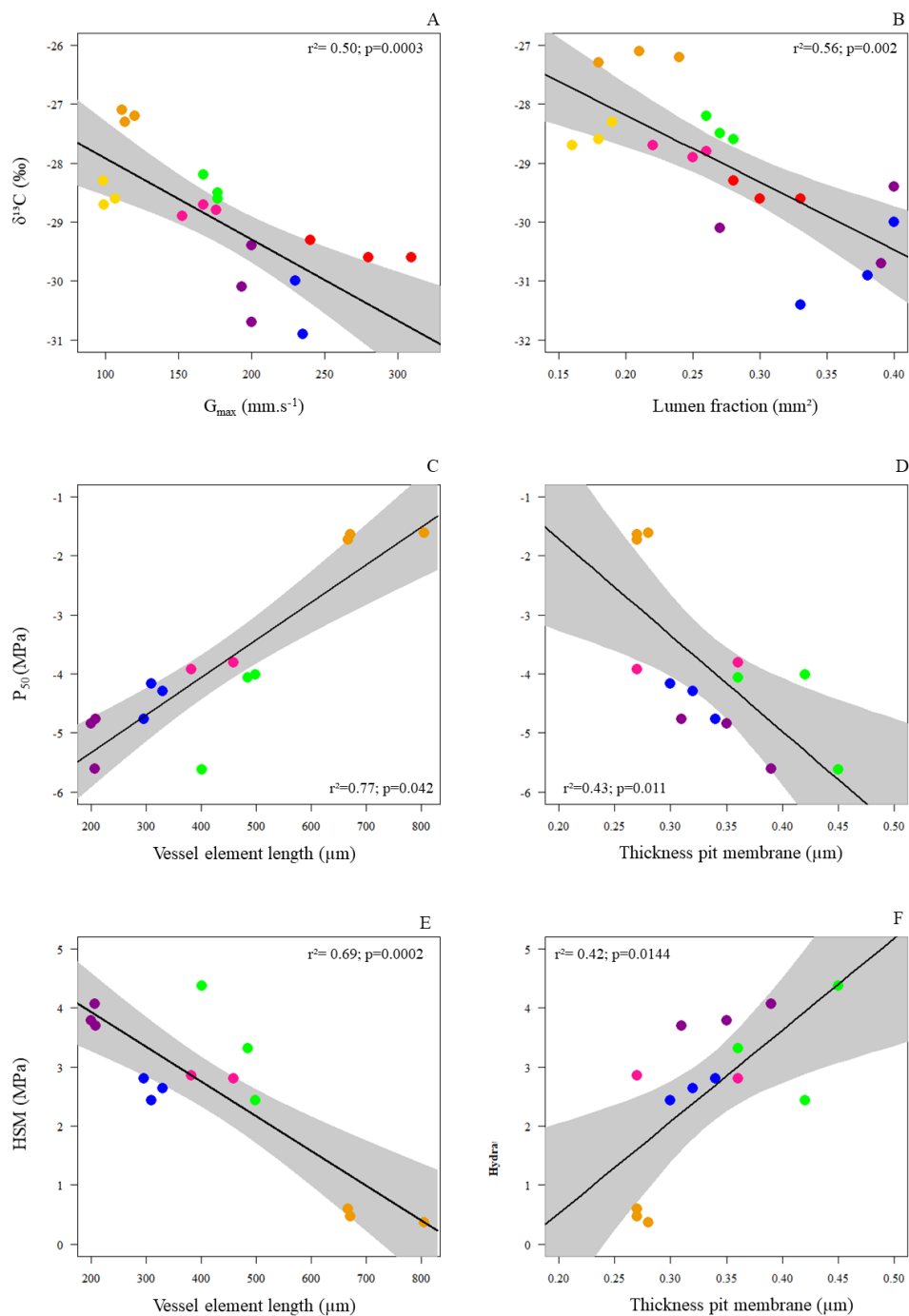
Legenda: Imagens 1 a 7: microscopia eletrônica de varredura mostrando os diferentes tamanhos dos poros estomáticos e camadas de cera epicuticular. Imagens 8 a 21: Microscopia de luz mostrando as diferentes frequências dos vasos, área do lúmen, frações do lúmen por área e comprimento dos elementos dos vasos. Imagem 22 a 28: microscopia eletrônica de transmissão mostrando a espessura da membrana da pontuação intervascular.

Figura 9 - Matriz de correlação de Spearman entre características anatômicas e hidráulicas da folha e do lenho.



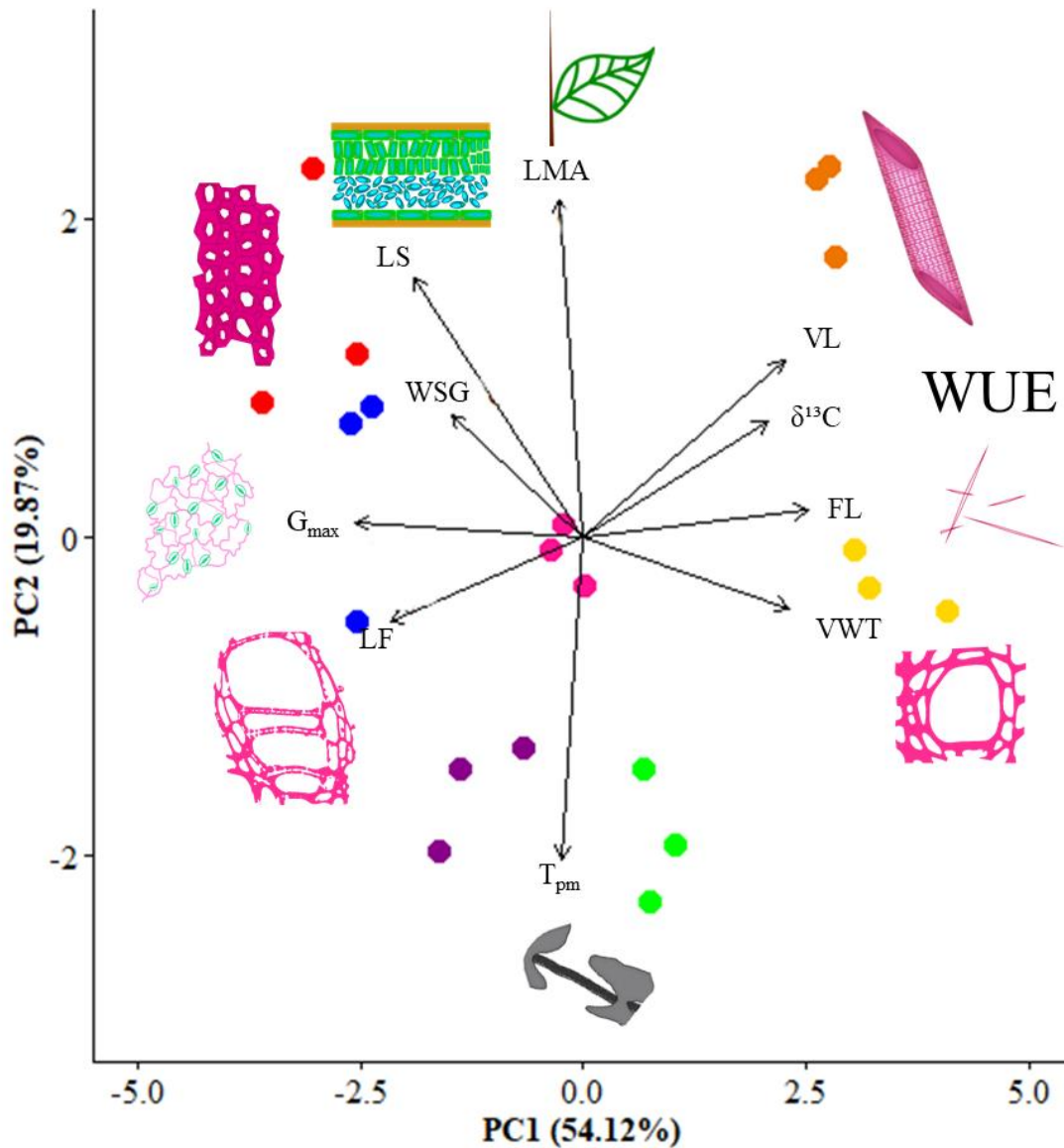
Legenda: Vermelho representa correlações negativas e azul representa correlações positivas (o nível de significância é $p < 0,05$). (B) Modelo estrutural intuitivo mostrando os caminhos para as correlações entre variáveis relacionadas à transpiração foliar e eficiência do uso da água, transporte e armazenamento de água e vulnerabilidade a embolia. As setas vermelhas representam correlações negativas e as setas pretas representam correlações positivas. O nível de significância para os coeficientes de correlação (r) é $p < 0,05$ Spearman.

Figura 10 - Relações entre características anatómicas e hidráulicas das sete espécies dominantes na savana amazônica.



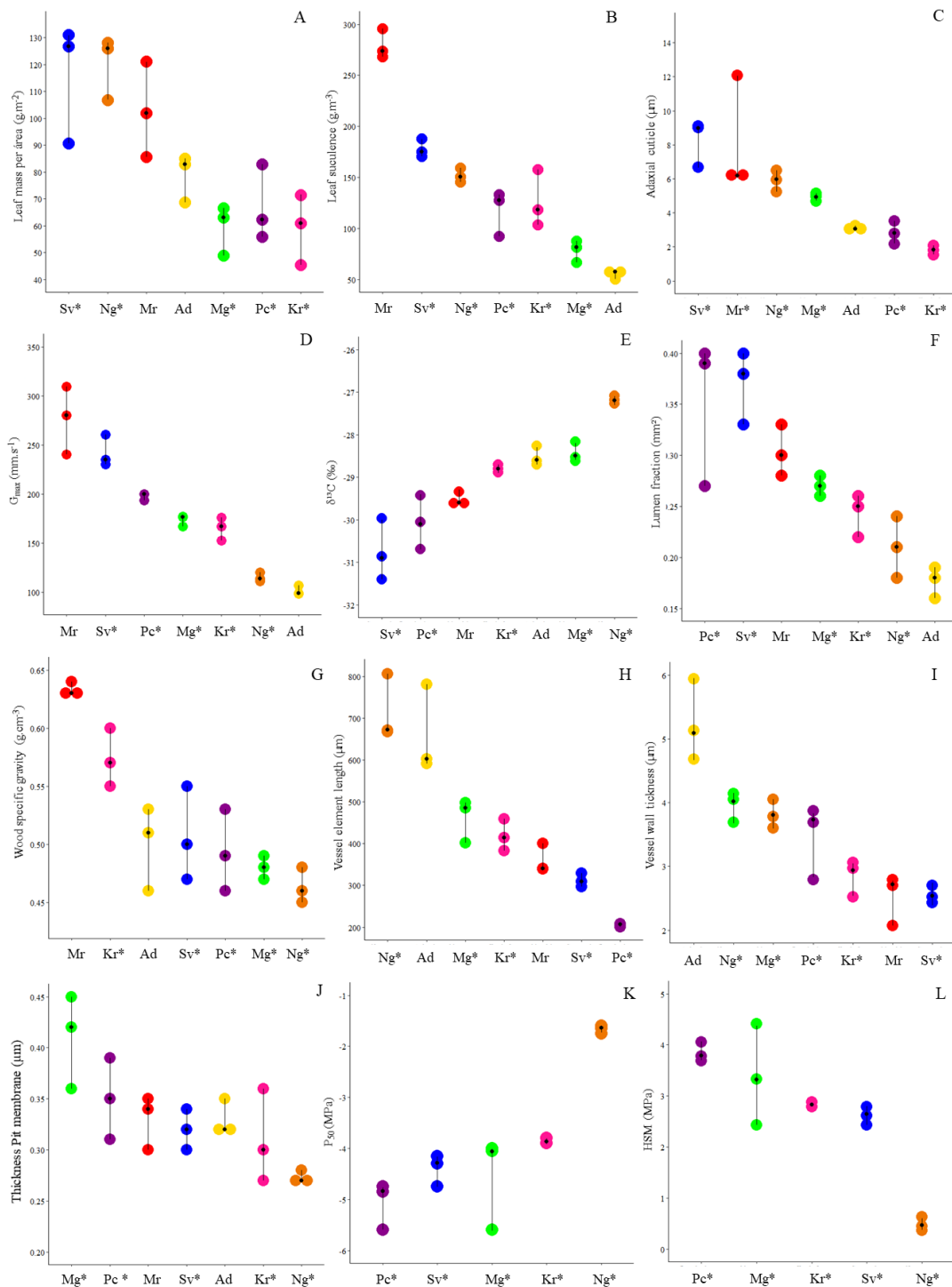
Legenda: (A); relações entre $\delta^{13}\text{C}$ e G_{max} (B) e fração do lúmen; (C) relação entre P_{50} e comprimento do elemento de vaso (D) e espessura da membrana da pontuação; (E) relação entre HSM (margem de segurança hidráulica) e comprimento do elemento do elemento (E) e espessura da membrana da pontuação. As linhas sólidas representam uma relação linear significativa. (Nível de significância $p<0,05$). As regressões foram corrigidas pelo coeficiente de Bonferroni (ver Tabela 5).

Figura 11 - Análise de componentes principais (PCA) das espécies dominantes da savana amazônica estudada.



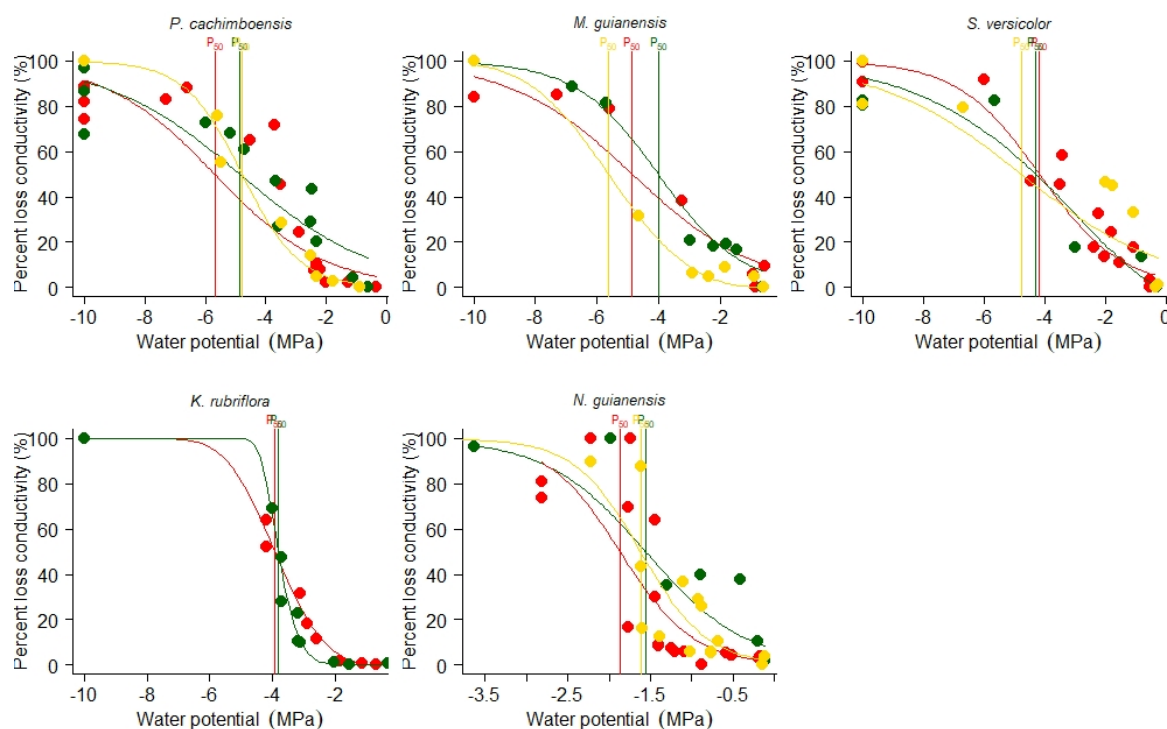
Legenda: LMA – massa foliar por área; LS – suculência foliar; WSG – densidade da madeira; G_{max} – condutância estomática máxima teórica; LF – fração de lúmen; VWT – espessura da parede do vaso; T_{pm} – espessura da membrana da pontuação; δ¹³C – eficiência no uso da água; VL – comprimento do elemento de vaso e FL – comprimento da fibra.

Figura 12 - Variação intraespecífica e interespecífica dos atributos morfológicos, anatômicos e hidráulicos.



Legenda: Folha (A; B; C; D; E) e lenho (F; G; H; I; J), P₅₀ (K) e HSM (L) para cada um as espécies amostradas. Ad - *Alchornea discolor*, Kr - *Kielmeyera rubriflora*; Mr - *Macairea radula*; Mg - *Maprounea guianensis*; Ng - *Norantea guianensis*; Pc - *Parkia cachimboensis*; Sv - *Simarouba versicolor*. * Espécies amostradas com medidas de P₅₀ e HSM.

Figura 13 - Curvas de vulnerabilidade do xilema.



Legenda: Relação entre a perda percentual de condutividade e o potencial da água. P₅₀ representa o potencial da água correspondente a uma perda de 50% da condutividade do xilema. Cores diferentes representam diferentes indivíduos amostrados. Espécies: *Parkia cachimboensis*; *Maprounea guianensis*; *Simarouba versicolor*; *Kielmeyera rubriflora*; *Norantea guianensis*.

Tabela 5 - Regressões lineares corrigidas pelo coeficiente de Bonferroni.

Regressões	Coef. bx	R ²	R ² ajustado*	final p- value	final p-value ajustado
$\delta^{13}\text{C} \sim G_{\text{max}}$	-0.013	0.5288	0.504	0.000187	0.00037
$\delta^{13}\text{C} \sim \text{fração de lúmen}$	-14.48	0.6029	0.5698	0.001091	0.00218
P ₅₀ ~ comprimento do elemento de vaso	0.006	0.7906	0.7732	2.098e-05	4.20E-02
P ₅₀ ~ espessura da membrana da pontoação	-16.29	0.4821	0.4389	0.005864	0.01172
HSM ~ comprimento do elemento de vaso	-0.005	0.7189	0.6955	0.000127	0.00025
HSM ~ espessura da membrana da pontoação	15.52	0.4654	0.4208	0.007192	0.01438

Legenda: $\delta^{13}\text{C}$ - isótopo de carbono; G_{max} - condutância estomática máxima teórica; P₅₀ - resistência à embolia do xilema; HSM - margem de segurança hidráulica.

4.3 Discussão

Este estudo fornece os primeiros dados sobre a estrutura hidráulica e funcionamento de espécies lenhosas de savanas amazônicas. Nossos resultados mostraram ampla variação na resistência à embolia e anatomia estrutural, sugerindo que não há uma única estratégia funcional dominante entre as espécies da savana amazônica. As espécies divergem investindo em três estratégias funcionais diferentes para tolerância à seca. (1) Espécies com alta suculência foliar e uso menos eficiente da água, que aumentam a G_{max} e, portanto, minimizam o risco de xilema. (2) Espécies que apresentam maior resistência à embolia por reforço das paredes intervasculares dos vasos mais longos. (3) As espécies que diminuem a embolia pelo espessamento da membrana da pontoação intervascular dos elementos de vasos curtos.

Estratégias anatômicas e hidráulicas nas savanas amazônicas

As relações observadas entre as características são provavelmente resultado de um *trade-offs*, favorecendo a coordenação funcional entre folha e lenho. O espaço limitado dentro do xilema e os recursos disponíveis para sua construção devem levar a um intercâmbio triplo entre as principais funções do ramo: suporte mecânico, condução e armazenamento de água e fotoassimilados (PRATT et al., 2007; ZANNE et al., 2010). A alometria parece ser regulada em toda a escala da planta para que a demanda e o fornecimento de água sejam compatíveis (BRODRIBB, 2009). As espécies da savana amazônica apresentam estratégias divergentes. Porém, essa coordenação entre folha e lenho é observada para o equilíbrio do abastecimento de água.

A diminuição da condutância estomática é acompanhada por um declínio na fotossíntese foliar e aumento da eficiência do uso da água, com maior controle estomático na estação seca (JANSSEN et al., 2020). Declínios na condutância hidráulica e condutância estomática com a diminuição do potencial de água do xilema são semelhantes (BRODRIBB et al., 2003), sugerindo que a vulnerabilidade hidráulica do xilema e a sensibilidade estomática são fortemente coordenadas (MEINZER et al., 2008b; FONTES et al., 2018; MARÉCHAUX et al., 2018). O mecanismo de condutância estomática responde à forma como a planta lida com o déficit hídrico e a

demanda de evapotranspiração do ambiente. Porém, entender isso e a arquitetura hidráulica do xilema expande nosso conhecimento mecanicista sobre a planta de forma integrada. Esses mecanismos podem responder com diferentes estratégias em plantas que coexistem, convergindo em estruturas seguras, porém, em órgãos diferentes.

O estudo da arquitetura hidráulica do xilema explicou o comportamento estrutural e fisiológico das folhas. As espécies *N. guianensis* e *A. discolor* são mais eficientes no uso da água, com maior controle da transpiração, incorporando e fixando mais ^{13}C nos tecidos foliares. Com maior controle estomático, uma fração menor do lúmen pode ser necessária para sustentar a demanda de evapotranspiração dessas espécies. Além disso, esse controle da abertura estomática pode ser uma estratégia para evitar a cavitação no xilema, uma vez que ambas as espécies possuem elementos de vasos longos e de maior diâmetro. O diâmetro do vaso determina diretamente a eficiência do transporte de água, e a hipótese de que há um *trade-off* entre a segurança e a eficiência do xilema tem sido frequentemente levantada (GLEASON et al., 2016). Esta hipótese propõe que a anatomia do xilema impulsiona segurança e eficiência, mas que as características do vaso não podem promover segurança e eficiência ao mesmo tempo. Esse resultado sugere uma coordenação entre os mecanismos da folha e do lenho, e a forma como isso acontece parece trazer mais segurança ao xilema dessas plantas.

As outras espécies — *K. rubriflora*, *M. radula*, *S. versicolor*, *P. cachimboensis*, e *M. guianensis* — são menos eficientes no uso da água com menor controle estomático. Este mecanismo é apoiado por estruturas anatômicas da madeira que demonstram um sistema hidráulico seguro para suportar o aumento da condutância estomática. Este grupo de espécies apresenta o xilema secundário estruturado com uma maior frequência de elementos de vasos curtos, com membranas das pontoações espessas e vasos de menor diâmetro, aumentando com segurança a fração de lúmen para transporte de água. Tyree & Zimmermann (2002); Lens et al. (2011) mostraram que o agrupamento dos vasos pode melhorar a resistência à embolia. Por outro lado, Loepfe, Martinez-Vilalta, Piñol & Mencuccini (2007) e Martínez-Vilalta et al. (2012) sugeriram o contrário, ou seja, alto agrupamento dos vasos está relacionada à baixa segurança, aumentando a probabilidade de propagação de embolia. Observamos que as espécies mais resistentes à embolia apresentam maior agrupamento dos vasos e apresentam a pontoação intervascular com membranas mais espessas. Portanto, esses achados

demonstram que vasos mais agrupados com membranas espessas contribuem para a resistência à embolia.

Divergência local em vulnerabilidade a embolia

As espécies estudadas divergem amplamente quanto à sua vulnerabilidade à embolia. Observamos espécies extremamente vulneráveis, como *N. guianensis* ($P_{50} = -1.66$ MPa), coexistindo com espécies resistentes à seca, como *P. cachimboensis* (-5.07 MPa), *M. guianensis* (-4.56 MPa), *S. versicolor* (-4.40 MPa), e *K. rubriflora* (-3.87 MPa). Essa variação também foi observada ao comparar as margens de segurança entre as espécies (Tabela 2). Jancoski (2020) analisou 28 espécies em diferentes fitofisionomias do Cerrado, incluindo o cerrado rupestre, uma fitofisionomia com características de solo raso e afloramentos rochosos semelhantes aos da savana amazônica. As espécies dominantes nesta área também apresentaram divergência local na vulnerabilidade à embolia, com P_{50} variando de -2,2 MPa para as mais vulneráveis a -4,4 MPa para as mais resistentes. A análise global por Choat et al. (2012), mostrado graficamente por O'Brien et al. (2017), apresenta dados compilados com valores de P_{50} para espécies de angiospermas em diferentes locais e sazonalidade. O P_{50} dessas espécies variou de acordo com o habitat, com os habitats úmidos tendo P_{50} menos negativo, enquanto os habitats secos tiveram P_{50} mais negativo. No entanto, a variação do P_{50} também foi observada dentro de cada local, o que mostra que a resistência à embolia não é o único mecanismo de adaptação à seca.

A adaptação das espécies em diferentes ambientes está associada à variabilidade genotípica (COCHARD; CASELLA; MENCUCINI, 2007) e aclimação às condições ambientais, como disponibilidade de água no solo (AWAD et al., 2010). Indivíduos da mesma espécie podem apresentar plasticidade fenotípica de acordo com a disponibilidade de água no solo ou plasticidade sob diferentes tipos de exposição ao estresse hídrico. Assim, espécies que apresentam características de resistência à seca possuem características anatômicas e fisiológicas adaptadas a uma dada variação na disponibilidade de água no solo (AWAD et al., 2010; LOPEZ et al., 2005).

Covariação e causalidade na estrutura e funcionamento das plantas

Os atributos P_{50} e HSM foram significativamente relacionados com o comprimento do elemento de vaso e espessura da membrana da pontoação intervascular. Este achado mostra que elementos de vasos curtos com membranas espessas garantem às espécies mais resistentes e segurança no transporte de água. Tem sido sugerido que a espessura da membrana da pontoação é um dos principais determinantes da resistência à embolia em vasos em angiospermas (LENS et al., 2011; LI et al., 2016; DÓRIA et al., 2018; TRUEBA et al., 2019). Aqui, além da espessura da membrana da pontoação, o tamanho do elemento de vaso também foi um preditor de resistência à embolia. Por outro lado, as espécies mais vulneráveis possuem elementos de vasos longos com diâmetros maiores. Nesse caso, a segurança do transporte é garantida pelo aumento da espessura das paredes dos vasos, do comprimento da fibra que acompanha o alongamento dos vasos e do parênquima radial. As paredes dos vasos precisam fornecer resistência mecânica suficiente para evitar implosão dos vasos sob tensão, especialmente se um vaso cheio de água tocar e um vaso embolizado (HACKE et al., 2001; SPERRY; HACKE; WHEELER, 2005). Um estudo com 800 espécies de árvores na China descobriu que o parênquima axial está relacionado à condutividade hidráulica teórica e o parênquima radial está relacionado ao suporte mecânico (ZHENG; MARTÍNEZ-CABRERA, 2013), o que pode explicar o aumento do parênquima radial em espécies com maior área de lúmen.

Chen et al. (2020) obtiveram resultados semelhantes para 10 espécies em um habitat árido de calcário na China. Seus resultados mostraram que a resistência à embolia se correlacionou positivamente com os indicadores de resistência mecânica do xilema e negativamente com a fração do parênquima axial. Os autores sugeriram que as espécies de árvores com mais parênquima axial podem não precisar de alta resistência à embolia para se adaptar à seca. Nesse caso, é provável que o reparo da embolia seja garantido por água e carboidratos não estruturais armazenados no parênquima. Neste estudo, o xilema ao nível do tecido parenquimático não foi analisado, mas a variação na quantidade de parênquima axial e radial entre as espécies foi observada nas imagens anatômicas. Sugerimos que a ação do parênquima ajuda espécies vulneráveis a resistir às condições ambientais da savana amazônica.

Uma base de estudos anatômicos e fisiológicos é essencial para a compreensão dos mecanismos das espécies em ambientes sazonais. Uma ampla gama de características da folha e da madeira foi examinada, e há evidências claras de mudanças na arquitetura hidráulica das espécies. A principal novidade deste estudo mostra que não

há convergência de estratégias para as espécies serem dominantes neste ambiente, mas sim um conjunto de atributos anatômicos e hidráulicos que variam entre si, conferindo adaptação e refletindo respostas específicas de cada planta à seca. O comprimento do elemento do vaso e a espessura da membrana da pontoação explicaram a resistência à embolia. Nossos resultados enfatizam a importância funcional da membrana da pontoação intervascular evitando a propagação de ar no xilema e demonstram que o comprimento do elemento de vaso também pode ser um preditor de resistência à embolia. Estudos futuros são necessários com um conjunto maior de espécies, levando em consideração a planta de forma integrada em diferentes ambientes. Essas estruturas podem ser determinadas como preditores de resistência à embolia em ambientes sazonais.

4.4 Conclusão

Este estudo fornece novos insights sobre as diferentes estratégias que as plantas podem desenvolver de forma integrada e representa o primeiro trabalho para estimar a resistência à embolia do xilema em espécies de savana amazônica. Nossos resultados demonstram que espécies que habitam um ambiente restritivo podem exibir diferentes formas de tolerância à seca com diferentes estratégias de vida. Mostramos que diferentes estratégias das espécies têm consequências semelhantes na manutenção de um balanço hídrico favorável. Estratégias distintas para lidar com a seca permitiram ampla divergência quanto à vulnerabilidade à embolia. As estratégias que selecionaram alta resistência à embolia do xilema são explicadas pelo tamanho do elemento do vaso e espessura da membrana da pontoação intervascular. As previsões climáticas futuras podem ser usadas para testar se a diversidade de estratégias persistirá na comunidade vegetal ou se irá favorecer um tipo único de estratégia, mudando a composição de espécies das savanas amazônicas e afetando o funcionamento do ecossistema.

5 VARIÁVEIS AMBIENTAIS EXPLICAM A ARQUITETURA HIDRÁULICA DAS ESPÉCIES LENHOSAS EM SAVANAS NEOTROPICAIS?

As savanas neotropicais são um ecossistema caracterizado por uma grande variação na disponibilidade de recursos em escalas global, regional e local (SARMIENTO, 1983; GOTTSBERGER; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, 2006). As propriedades do solo e, especialmente os regimes hídricos do solo, desempenham um papel importante na regulação da composição das espécies e seus aspectos funcionais (FRANCO, 2002; SANKARAN et al., 2005; HARIDASAN, 2008). As características edáficas atuam como fortes filtros na seleção das espécies neste ecossistema (HARIDASAN, 2008). Além das condições edáficas, a sazonalidade das chuvas também desempenha um papel importante na estrutura e na dinâmica das comunidades (EAMUS et al., 1999; VINCENS; GARCIN; BUCHET, 2007; ZHANG; ZHU; CAO, 2007). As plantas que crescem em sistemas sazonais comumente exibem mecanismos para lidar com os longos períodos de seca. Essas adaptações consistem em ajustar os atributos da folha e do lenho com o intuito de favorecer o armazenamento e/ou evitar a perda da água por evapotranspiração (BALDOCCHI; VERFAILLIE 2020). As plantas em condições de escassez hídrica impõem controles rígidos sobre a condutância estomática, a fim de evitar a perda excessiva de água sem comprometimento significativo da assimilação de CO₂ (MEINZER et al., 1999; PRIOR; BOWMAN; EAMUS, 2004; FRANCO et al., 2005). Além disso, as plantas podem estabelecer reservatório alternativos de armazenamento de água nos tecidos das folhas e caules para posterior mobilização da água em períodos de menor disponibilidade hídrica e armazenamento de água nos tecidos do caule (ROJAS-JIMÉNEZ; HOLBROOK; GUTIÉRREZ-SOTO, 2007), sendo estas algumas das estratégias mais comuns.

Os eventos mundiais de declínio do crescimento e, especialmente a mortalidade das árvores em áreas propensas à seca, tornam urgente o entendimento das respostas fisiológicas a este fator, usando na análise todos os órgãos da planta (ALLEN et al., 2010). Esse entendimento é especialmente importante, visto que as previsões climáticas preveem um aumento na frequência e intensidade dos eventos de seca (DAI, 2013). Recentemente, foram registrados eventos de mortalidade florestal induzidos pela seca relacionados às mudanças climáticas (FONTES et al., 2020; OLIVEIRA et al., 2019), mostrando a necessidade de se investir na compreensão sobre as estratégias de

resistências das plantas que crescem sob as limitações de água. Embora muitos fatores estejam envolvidos em eventos de mortalidade florestal, a falha hidráulica parece ser comum a todos (ADAMS et al., 2017). Intimamente ligada à falha hidráulica está à anatomia da madeira, incluindo os tipos celulares do xilema (vasos, fibras, parênquima axial e radial), que podem, potencialmente, fornecer informações sobre os limites de mortalidade ou resiliência das árvores (O'BRIEN et al., 2017).

As plantas podem ajustar o uso eficiente da água e a segurança hidráulica por meio de respostas coordenadas entre atributos que regulam a condutividade hidráulica e a transpiração foliar (SPERRY, 2000; BRODRIBB; MCADAM, 2011; CHOAT et al., 2012). Embora as propriedades do xilema, como por exemplo, o diâmetro do vaso e estrutura da membrana da pontoação, forneçam um controle de longo prazo, os estômatos ajustam dinamicamente a transpiração da folha (COCHARD; BRÉDA; GRANIER, 1996; WOODRUFF; MEINZER; LACHENBRUCH, 2008). Portanto, estudos que abordem os mecanismos de transporte de água de forma integrada (lenho e folha) em espécies de formações savânicas, oferecem uma oportunidade de entender o funcionamento desses ecossistemas e, conseqüentemente, contribuir para predições futuras dessas comunidades mediante as mudanças climáticas.

Dentre as formações savânicas do Cerrado *sensu stricto* estão o cerrado rupestre (CR) e o cerrado típico (CT), os quais diferem entre si principalmente quanto ao substrato sobre o qual estão estabelecidos. O CR ocorre sobre relevo íngreme e solos rasos com afloramentos rochosos (RIBEIRO; WALTER, 2008) classificados como Neossolos Litólicos (BENITES et al., 2007). Por outro lado, o CT ocorre em relevo plano ou suavemente ondulado e sobre solos profundos classificados, principalmente como Latossolos (RIBEIRO; WALTER, 2008). Além dessas fitofisionomias localizadas no domínio fitogeográfico Cerrado, existem os enclaves de savana, conhecidos como savanas amazônicas (SAR) localizados na bacia Amazônica. As savanas amazônicas são manchas isoladas de habitats abertos com flora distinta da floresta amazônica, encontradas dentro de uma matriz extensa de floresta tropical (VIANA et al., 2016; DEVECCHI et al., 2020). Estes enclaves são caracterizados pela composição, estrutura e ecologia distintas das espécies em comparação com as formações savânicas do Cerrado do Brasil Central e outras regiões da América do Sul, devido às suas afinidades com os sistemas de florestas tropicais adjacentes (ZAPPI et al., 2011; DE CARVALHO; MUSTIN, 2017; DEVECCHI et al., 2020).

Nosso objetivo é investigar como as condições climáticas de precipitação, evapotranspiração, déficit de pressão de vapor e espessura equivalente de água no solo determina as estratégias anatômicas e funcionais ligadas a tolerância à seca. Uma savana amazônica com alta precipitação anual (~ 2.180 mm) foi contrastada com duas fitofisionomias do Cerrado (cerrado típico e cerrado rupestre), com precipitação anual de (~ 1.500 mm). Para isso, foram medidos atributos da folha, do lenho e do funcionamento hidráulicos de vinte e oito espécies lenhosas dominantes, tornando este estudo o mais abrangente até o presente sobre estratégias de tolerância à seca em plantas de savanas neotropicais. A fim de entender como as espécies se ajustam as heterogeneidades ambientais existentes entre as diferentes formações savânicas buscamos responder as seguintes perguntas:

- (i) Como as diferenças nas variáveis ambientais se relacionam ao conjunto de atributos morfoanatômicos e hidráulicos? Qual a importância dos fatores edáficos ao contrastarmos ambientes savânicos?
- (ii) As relações entre os atributos da arquitetura hidráulica da folha e do lenho mudam de acordo com as características ambientais dos tipos de savana estudados?
- (iii) Existe convergência dos atributos para uma arquitetura hidráulica segura e/ou eficiência nas savanas neotropicais?

5.1 Materiais e métodos

Área de estudo

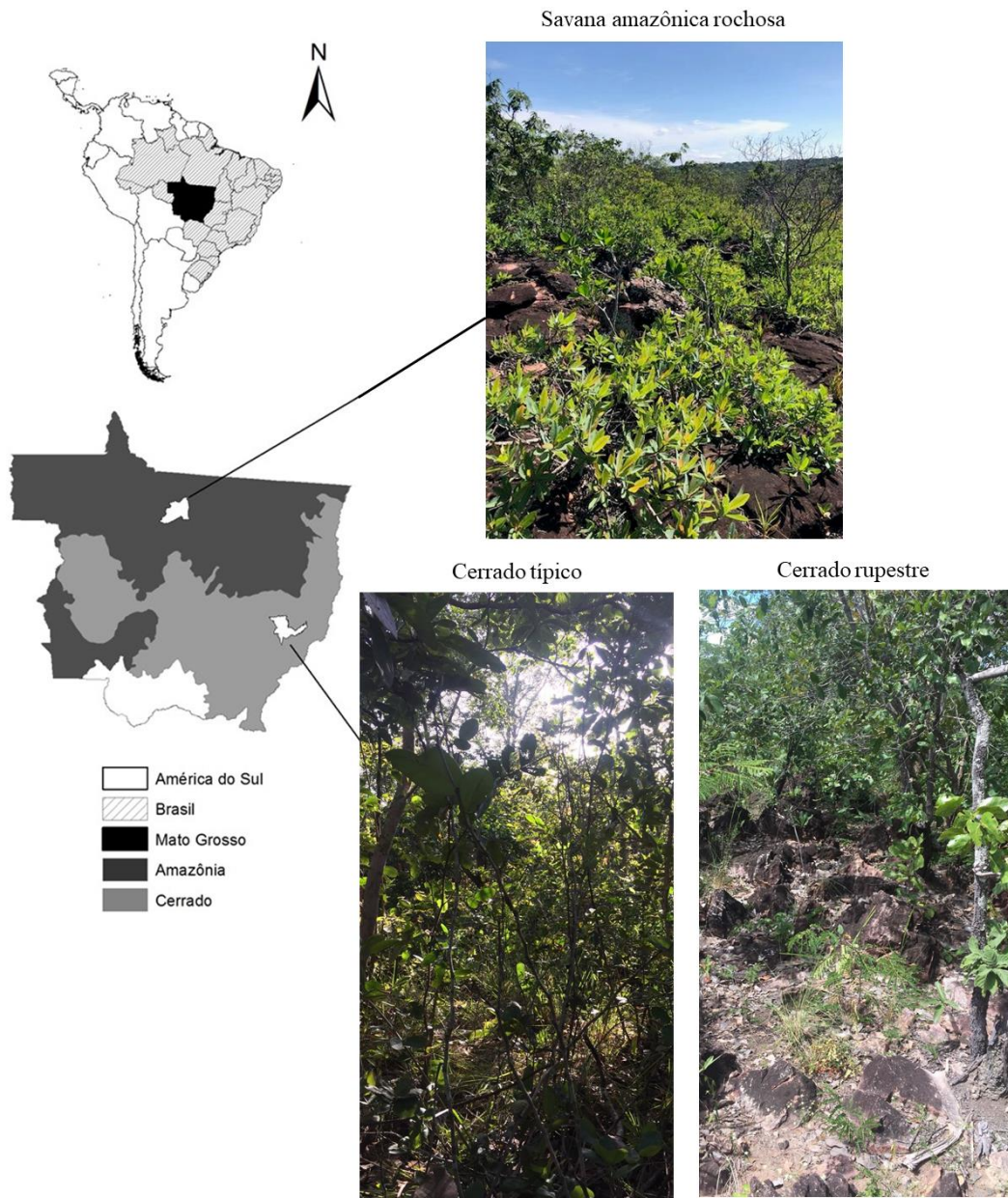
Para realização deste estudo foram selecionadas três savanas neotropicais com diferentes tipos de solo e precipitação, localizadas nos municípios de Nova Canaã do Norte (savana amazônica) e Nova Xavantina (cerrado típico e cerrado rupestre) no Estado do Mato Grosso, Brasil (Figura 14).

A savana amazônica é um enclave de vegetação savânica sobre afloramentos rochosos que ocorre no interior do Bioma Amazônico, apresentando relevo íngreme com solos rasos e distróficos. O clima é equatorial (Am) quente e úmido, segundo a classificação de Köppen, com temperaturas média anual acima de 28° C (ALVARES et

al., 2013). A precipitação total anual pode chegar a 2.180 mm, com duas estações bem definidas: chuvosa de novembro à março (~1.450 mm) e seca de junho à setembro (~108 mm) (ALVARES et al., 2013), os meses de outubro, abril e maio são meses de transição das estações.

O cerrado típico (CT) é um subtipo de cerrado sentido restrito, apresentando vegetação predominantemente arbóreo-arbustiva, com cobertura de 20 a 50% e alturas entre 3 e 6 m (RIBEIRO; WALTER, 2008) e solo do tipo Latossolo Vermelho-Amarelo, distróficos, ácidos e álicos (JUNIOR; HARIDASAN, 2005). O cerrado rupestre (CR) apresenta vegetação savânica arbustiva e subarbustiva, está a 340 e 400 m de altitude, sobre cristas de serra estreitas e alongadas, em terreno acidentado e Litossolo com intenso afloramento rochoso de quartzito. O clima da região é do tipo Aw, de acordo com a classificação de Köppen (ALVARES et al., 2013), com temperatura média anual de 25° C e precipitação anual em torno de 1.550 mm (MARIMON et al., 2014) com períodos chuvoso de novembro a março (~1.220 mm) e seco de junho a setembro (~70 mm) os meses de outubro, abril e maio são meses de transição das estações,

Figura 14 - Localização das savanas neotropicais.



Legenda: Nova Canaã do Norte: savana amazônica rochosa. Nova Xavantina: cerrado típico e cerrado rupestre amostrada no estado do Mato Grosso, Brasil. (Fotos: acervo pessoal).

Seleção das espécies e coleta de dados

Para avaliar o funcionamento anatômico e hidráulico das comunidades, as espécies mais abundantes foram selecionadas totalizando 60% da biomassa vegetal de cada área (Tabela 6). As espécies foram selecionadas por levantamentos florísticos e fitossociológicos conduzidos por Souza (2017) e Pessoa (2014), nos quais foram amostrado um hectare em cada fitofisionomia. Foram selecionados três indivíduos por espécies para a coleta de folhas completamente expandidas. Os mesmos indivíduos foram usados para a coleta do lenho através do método não destrutivo da amostragem por Sonda Pressler.

Tabela 6 - Lista das espécies dominantes nas savanas neotropicais a partir dos inventários florísticos realizados nas áreas.

Família	Espécies (savana amazônica)	DA
Calophyllaceae	<i>Kielmeyera rubriflora</i> Cambess.	163
Fabaceae	<i>Parkia cachimboensis</i> H.C.Hopkins	126
Melastomataceae	<i>Macairea radula</i> (Bonpl.) DC.	94
Euphorbiaceae	<i>Alchornea discolor</i> Poepp.	59
Marcgraviaceae	<i>Norantea guianensis</i> Aubl.	59
Simaroubaceae	<i>Simarouba versicolor</i> A.St.-Hil	38
Euphorbiaceae	<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	34
Família	Espécies (cerrado rupestre)	DA
Vochysiaceae	<i>Qualea parviflora</i> Mart.	167
Dilleniaceae	<i>Davilla elliptica</i> St. Hil	114
Malpighiaceae	<i>Heteropterys byrsonimifolia</i> A.Juss	79
Myrtaceae	<i>Eugenia aurata</i> O.Berg	71
Fabaceae	<i>Vatairea macrocarpa</i> (Benth.) Ducke	65
Vochysiaceae	<i>Qualea multiflora</i> Mart.	65
Fabaceae	<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	52
Calophyllaceae	<i>Kielmeyera rubriflora</i> Cambess.	50
Lythraceae	<i>Lafoensia pacari</i> A. St.-Hil.	37
Sapindaceae	<i>Magonia pubescens</i> A.St.-Hil.	35
Fabaceae	<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne	33
Família	Espécies (cerrado típico)	DA
Vochysiaceae	<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	217
Vochysiaceae	<i>Qualea parviflora</i> Mart.	184
Myrtaceae	<i>Myrcia lanuginosa</i> O.Berg	127
Lythraceae	<i>Lafoensia pacari</i> A. St.-Hil.	104

Vochysiaceae	<i>Vochysia rufa</i> Mart.	71
Calophyllaceae	<i>Kielmeyera rubriflora</i> Cambess.	61
Icacinaceae	<i>Emmotum nitens</i> (Benth.) Miers	57
Proteaceae	<i>Roupala montana</i> Aubl.	56
Calophyllaceae	<i>Kielmeyera coriácea</i> Mart. & Zucc.	55
Combretaceae	<i>Buchenavia tomentosa</i> Eichler	50

Legenda: DA – densidade absoluta (número de indivíduos.ha⁻¹).

Atributos foliares

Para determinação da área foliar foram coletadas cinco folhas completamente expandidas de três indivíduos nas três áreas de estudo, as folhas foram escaneadas para a mensuração da área foliar por meio do sistema digital de processamento de imagens Image J. Discos foliares de 0,5 cm foram retirados em cada uma das folhas coletadas para se determinar a massa foliar por área (MFA) e a suculência (SUC). Os discos foram hidratados em água destilada por 24 horas e sua massa saturada foi medida em uma balança digital (Shimadzu modelo AY220, Japan) e a espessura (mm) medida com um paquímetro digital (Stainless Hardened, Switzerland). Os discos hidratados foram colocados em estufa a 55 °C por 72 horas para obtenção da massa seca. A partir destes valores foram calculados a SUC (g.m⁻²), que é o resultado da diferença entre a massa saturada e a massa seca dividida pela área dos discos utilizados, e a MFA (g.m⁻²) que é a razão entre a massa seca dos discos por sua área (KLUGE; TING, 2012).

Composição isotópica de $\delta^{13}C$

Para a determinação do $\delta^{13}C$ foram selecionadas cinco folhas de três indivíduos para cada espécie. As folhas foram secas em estufa a 60°C por 72h e posteriormente maceradas. Após a maceração, as cinco folhas por indivíduo foram homogeneizadas separadamente. O material homogeneizado posteriormente foi pesado (1,5 mg) em balança analítica de precisão. Os dados foram obtidos em um espectrômetro de massa Thermo Finnigan Delta V Advantage acoplado a um analisador elementar Flash 2000 (Thermo 26 Fisher Scientific, Bremen, Germany) do Laboratório de Ciências Ambientais da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Pee Dee Belemnite (PDB) foi usado como valor padrão para C. A precisão analítica foi de \pm

0,1%, enquanto a precisão das composições elementares e isotópicas foi determinada por padrão certificado (Protein OAS/IsotopeCert 114859; Elemental Microanalysis).

Atributos do lenho

Amostras do xilema secundário foram seccionadas (15-20 μm de espessura) nos planos, tangencial transversal e longitudinal usando um micrótomo deslizante (SM2010 R, LEICA, Alemanha). Os cortes foram clarificados em hipoclorito de sódio (50%) e água acidulada (0,1%); desidratado em uma série ascendente de etanol (50% a 100%) (JOHANSEN, 1940); corado com azul Astra e Safranina hidroalcolólica; e imerso em Xilol P.A. As lâminas permanentes foram confeccionadas com resina sintética Entellan® (Merck). A maceração do material do lenho seguiu Franklin (1945), conforme modificado por Kraus & Arduin (1997). Pequenos fragmentos do lenho foram retirados de cada amostra e colocados em frascos contendo uma solução macerante de ácido acético glacial e peróxido de hidrogênio (1:1). Os frascos foram lacrados e colocados em estufa a 60 °C por 24 horas, ou até a completa dissociação das células. O material foi então lavado em água destilada, corado com Safranina aquosa a 1% e montado em lâminas semipermanentes com glicerina (SASS, 1951).

A análise quantitativa foi realizada em 12 lâminas por indivíduo. Todas as descrições, contagens e medições celulares seguiram os padrões do IAWA Committee (1989). Lâminas permanentes e semipermanentes foram analisadas em microscópio de luz de campo de luz (Axioplan, ZEISS, EUA), com captura de imagens por câmera acoplada (Power Shot A640, CANON, EUA). As imagens obtidas foram processadas e analisadas utilizando sistema digital de processamento de imagens Image-Pro Plus (Media Cybernetics, EUA). Para análise dos tipos celulares do xilema, foram selecionadas fotos por indivíduo no plano transversal, e os tipos celulares foram coloridos manualmente (vasos, fibras, parênquima axial e radial) com auxílio do programa GIMP (Programa de manipulação de imagem, versão 2.10). Posteriormente, foi calculada a área das diferentes cores no programa ImageJ. Por fim, as áreas dos tipos celulares foram obtidas por imagem, e calculada a média de 15 imagens por indivíduo e obtido a porcentagem de cada tecido por indivíduo.

Densidade da madeira

A densidade da madeira foi calculada medindo o volume fresco das amostras de madeira pelo deslocamento de uma coluna de água (WILLIAMSON; WIEMANN, 2010). As amostras foram imersas em um béquer contendo água em cima de uma balança digital. O volume da amostra foi o peso da água deslocada (por exemplo, 1g = 1 cm³). A massa seca foi obtida por secagem das amostras em estufa a 105 °C por 72 horas. A densidade da madeira foi então calculada como:

$$DM = Dm/Dv \text{ (Eq 1)}$$

onde, DM = densidade da madeira (g.cm⁻³), Dm = massa seca e Dv = volume deslocado.

Condutividade hidráulica teórica

A condutividade hidráulica teórica (K_{th}) foi calculada para cada indivíduo amostrado a partir da área do lúmen do vaso usando a equação de Hagen-Poiseuille:

$$K_{th} = \pi D^4 / 128 \eta \text{ (Eq 2)}$$

onde, K_{th} = condutividade hidráulica teórica em kg.s⁻¹.m⁻¹.MPa⁻¹, η = viscosidade da água a 20°C (1,002 x 10⁻³ Pa.s) e D = diâmetro equivalente do vaso.

Como as seções transversais dos vasos não são círculos perfeitos, a área do lúmen do vaso foi usada para calcular o diâmetro equivalente do vaso (d) (SCHOLZ et al., 2013) como:

$$D = \sqrt[4]{A \cdot \pi} \text{ (Eq 3)}$$

onde, A = área do lúmen do vaso.

Coleta das variáveis ambientais

Os dados de precipitação e temperatura mensal foram extraídos do banco de dados WorldClim 2.0 (<http://worldclim.org/version2>). Os dados de umidade relativa das fitofisionomias do Cerrado em Nova Xavantina foram extraídos do banco de dados do Instituto Nacional de meteorologia (<https://portal.inmet.gov.br/>). Os dados da savana amazônica em Nova Canaã do Norte foram fornecidos pela Usina Hidrelétrica de Colider pela unidade meteorológica que coleta os dados desta área.

Obtivemos os dados climáticos de 2005 à 2017 através da plataforma Google Earth Engine (<https://code.earthengine.google.com/>) e selecionamos os dados da década 2007-2017. Os dados foram obtidos a partir de dados de grade de $1 \times 1 \text{ km}^2$ com as taxas mensais de evapotranspiração a partir do MODIS Global Evapotranspiration Project – MOD16, disponíveis em <http://ntsg.umd.edu/> e de espessura equivalente da água no solo (desvios de massa em termos de extensão vertical da água líquida em centímetros) coletadas pelos satélites da Gravity Recovery and Climate Experiment (GRACE), disponíveis em <http://grace.jpl.nasa.gov/data/get-data/monthly-mass-grids-land/> (SWENSON, 2012). Após a triagem das variáveis foi calculado o índice de sazonalidade e o déficit de pressão de vapor.

Para evidenciar a diferença entre o período seco e o período chuvoso das áreas, foram avaliados dados de precipitação, evapotranspiração e referências, conforme (ALVARES et al., 2013; LEE et al., 2013; GIARDINA et al., 2018) para excluir meses de transição climática e delimitar o período seco na região de junho a setembro e período chuvoso de novembro a março.

Déficit de pressão de vapor (DPV)

Através dos dados da temperatura média (T_{med}), foi possível calcular a pressão de saturação de vapor(es), através da equação de Tetens (VIANELLO; ALVES, 2004).

$$es = 0,6108 \times 10^{(7.5 \times T_s) / (273.3 + T_s)} \text{ (Eq 4)}$$

onde, es = Pressão de saturação de vapor em kPa e T_s = Temperatura em °C

A pressão de vapor atual (ea) é obtida em função da umidade relativa média do ar (UR_{med}) e da pressão de saturação de vapor (es).

$$ea = es \times UR_{med} \text{ (Eq 5)}$$

onde, ea= Pressão de vapor atual em kPa, es= Pressão de saturação de vapor em kPa e UR_{med} = Umidade relativa média.

O déficit de pressão de vapor (DPV) é calculado a partir da diferença entre a pressão de saturação de vapor (es) e pressão atual de vapor (ea).

$$DVP = es - ea \text{ (Eq 6)}$$

onde, DPV = Déficit de pressão de vapor em kPa, e_s = Pressão de saturação de vapor em kPa e e_a = Pressão de vapor atual em kPa.

Análises Estatísticas

Todas as análises foram realizadas no ambiente R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2020). As estatísticas descritivas (média, mediana, desvio-padrão e coeficiente de variação) foram calculadas e a normalidade e homocedasticidade dos dados foram testadas. Para avaliar a possível colinearidade entre as variáveis foi calculado o fator de inflação de variância. Para observação da variação intra e interespecífica das variáveis foram realizados *boxplots* por espécie e por fitofisionomia, e um teste de médias não-paramétrico de Kruskal-Wallis foi realizado, utilizando o teste de Dunn como análise *a posteriori*. Os valores de p dos testes significativos foram corrigidos pelo teste de múltiplas comparações de Bonferroni.

Para analisar as correlações entre variáveis dependentes e independentes foi realizada uma matriz de correlação par a par pelo método de Spearman visto que algumas das variáveis não apresentavam distribuição normal. Das correlações, foram consideradas somente os atributos diretamente relacionados com as hipóteses deste estudo para as relações par-a-par a seguir. As variáveis correlacionadas foram escolhidas para verificar a influência destas nas variáveis resposta (massa foliar por área, altura, densidade da madeira, condutividade hidráulica teórica e comprimento dos elementos de vaso).

A partir dessas correlações, foram criados modelos gerais linearizados (GLM), sendo todos os modelos construídos e testados para adequação da distribuição de erros e comparados com modelos nulos. As variáveis explicativas não significativas foram eliminadas das análises até a obtenção de um modelo mínimo adequado (CRAWLEY, 2013). Quando necessário, os modelos foram transformados e a função de máxima verossimilhança foi aplicada para atender as premissas de linearidade, normalidade, homocedasticidade e baixo leverage. Uma análise multivariada por componentes principais com as variáveis anatômicas e ambientais também foi realizada para determinar a possível ordenação de diferentes estratégias das plantas, selecionamos as características que mais contribuíram com a variação dos eixos para explicar o agrupamento das espécies.

5.2 Resultados

Variações morfoanatômicas e hidráulicas entre as savanas neotropicais

Variações dos atributos foliares e caulinares entre as espécies foram encontradas, evidenciando a existência de diferentes estratégias ecológicas entre as espécies e os ambientes amostrados de savanas (Figura 15, 16, 22). Os atributos que apresentaram diferenças entre as savanas neotropicais foram área foliar, massa foliar por área, densidade da madeira, espessura da parede da fibra, lúmen da fibra e fração de fibra (Figura 15 A, B, F, G, H, I). A suculência e comprimento dos elementos de vasos apresentaram diferenças apenas entre a savana amazônica e cerrado rupestre (Figura 15 C e J). O $\delta^{13}\text{C}$, altura das árvores e a fração dos vasos apresentaram diferenças entre o cerrado rupestre e cerrado típico (Figura 15 D, E, K). Por fim, a fração de parênquima axial apresentou diferenças apenas entre a savana amazônica e o cerrado típico (Figura 15 L). Através das análises interespecíficas foi possível observar que as espécies se ajustam a cada atributo funcional de forma independente, demonstrando respostas diferentes as heterogeneidades ambientais (Figura 16).

Relações entre atributos morfoanatômicos e hidráulicos

Correlações significativas foram encontradas entre as variáveis morfoanatômicas e hidráulica da folha e do lenho (Figura 17). A partir das correlações selecionamos os atributos relacionados com mecanismos de eficiência do uso da água, eficiência no transporte e resistência mecânica para as relações par-a-par (Figura 18, 19 e 20). A massa foliar por área aumentou com a suculência foliar nas três áreas de savanas ($f=32.74$; $p\leq 0.001$) (Figura 18^a) e com a densidade foliar no cerrado típico e no cerrado rupestre. Porém, na savana amazônica, a massa foliar por área diminuiu com a densidade foliar ($f=23.22$; $p\leq 0.001$) (Figura 18^B). A altura das plantas aumentou com a densidade da madeira ($f=4.36$; $p\leq 0.01$) (Fig. 19^a) e com a área foliar no cerrado típico e no cerrado rupestre, e diminuiu na savana amazônica ($f=16.25$; $p\leq 0.001$) (Figura 19^B). A densidade da madeira aumentou com $\delta^{13}\text{C}$ no cerrado típico e no cerrado rupestre, e

diminuiu na savana amazônica ($f=6.94$; $p>0.05$) (Figura 19C). A densidade da madeira aumentou com espessura da parede das fibras no cerrado típico, e diminuiu no cerrado rupestre e na savana amazônica ($f=10.45$; $p\leq 0.001$) (Figura 19D). Houve um aumento na densidade da madeira com o comprimento dos elementos de vasos no cerrado típico e diminuiu no cerrado rupestre e na savana amazônica ($f=16.24$; $p\leq 0.001$) (Figura 19E). Por fim, a densidade da madeira aumentou com o diâmetro tangencial dos vasos no cerrado rupestre e diminuiu no cerrado típico e na savana amazônica ($f=8.29$; $p\leq 0.01$) (Figura 19F).

A condutividade hidráulica teórica diminuiu com a maior frequência de vasos ($f=72.24$; $p\leq 0.001$) (Figura 20^a) e aumentou com a espessura da parede dos vasos ($f=15.85$; $p\leq 0.001$) (Figura 20B) nas três áreas de savana. O comprimento do elemento de vaso diminuiu com o lúmen das fibras ($f=24.45$; $p\leq 0.001$) (Figura 20C) e aumentou com a fração de parênquima axial ($f=16.98$; $p\leq 0.001$) (Figura 20D) também nas três savanas neotropicais. Nas relações encontradas entre a condutividade e o comprimento dos elementos de vasos, foram observadas estratégias de segurança no transporte de água, o aumento da condutividade é acompanhado pelo espessamento da parede dos vasos, aparentando ser uma estratégia para suportar a pressão mais negativa no xilema no período seco. Além disso, o aumento da fração do parênquima axial também pode auxiliar na reserva energética necessária para suportar os períodos secos nessas áreas.

Influência das variáveis climáticas, morfoanatômicas e hidráulicas no agrupamento espécies dominantes das savanas neotropicais

A análise de componentes principais (PCA) explicou 60.13% da variação total com os dois primeiros eixos (Figura 21). O primeiro eixo explica 45.03% da variação total e representa o agrupamento das espécies pelas variáveis climáticas juntamente com os atributos morfoanatômicos e hidráulicos. Ademais, foi observado que a savana amazônica é diferente do cerrado típico e do cerrado rupestre. Essa diferença é explicada principalmente pelo aumento das variáveis climáticas de evapotranspiração na seca, precipitação na seca, espessura equivalente do solo na chuva e déficit de pressão de vapor na seca, representando espécies com alta eficiência no uso da água, maior fração de fibra do xilema e vasos com paredes espessas. Enquanto o cerrado típico e o cerrado rupestre foram agrupados pelo aumento da evapotranspiração na chuva, maior

déficit de pressão de vapor na chuva e menor espessura equivalente de água no solo na seca, representando espécies com maior fração de vaso.

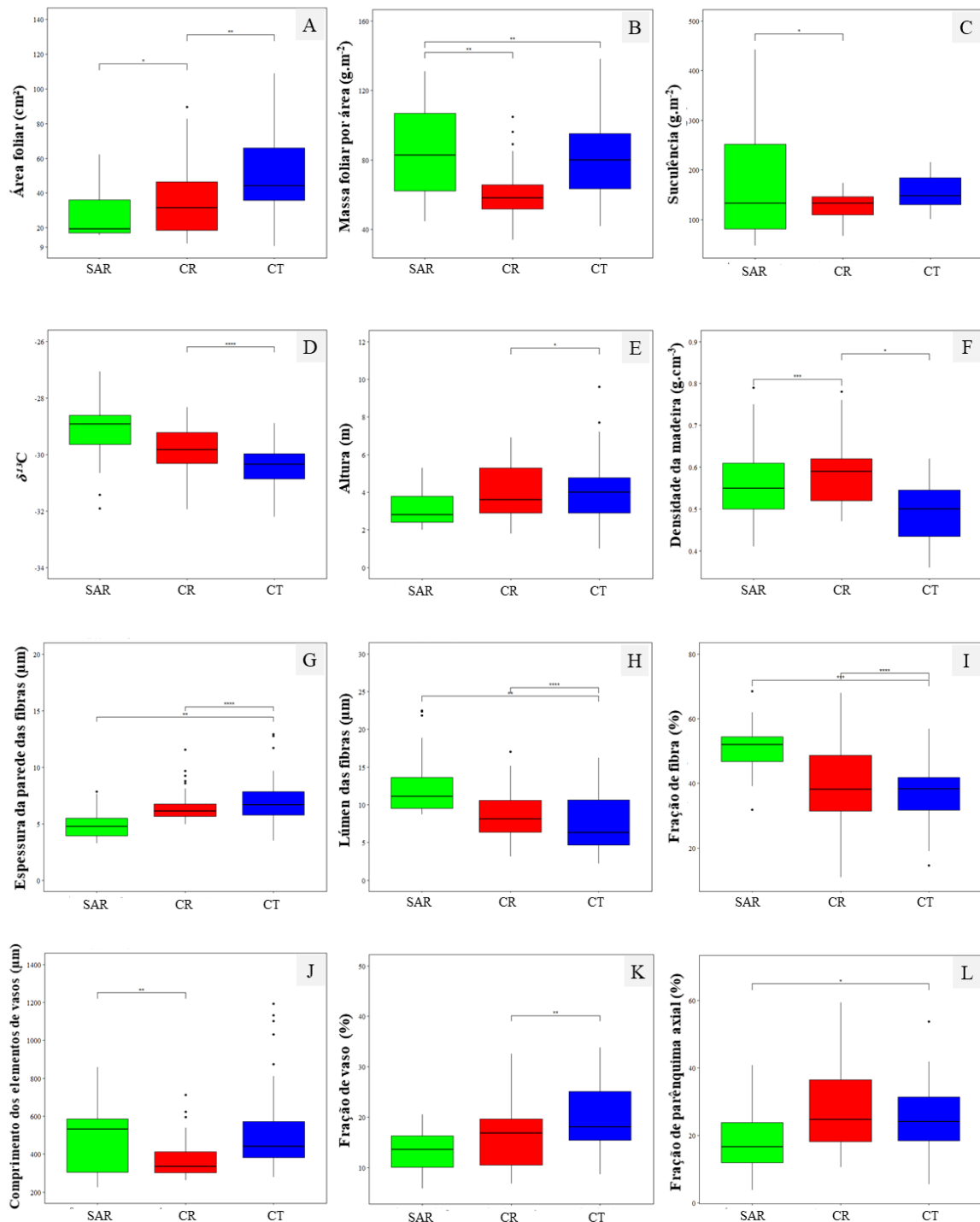
O segundo eixo de variação explica cerca de 15.10% da variação total, representando um grupo pequeno de espécies agrupadas pelo aumento do comprimento do elemento de vaso, aumento da fração de parênquima radial, aumento da espessura da parede da fibra e aumento da massa foliar por área. Outro grupo de espécies foi agrupada pelo aumento da fração de parênquima axial e densidade da madeira alta. Tantos os atributos do primeiro eixo como do segundo eixo separaram a savana amazônica do cerrado típico e do cerrado rupestre.

Tabela 7 - Variáveis ambientais das três savanas neotropicais (savana amazônica, cerrado típico e cerrado rupestre) para o período de uma década (2007-2017). SAR – savana amazônica rochosa; CT – cerrado típico; CR – cerrado rupestre.

Área	Valores médios	Período seco					Período chuvoso				
		PS	EVPS	DPVS	EASS	URS	PC	EVAC	DPVC	EASC	URC
SAR	2183.71	108.10	73.10	1.75	-13.77	61.42	1455.00	52.49	0.60	5.16	84.93
CT	1141.00	41.47	31.66	1.48	-13.25	65.29	1178.00	79.64	0.61	1.60	84.99
CR	1141.00	41.47	35.25	1.49	-13.25	65.29	1178.00	69.60	0.62	1.60	84.99

Legenda: Dados e códigos dos locais: precipitação média anual (mm); Precipitação no período seco (PS, mm) evapotranspiração média do período seco (EVPS, mm); Déficit de pressão de vapor, média do período seco (DPVS, kPa); espessura equivalente da água no solo, média do período seco (EASS, cm); Umidade relativa do ar, média do período seco (URS %); Precipitação no período chuvoso (PC, mm), evapotranspiração média do período chuvoso (EVPC, mm); Déficit de pressão de vapor, média do período chuvoso (DPVS, kPa) espessura equivalente da água no solo, média do período chuvoso (EASC, cm). Meses de estiagem: junho-setembro; meses chuvosos: novembro-março. Os valores médios são da década de 2007-2017.

Figura 15 - Variações entre as áreas de savanas neotropicais pela mediana dos atributos morfoanatômicos e hidráulicos da folha e do lenho.



Legenda: * indica diferença entre as áreas ao nível de significância de * $p < 0.05$; ** $p \leq 0.01$; *** $p \leq 0.001$.
SAR: savana amazônica rochosa; CR: cerrado rupestre; CT: cerrado típico.

Figura 16 - Variação intraespecífica e interespecífica dos atributos morfoanatômicos e hidráulicos da folha e do lenho das 28 espécies dominantes pertencentes a três savanas neotropicais.

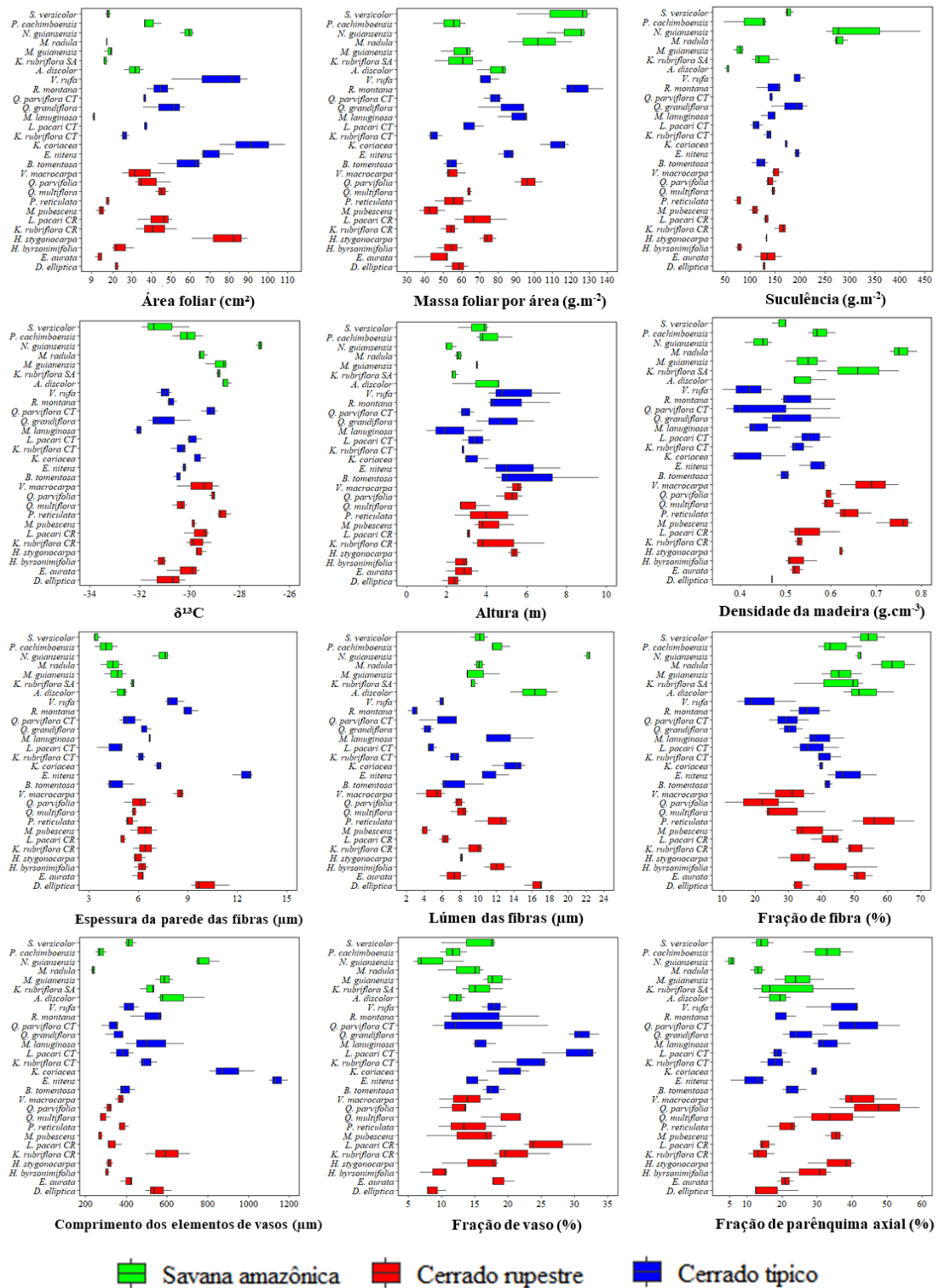
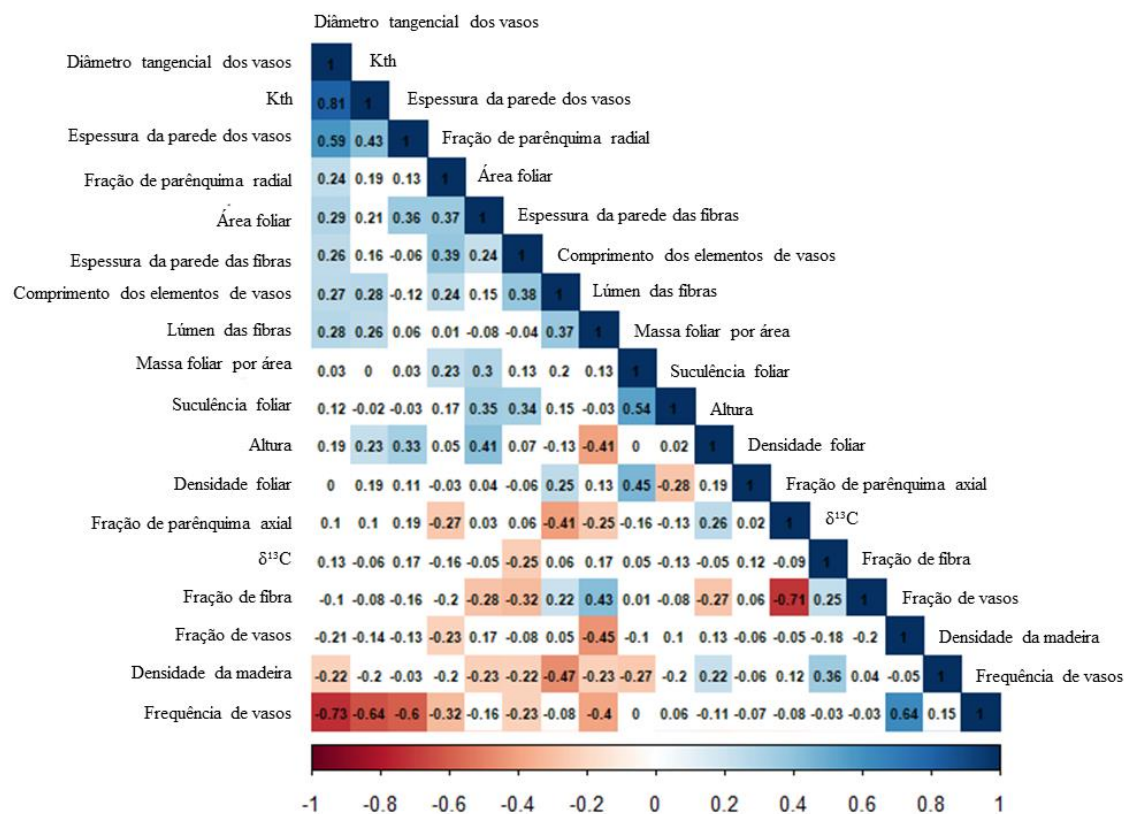
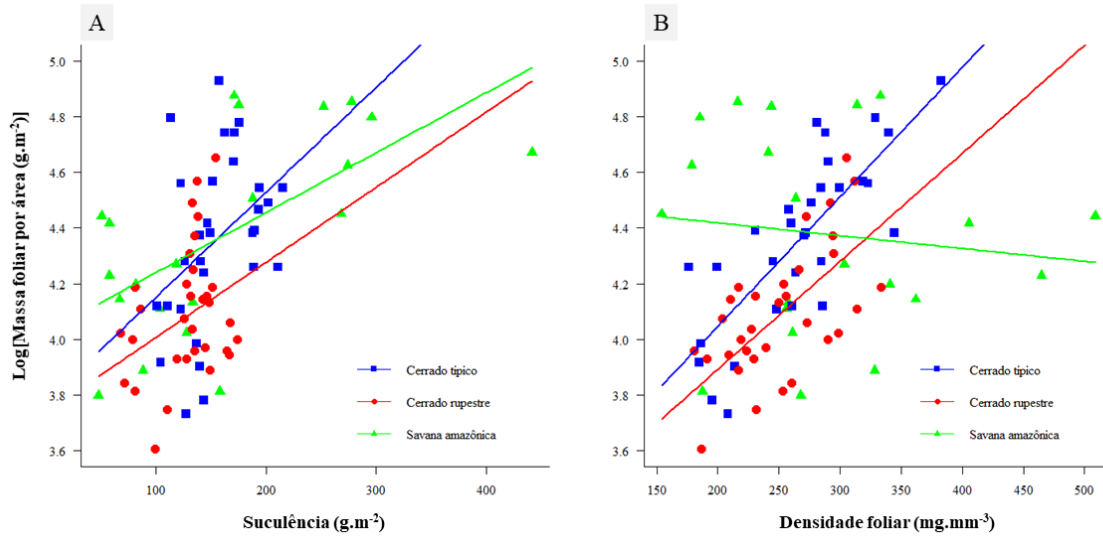


Figura 17 - Matriz do coeficiente de correlação de Spearman entre os atributos morfoanatômicos e hidráulicos da folha e do lenho.



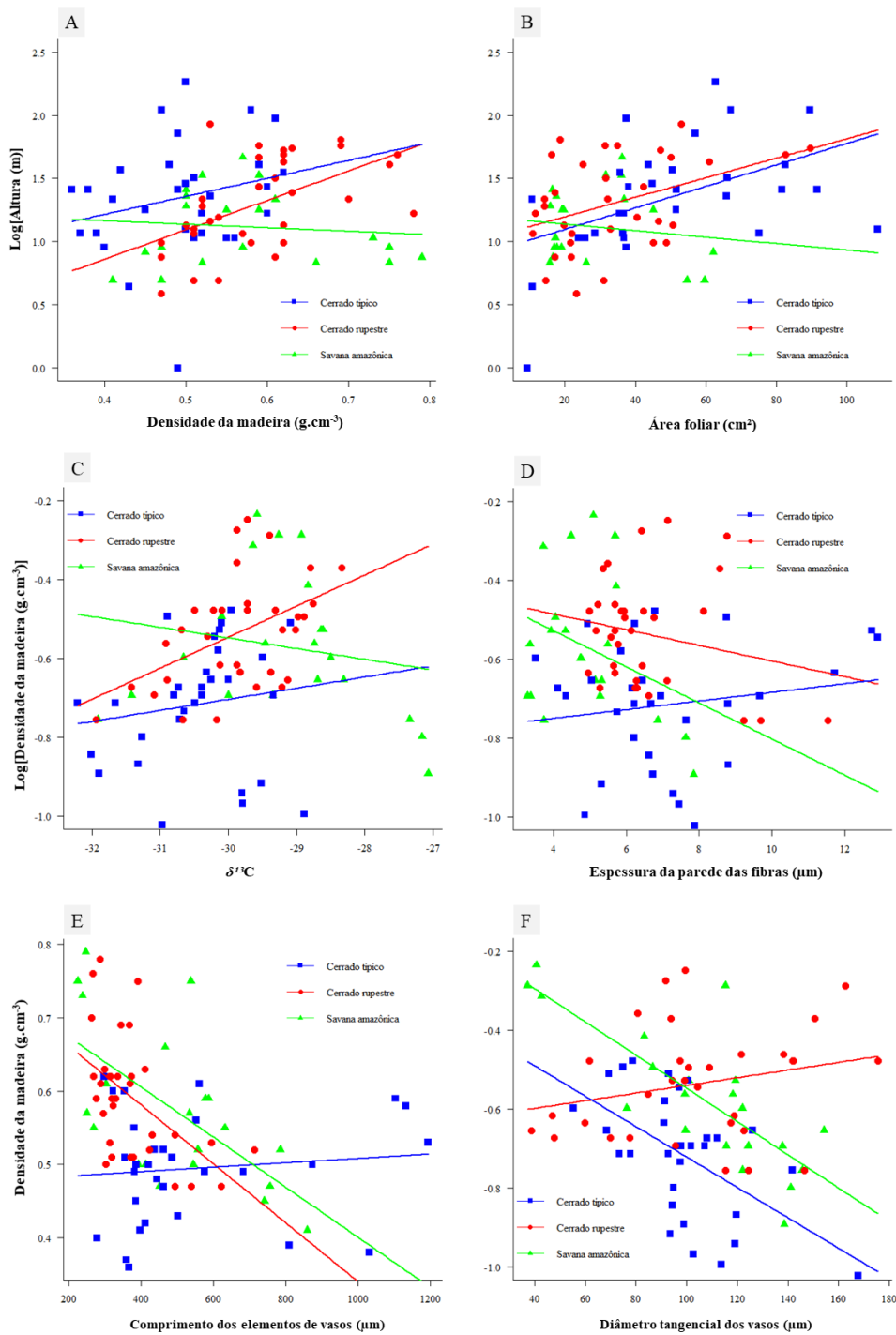
Legenda: Valores vermelhos indicam correlações negativas e azuis correlações positivas com níveis de significância de $p \leq 0.05$.

Figura 18 - Relações entre as variáveis morfológicas foliares das 28 espécies dominantes pertencentes a três áreas de savana neotropical.



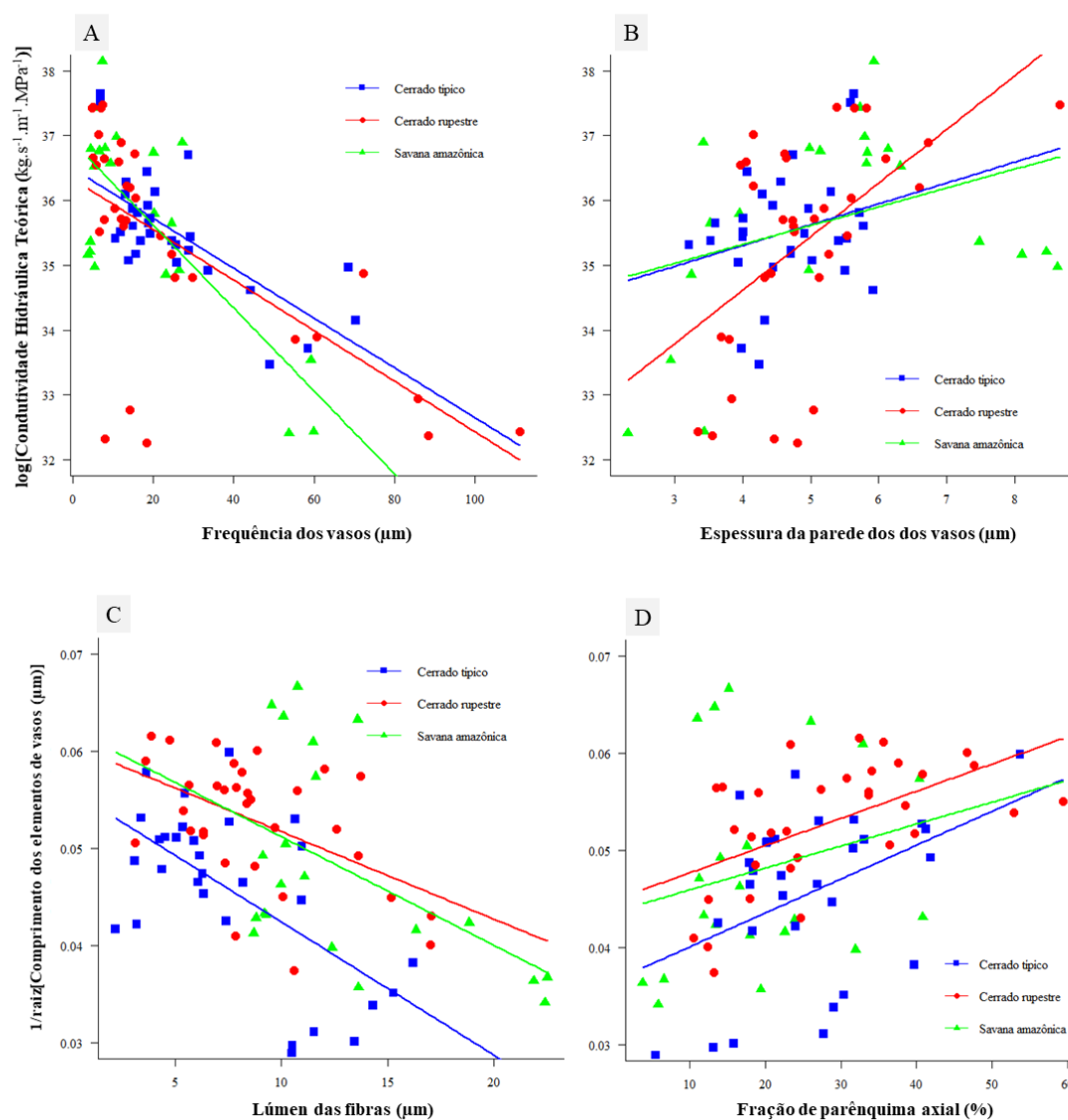
Legenda: Massa foliar por área com suculência foliar (A) e densidade foliar (B). Níveis de significância são mostrados com $p \leq 0.05$.

Figura 19 - Relações entre as variáveis morfoanatômicas e hidráulicas da folha e do lenho das 28 espécies dominantes pertencentes a três áreas de savana neotropical.



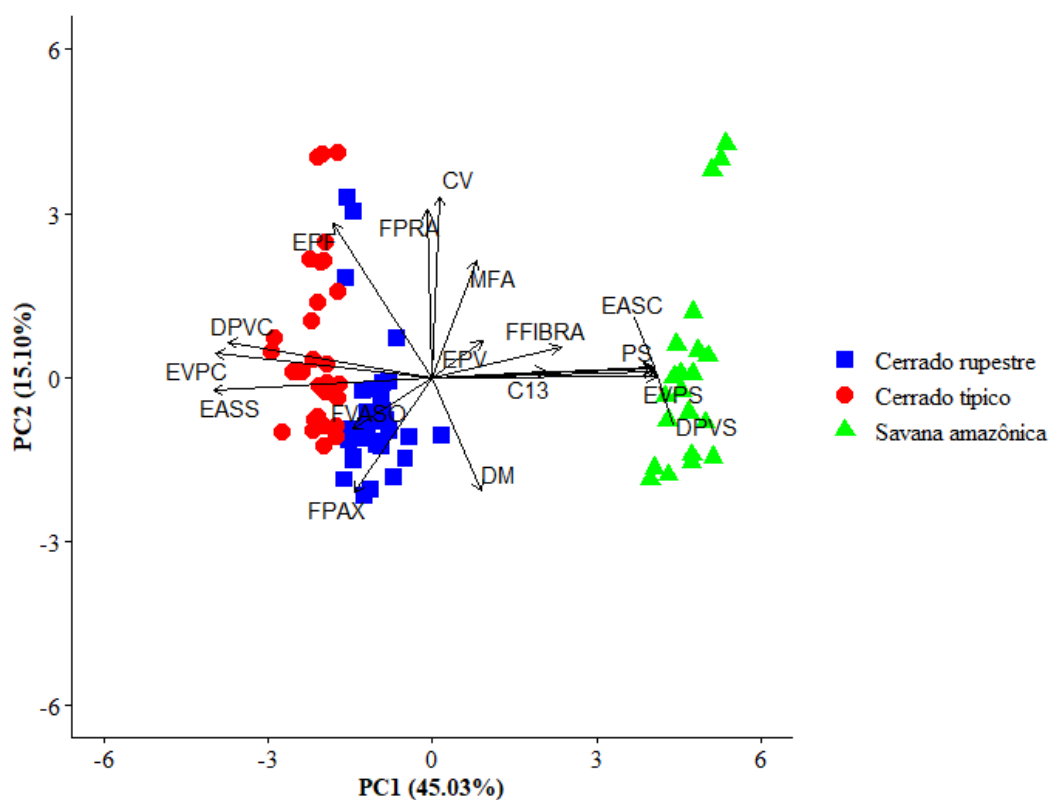
Legenda: Altura com densidade da madeira (A) e área foliar (B); Densidade da madeira com $\delta^{13}C$ (C), espessura da parede da fibra (D), comprimento dos elementos de vasos (E) e diâmetro tangencial dos vasos (F). Níveis de significância são mostrados com $p \leq 0.05$.

Figura 20 - Relações entre as variáveis anatômicas do lenho para 28 espécies dominantes pertencentes a três áreas de savana neotropical.



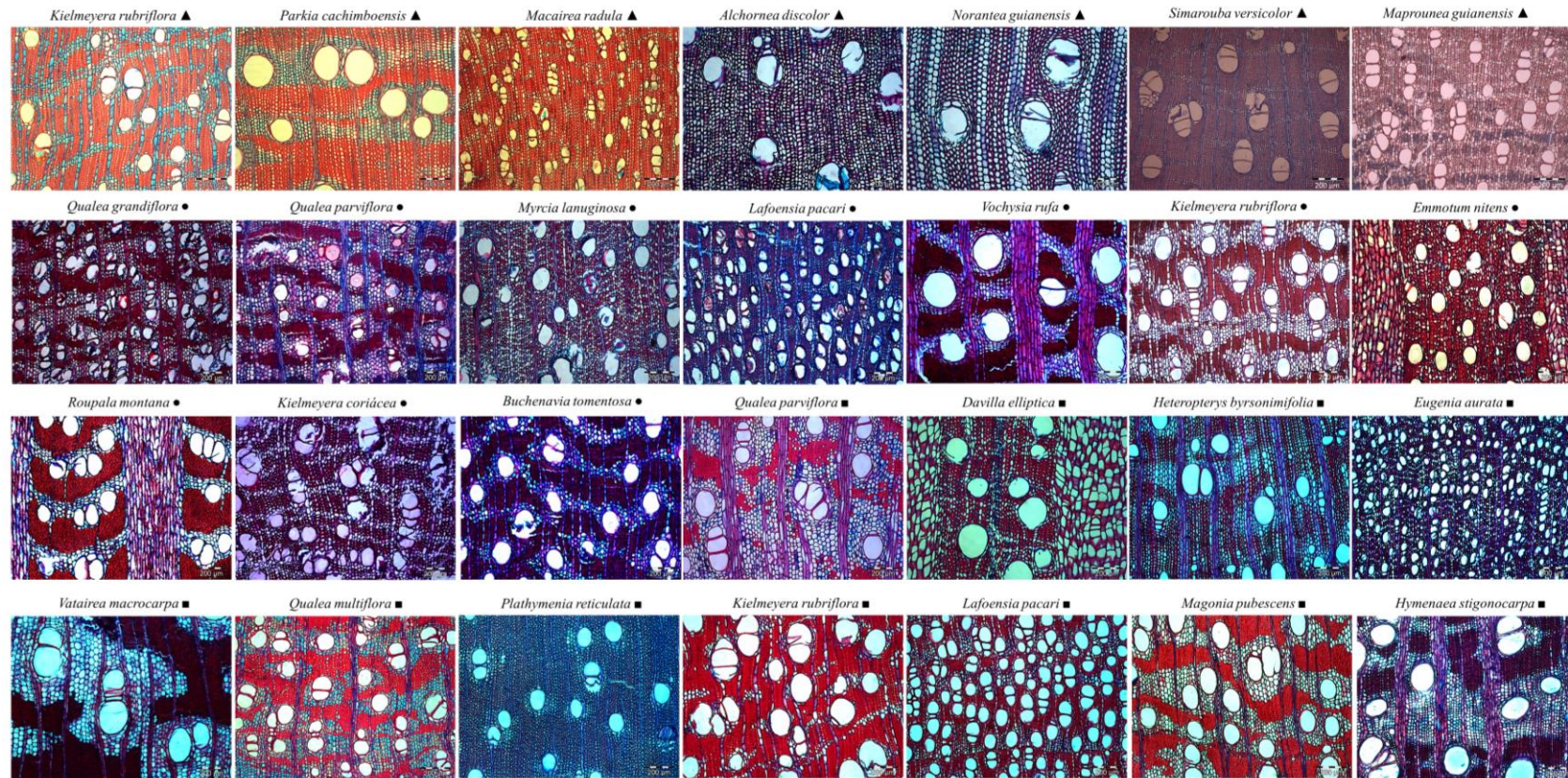
Legenda: Condutividade hidráulica teórica com frequência dos vasos (A) e espessura da parede dos vasos (B); Comprimento dos elementos de vasos com lúmen das fibras (C) e fração de parênquima axial (D). Níveis de significância são mostrados com $p \leq 0.05$.

Figura 21 - Análise de componentes principais (PCA) das espécies dominantes das savanas neotropicais.



Legenda: Atributos anatômicos: CV – comprimento dos elementos de vasos; DM – densidade da madeira; EPF – espessura da parede da fibra; EPV – espessura da parede do vaso; FPRA – fração de parênquima radial; FFIBRA – Fração de fibra; FPAX – fração de parênquima axial; FVASO – fração de vasos; $\delta^{13}\text{C}$ – isótopo de carbono; MFA – massa foliar por área. Variáveis climáticas: EASC – espessura equivalente de água no solo na chuva; EASS – espessura equivalente do solo na seca; EVPS – evapotranspiração na seca; EVPC – evapotranspiração na chuva; DPVS – déficit de pressão de vapor na seca; DPVC – déficit de pressão de vapor na chuva; PS – precipitação na seca. Símbolos (triângulo, quadrado e círculo) representam os indivíduos de cada.

Figura 22 - Anatomia do lenho em cortes transversais das vinte e oito espécies dominantes nas savanas neotropicais. As imagens evidenciam as variações do tecido xilemático, demonstrando não haver um padrão na arquitetura hidráulica.



Legenda: Símbolos representam áreas diferentes: ▲ espécies da savana amazônica; ● espécies do cerrado típico; ■ espécies do cerrado rupe

5.3 Discussão

A diferença encontrada na precipitação, evapotranspiração, déficit de pressão de vapor e espessura equivalente de água no solo foram determinantes para mostrar que a savana amazônica é diferente do cerrado típico e cerrado rupestre. Essa divergência entre as savanas reflete variações na arquitetura hidráulica das plantas, mostrando que os fatores climáticos e edáficos são determinantes para explicar as estratégias ecológicas adotadas pelas espécies em suas respectivas comunidades. As espécies da savana amazônica lidam com uma maior evapotranspiração no período seco, refletindo em espécies mais eficientes no uso da água, com parede de vaso mais espessa e maior fração de fibra, demonstrando segurança no sistema hidráulico. Por outro lado, as espécies do cerrado típico e do cerrado rupestre lidam com menor quantidade de água no solo no período seco, refletindo em maior fração de vasos, maior fração de parênquima axial e densidade da madeira alta. Existem exceções de algumas espécies que são influenciadas pelo comprimento do elemento de vaso, aumentando massa foliar por área na savana amazônica, e no cerrado típico e no cerrado rupestre aumentam espessura da parede da fibra e fração de parênquima radial.

Estratégias foliares entre as savanas neotropicais

As espécies da savana amazônica investiram na construção de folhas mais suculentas e com maior massa foliar por área, porém com menor área foliar, enquanto as espécies do cerrado típico e cerrado rupestre investem em folhas mais densas e com maior área foliar. A massa foliar por área representa o acúmulo de massa seca por unidade de área foliar, refletindo na quantidade de carbono utilizado na construção das folhas (EAMUS et al., 1999; VILLAR; MERINO, 2001). A suculência foliar pode aumentar os reservatórios alternativos de água na folha, onde a água estocada nos tecidos pode ser utilizada pelas plantas em períodos com maior déficit hídrico (GRUBB et al., 2015; LAMONT; LAMONT, 2000). O aumento da massa foliar por área pode também ser um reflexo do aumento da densidade foliar, relacionado a folhas com uma menor proporção de espaços intercelulares, aumento de fibras e paredes celulares mais espessas. Estas características reduzem a difusão do CO₂ no interior da folha e, por

consequente, a capacidade fotossintética (WITKOWSKI; LAMONT, 1991; NIINEMETS, 2001). Funcionalmente essa relação representa a compactação dos tecidos fotossintéticos da folha para minimizar a perda de água para o ambiente (SALLEO; NARDINI; GULLO, 1997). Essas estratégias podem ser explicadas pelo tipo de solo dessas áreas, na savana amazônica o solo no início do período seco ainda está saturado de água, já no cerrado típico e cerrado rupestre as plantas precisam lidar com uma baixa retenção de água devido a menor precipitação, dessa forma as plantas do cerrado demonstram ser mais conservativas em relação a perda de água pelas folhas, do que as plantas da savana amazônica.

Influência do ambiente na arquitetura hidráulica

Nossos resultados mostraram relações positivas da altura com densidade da madeira e área foliar para cerrado típico e cerrado rupestre. Essas relações sugerem que árvores altas investem em madeiras mais densas como estratégia de suportar maiores pressões no xilema. Além disso, plantas altas precisam de maiores áreas de transpiração para realizar o transporte de água pela planta, evidenciado nas fitofisionomias do cerrado típico e cerrado rupestre. No entanto, na savana amazônica essas relações entre altura com densidade da madeira e área foliar foram negativas e fracas. A altura é uma característica importante para as estratégias ecológicas das plantas (WESTOBY et al., 2002; KATTGE et al., 2011), sendo um componente crucial no balanço hídrico (RYAN; YODER, 1997), no transporte de carboidratos (SAVAGE et al., 2017), na interceptação de luz, correlacionando com as características econômicas da folha (WESTOBY et al., 2004). Além das limitações fisiológicas e estruturais impostas à altura da planta, os fatores ambientais também são determinantes na altura da planta em todas as espécies e biomas (FALSTER; WESTOBY, 2003). Em amplas escalas espaciais, a disponibilidade de água, especialmente precipitação e evapotranspiração potencial, tem sido enfatizada e avaliada como o fator mais importante que afeta a altura das plantas. Por exemplo, entre 22 variáveis ambientais, a precipitação foi considerada o fator que mais explica os padrões globais de altura máxima em quase 6.000 espécies de 222 locais (MOLES et al., 2009). Uma investigação com espécies altas mostrou que sua ocorrência dependia criticamente de uma estreita faixa de sazonalidade de temperatura, bem como de alta precipitação e alta umidade (LARJAVAARA, 2014). Portanto, este fator pode justificar

as baixas alturas das plantas da savana amazônica, podendo ser uma estratégia para lidar com a maior evapotranspiração e déficit de vapor de pressão no período seco.

A densidade da madeira é considerada uma característica funcional importante em ecologia, dada às funções e *trade-offs* diferentes que envolvem resistência mecânica, transporte e armazenamento de água, a depender do ambiente, sendo associada a estratégias hidráulicas (CHAVE et al., 2009). As espécies da savana amazônica e do cerrado rupestre apresentam madeiras mais densas do que espécies do cerrado típico. Estes resultados podem ter uma relação com o tipo do solo dessas áreas, pois, as espécies da savana amazônica e do cerrado rupestre estão em afloramentos rochosos e solos rasos, e plantas do cerrado típico estão em solos profundos. Deste modo, devido à seca edáfica, a pressão negativa exercida no xilema é maior, havendo maior possibilidade de embolia nos vasos das espécies da savana amazônica e do cerrado rupestre. Alguns trabalhos mostram que madeiras densas tendem a operar em potenciais de água mais negativos (BUCCI et al., 2004; JACOBSEN et al., 2007; GOTTSCH et al., 2010) e ter maior resistência à cavitação do que madeira de baixa densidade (HACKE et al., 2001; JACOBSEN et al., 2005; PRATT et al., 2007; LENS et al., 2011). O aumento da densidade da madeira junto com o aumento da $\delta^{13}\text{C}$ mostra que espécies do cerrado típico e do cerrado rupestre tem um controle da condutância estomática, adotando duas estratégias hidráulicas coordenadas. Em contraste, na savana amazônica essa relação é negativa, o aumento da densidade madeira está associado a plantas menos eficientes no uso da água, no entanto, plantas mais eficientes no uso da água apresentam densidade da madeira baixa, isso sugere um *trade-off* entre as espécies. Madeiras mais densas suportam pressões mais negativas no xilema, enquanto, madeiras de baixa densidade podem não suportar essas pressões, havendo maior risco de embolia, refletindo em um maior controle estomático dessas espécies. A $\delta^{13}\text{C}$ reflete a eficiência no uso da água de uma espécie e sua relação com a disponibilidade hídrica em um ambiente. Quanto maior a restrição hídrica, mais enriquecido em ^{13}C os indivíduos se tornam, apresentando maiores valores de $\delta^{13}\text{C}$ (MARTINELLI et al., 2009; VITÓRIA et al., 2018).

Uma característica interessante encontrada foi à relação do aumento da densidade da madeira com a diminuição do diâmetro tangencial dos vasos na savana amazônica e no cerrado típico, relação comumente encontrada na literatura (LEVIONNOIS et al., 2020). No cerrado rupestre espécies com densidade da madeira alta, apresentam diâmetros tangenciais dos vasos maiores, podendo ocorrer risco de falhas hidráulicas em períodos de estiagem. No entanto, analisando as diferenças nos

tecidos parenquimáticos entre as áreas, no cerrado rupestre as espécies apresentam uma maior porcentagem de fração de parênquima axial. Partindo do pressuposto que esse tecido parenquimático armazena água e carboidratos, sugerimos que espécies com vasos mais propensos à embolia podem ter mais tecido parenquimatoso para participar do reparo da embolia, especialmente em locais com períodos de estresse hídricos mais longos ou mais severos. Vasos com comprimentos maiores estão acompanhados de fibras com lúmens menores e com maior fração de parênquima axial. É importante considerar que os vasos e parênquima não operam isolados uns dos outros, mas são anatomicamente e funcionalmente integrados. A força desse acoplamento entre o parênquima e o funcionamento dos vasos varia muito entre as espécies e provavelmente influencia o tempo do transporte de água de longa distância. Esta característica é modificada conforme o clima e os requisitos conflitantes para armazenamento de carboidratos, defesa contra patógenos e estabilidade mecânica. Muitos estudos ligaram o parênquima com o movimento da água de longa distância (JOHNSON et al., 2012; JOCHEN SCHENK et al., 2017; SECCHI; PAGLIARANI; ZWIENIECKI, 2017).

Condutividade hidráulica teórica não é o mesmo que a condutividade verdadeira, pois ignora a resistência da água que flui através das paredes dos vasos, mas as paredes contribuem com uma fração relativamente constante da resistência total dos vasos (SPERRY; HACKE; WHEELER, 2005) e, portanto, condutividade hidráulica teórica pode ser usado como proxy para a verdadeira condutividade. A condutividade hidráulica teórica aumentou com a diminuição da frequência dos vasos. Esta diminuição da frequência tem uma relação com o aumento do diâmetro dos vasos. A alta eficiência hidráulica tem suas vantagens em termos de fotossíntese, mas é aumenta o risco de maior vulnerabilidade à embolia (GLEASON et al., 2016). Junto com aumento da eficiência no transporte houve o aumento da espessura da parede dos vasos. Levionnois et al. (2020) demonstraram que com o diâmetro do vaso e a densidade do vaso estão relacionados à resistência à embolia induzida pela seca, apoiando estudos anteriores (HACKE et al., 2006; SPERRY; HACKE; PITTERMANN, 2006). Embora a lei Hagen-Poiseuille explique que a embolia em vasos largos resulta em uma redução na condutividade hidráulica, não está claro porque vasos exatamente largos e longos embolizam primeiro. Wheeler et al. (2005) sugerem que vasos largos e longos têm uma maior quantidade de pontuações intervasculares, evitando a embolia. Já Hacke et al. (2001) relataram que as plantas resistentes à cavitação tendem a ter pressões de seiva mais negativas e, portanto, precisam de paredes mais fortes. Em um estudo realizado

com gênero *Acer* (Sapindaceae) foi observado que todas as características da pontuação influenciam a condutividade, bem como a resistência mecânica das paredes dos vasos (LENS et al., 2011). Assim, a estrutura da parede do vaso pode ser a fonte de um *trade-off* entre resistência mecânica e eficiência hidráulica. Esta característica anatômica sugere uma possível alternativa para estimar a cavitação. Desde modo, o espessamento da parede dos vasos nas espécies das savanas neotropicais demonstra ser estratégia de resistência do xilema para suportar estresses climáticos. Nossos resultados evidenciaram que as savanas neotropicais são moldadas pelo envelope climático que estão inseridas e essa convergência das espécies nas comunidades são explicadas pelas variáveis climáticas.

5.4 Conclusão

Este estudo é uma análise compreensiva com espécies de savanas neotropicais, que inclui massa foliar por área, altura máxima, eficiência do uso da água, densidade da madeira, frações dos tecidos do xilema, comprimento dos elementos de vasos e fatores climáticos. Concluímos que as variáveis ambientais são determinantes para separação das savanas neotropicais e refletem diretamente na arquitetura hidráulica das espécies. Além disso, savanas incluídas no mesmo envelope climático com diferenças na estrutura edáfica apresentam diferentes estratégias ecológicas, demonstrando que o solo é determinante nos ajustes da arquitetura hidráulica das plantas. Foram observadas convergência entre eficiência hidráulica e resistência mecânica, demonstrando que independente dos fatores climáticos, a arquitetura hidráulica demonstra ajustes semelhantes a tolerância à seca entre as savanas. Este estudo fornece evidências de que o transporte de água nas plantas não é apenas controlado por atributos estruturais e físico-químicos de vasos, mas também é provável que seja afetado pelas células vivas do tecido parenquimático em coordenação com os atributos foliares.

CONCLUSÕES FINAIS

- A anatomia funcional do xilema explicou a divergência das estratégias anatômicas das espécies da savana amazônica;
- A espessura da membrana da pontuação intervascular e o comprimento dos elementos de vasos foram preditores de resistência à seca nas espécies da savana amazônica;
- É importante um estudo integrado entre os órgãos das plantas para entender o funcionamento do mecanismo de transporte de água, de transpiração e armazenamento de água nos diferentes ambientes;
- Não existe uma estratégia funcional única que explica a funcionalidade da comunidade ao nível local, plantas coexistem no mesmo ambiente e lidam de formas diferentes com a tolerância à seca, buscando sempre um balanço hídrico favorável;
- As variáveis climáticas explicam as diferentes estratégias em plantas das savanas neotropicais;
- A savana amazônica é diferente das savanas do planalto central mediante as características de precipitação, evapotranspiração e déficit de pressão de vapor, e isso refletiu na arquitetura hidráulica das plantas;
- As frações de tecidos do xilema aumentam ou diminuem de acordo com o ambiente em que a planta ocorre, podendo ser uma característica funcional importante para entender as estratégias de transporte e armazenamento de água nas plantas;
- Savanas com solos rasos e afloramentos rochosos apresentaram espécies com densidade da madeira alta. A densidade da madeira é comumente utilizada como proxy de resistência à seca, portanto, a savana amazônica e cerrado rupestre apresentam espécies mais resistentes à seca;
- A condutividade hidráulica teórica aumenta com o diâmetro tangencial dos vasos, possibilitando uma maior eficiência no transporte, e como estratégia de segurança para suportar pressões mais negativas as paredes dos vasos espessam junto com o aumento do diâmetro;

- Elementos de vasos maiores são acompanhados por fibras de lúmens menores e maiores frações de parênquima axial, sugerindo ser um mecanismo de resistência e reparo a possíveis embolias;
- O estudo da arquitetura hidráulica é um bom preditor para entender o futuro das plantas mediante as mudanças climáticas.

REFERÊNCIAS

- ADAMS, H.D. et al. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. **Nature Ecology and Evolution**, v. 1, p. 1285–1291, 2017.
- ALCORN, S.M.; ARK, P.A. Softening paraffin-embedded plant tissues. **Stain Technology**, v. 28, p. 55-56, 1953.
- ALLEN, C.D. et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. **Forest Ecology and Management**, v. 259, p. 660–684, 2010.
- ALVARES, C.A.; STAPE, J.L.; SENTELHAS, P.C.; DE MORAES GONÇALVES, J.L.; SPAROVEK, G.. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, p. 711–728, 2013.
- ANDEREGG, W.R.L. Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and their relevance for climate change impacts on vegetation. **New Phytologist**, v. 205, p. 1008–1014, 2015.
- ANTONELLI, A.; ZIZKA, A.; CARVALHO, F.A.; SCHARN, R.; BACON, C.D.; SILVESTRO, D.; CONDAMINE, F.L. Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 115, p. 6034–6039, 2018.
- ARIANO, A.P.R.; SILVA, I.V. Leaf anatomy of *Qualea parviflora* (Vochysiaceae) in three phytogeographies of the Mato Grosso State, Brazil. **Acta Amazonica Manaus**, v. 45, p. 337-346, 2016.
- AWAD, H.; BARIGAH, T.; BADEL, E.; COCHARD, H.; HERBETTE, S. Poplar vulnerability to xylem cavitation acclimates to drier soil conditions. **Physiologia Plantarum**, v. 139, p. 280–288, 2010.
- BAAS, P.; CARLQUIST, S. A comparison of the ecological wood anatomy of the floras of Southern California and Israel. **IAWA Bulletin**, v.6, p. 349–353, 1985.
- BAAS, P.; EWERS, F.W.; DAVIS, S.D.; WHEELER, E.A. Evolution of xylem physiology. **The Evolution of Plant Physiology**, p. 273–295, 2004.
- BALDOCCHI, D.; MA, S.; VERFAILLIE, J. On the inter-and intra-annual variability of ecosystem evapotranspiration and water use efficiency of an oak savanna and annual grassland subjected to booms and busts in rainfall. **Global Change Biology**, v. 27, p. 359-375, 2020.
- BALVANERA, P.; QUIJAS, S.; PEREZ-JIMENEZ, A. Distribution patterns of tropical dry forest trees along a mesoscale water availability gradient. **Biotropica**, v. 43, p. 414–422, 2011.

BARBOSA, R.I.; NASCIMENTO, S.P.; AMORIM, P.A.F.; SILVA, R.F. Notas sobre a composição arbórea-arbustiva de uma fisionomia das savanas de Roraima, Amazônia Brasileira. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, p. 323-329, 2005.

BARROS, F.V. et al. Hydraulic traits explain differential responses of Amazonian forests to the 2015 El Niño-induced drought. **New Phytologist**, v. 223, p. 1253–1266, 2019.

BELLARD, C.; LECLERC, C.; LEROY, B.; BAKKENES, M.; VELOZ, S.; THUILLER, W.; COURCHAMP, F. Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. **Global ecology and biogeography**, v. 23, p. 1376–1386, 2014.

BENITES, V.M.; SCHAEFER, C.E.G.R.; SIMAS, F.N.B.; SANTOS, HUMBERTO, G. Soils associated with rock outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, p. 569–577, 2007.

BHARGAVA, S.; SAWANT, K. Drought stress adaptation: Metabolic adjustment and regulation of gene expression. **Plant Breeding**, v. 132, p. 21–32, 2013.

BITTENCOURT, P.R.L.; OLIVEIRA, R.S.; DA COSTA, A.C.L.; GILES, A.L.; COUGHLIN, I.; COSTA, P.B.; BARTHOLOMEW, D.C.; FERREIRA, L.V.; VASCONCELOS, S.S.; BARROS, F.V.; JUNIOR, J.A.S.; OLIVEIRA, A.A.R.; MENCUCCINI, M.; MEIR, P.; ROWLAND, L. Amazonia trees have limited capacity to acclimate plant hydraulic properties in response to long-term drought. **Global Change Biology**, v. 26, p. 3569-3584, 2020.

BITTENCOURT, P.; PEREIRA, L.; OLIVEIRA, R. Pneumatic Method to Measure Plant Xylem Embolism. **Bio-Protocol**, v. 8, 2018.

BLACKMAN, C.J.; GLEASON, S.M.; CHANG, Y.; COOK, A.M.; LAWS, C.; WESTOBY, M. Leaf hydraulic vulnerability to drought is linked to site water availability across a broad range of species and climates. **Annals of Botany**, v. 114, p. 435–440, 2014.

BORCHERT, R.; POCKMAN, W.T. Water storage capacitance and xylem tension in isolated branches of temperate and tropical trees. **Tree Physiology**, v. 25, p. 457–466, 2005.

BOSIO, F.; SOFFIATTI, P.; BOEGER, M.R.T. Ecological wood anatomy of *Miconia sellowiana* (Melastomataceae) in three vegetation types of Paraná state, Brazil. **IAWA Journal**, v. 31, p. 179–190, 2010.

BOWMAN, D.M.J.S.; PERRY, G.L.W.; MARSTON, J.B. Feedbacks and landscape-level vegetation dynamics. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 30, p. 255–260, 2015.

BRODRIBB, T.J.; COCHARD, H. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. **Plant Physiol**, v. 149, p. 575–584, 2009.

BRODRIBB, T.J. Xylem hydraulic physiology: The functional backbone of terrestrial plant productivity. **Plant Science**, v. 177, p. 245–251, 2009.

BRODRIBB, T.J.; HOLBROOK, N.M.; EDWARDS, E.J.; GUTIÉRREZ, M.V. Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. **Plant, Cell and Environment**, v. 26, p. 443–450, 2003.

BRODRIBB, T.J.; HILL, R.S. The importance of xylem constraints in the distribution of conifer species. **New Phytologist**, v.143, p.365–372, 1999.

BRODRIBB, T.J.; MCADAM, SCOTT A.M. Passive origins of stomatal control in vascular plants. **Science**, v. 331, p. 582–585, 2011.

BRUM, M.; TEODORO, G.S.; ABRAHÃO, A.; OLIVEIRA, R.S. Coordination of rooting depth and leaf hydraulic traits defines drought-related strategies in the campos rupestres, a tropical montane biodiversity hotspot. **Plant and Soil**, v. 420, p. 467–480, 2017.

BUCCI, S. J.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C.; SCHOLZ, F. G.; FRANCO, A. C.; BUSTAMANTE, M. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: From leaf to whole plant. **Tree Physiology**, v. 24, p. 891–899, 2004.

BUCCI, S.J., GOLDSTEIN, G., SCHOLZ, F.G., MEINZER, F.C. Physiological Significance of Hydraulic Segmentation, Nocturnal Transpiration and Capacitance in Tropical Trees: Paradigms Revisited. **Tree Physiology**, v. 6., 2016.

BUCCI, S.J.; SCHOLZ, F.G.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C.; FRANCO, A.C.; ZHANG, Y.; HAO, G.Y. Water relations and hydraulic architecture in Cerrado trees: Adjustments to seasonal changes in water availability and evaporative demand. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 20, p. 233–245, 2008.

CARLQUIST, S. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. **American Journal of Botany**. v. 64, p. 887–895, 1977a.

CARLQUIST, S. Comparative wood anatomy: systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood. **Springer-Verlag**, 2001b.

CAVENDER-BARES, J.; G. FONTES, C.; PINTO-LEDEZMA, J. Open questions in understanding the adaptive significance of plant functional trait variation within a single lineage. **New Phytologist**, v. 227, p. 659–663, 2020.

CAVENDER-BARES, J.; KOZAK, K.H.; FINE, P.V.A.; KEMBEL, S.W. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v. 12, p. 693–715, 2009.

CHAPIN, F.S. System of Physiological Responses. **BioScience**, v. 41, p. 29–36, 1991.

CHAPUIS-LARDY, L.; BROSSARD, M.; QUIQUAMPOIX, H. Assessing organic phosphorus status of Cerrado oxisols (Brazil) using ³¹P-NMR spectroscopy and phosphomonoesterase activity measurement. **Canadian Journal of Soil Science**, v. 81, p. 591–601, 2001.

CHAVE, J.; COOMES, D.; JANSEN, S.; LEWIS, S.L.; SWENSON, N.G.; ZANNE, A.E. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, v. 12, p. 351–366, 2009.

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

CHOAT, B.; JANSEN, S.; BRODRIBB, T.J.; COCHARD, H.; DELZON, S.; BHASKAR, R.; BUCCI, S.J.; FIELD, T.S.; GLEASON, S.M.; HACKE, U.G. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. **Nature**, v. 491, p. 752–755, 2012.

COCHARD, H.; BRÉDA, N.; GRANIER, A. Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in *Quercus* during drought: evidence for stomatal control of embolism? **Annales des Sciences Forestières**, v. 53, p. 197–206, 1996.

COCHARD, H.; CASELLA, E.; MENCUCCINI, M. Xylem vulnerability to cavitation varies among poplar and willow clones and correlates with yield. **Tree Physiology**, v. 27, p. 1761–1767, 2007.

COLE, M.M. *The Savannas: biogeography and geobotany*. London: **Academic press Inc.**, 438 p. (1986).

COLLINSON, A.S. Tropical formations with conspicuous grasslands: savannas., in: COLLINSON, A.S. (Ed.), *Introduction to World Vegetation*. London: **Unwin Hyman Ltd**, p. 232–248, 1988.

CORNWELL, W.K.; SCHWILK, D.W.; ACKERLY, D.D. A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. **Ecology**, v. 87, p. 1465–1471, 2006.

COSME, L.H.M.; SCHIETTI, J.; COSTA, F.R.C.; OLIVEIRA, R.S. The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. **New Phytologist**, v. 215, p. 113–125, 2017.

COX, P.M.; BETTS, R.A.; COLLINS, M.; HARRIS, P.P.; HUNTINGFORD, C.; JONES, C.D. Amazonian forest dieback under climate-carbon cycle projections for the 21st century. **Theoretical and Applied Climatology**, v. 78, p. 137–156, 2004.

CRAWLEY, M.J. 2013. *The R book*. 2nd ed. John Wiley & Sons.

CRUIZIAT, P.; COCHARD, H.; AMÉGLIO, T. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. **Annals of Forest Science**. v. 59, p. 723–752, 2002.

DA SILVA, JOSÉ MARIA CARDOSO; BATES, JOHN M. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: A tropical savanna hotspot. **BioScience**, v. 52, p. 225–233, 2002.

DAI, A. Increasing drought under global warming in observations and models. **Nature Climate Change**, v. 3, p. 52–58, 2013.

DE BOER, H.J.; PRICE, C.A.; WAGNER-CREMER, F.; DEKKER, S.C.; FRANKS, P.J.; VENEKLAAS, E.J. Optimal allocation of leaf epidermal area for gas exchange. **New Phytologist**, v. 210, p. 1219–1228, 2016.

DE CARVALHO, W.D.; MUSTIN, K. The highly threatened and little known Amazonian savannas. **Nature Ecology and Evolution**, v. 1, 2017.

DEVECCHI, M.F. et al. Corrigendum to: Beyond forests in the Amazon: biogeography and floristic relationships of the Amazonian savannas. **Botanical Journal of the Linnean Society**, p. 1–26, 2020.

DIAZ, S.; CABIDO, M.O. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. **Journal of Vegetation Science**, v. 8, p. 463–474, 1997.

DICKISON, W.C. Integrative Plant Anatomy. Academic Press, **Elsevier Science**, p. 533, 2000.

DOMEC, J.C.; SCHÄFER, K.; OREN, R.; KIM, H.S.; MCCARTHY, H.R. Variable conductivity and embolism in roots and branches of four contrasting tree species and their impacts on whole-plant hydraulic performance under future atmospheric CO₂ concentration. **Tree Physiology**, v. 30, p. 1001–1015, 2010.

DORIA, L.C.; PODEDERA, D.S.; LIMA, R.S.; LENS, F.; MARCATI, C.R. Axial sampling height outperforms site as predictor of wood trait variation. **IAWA Journal**, v. 40, p. 191–214, 2019.

DÓRIA, L.C.; PODADERA, D.S.; DEL ARCO, M.; CHAUVIN, T.; SMETS, E.; DELZON, S.; LENS, F. Insular woody daisies (*Argyranthemum*, Asteraceae) are more resistant to drought-induced hydraulic failure than their herbaceous relatives. **Functional Ecology**, v. 32, p. 1467–1478, 2018.

EAMUS, D.; MYERS, B.; DUFF, G.; WILLIAMS, D. Seasonal changes in photosynthesis of eight savanna tree species. **Tree Physiology**, v. 19, p. 665–671, 1999.

EILMANN, B.; STERCK, F.; WEGNER, L.; DE VRIES, S.M.G.; VON ARX G.; MOHREN, G.M.J.; DEN OUDEN, J.; SASS-KLAASSEN, U. Wood structural differences between northern and southern beech provenances growing at a moderate site. **Tree Physiology**, v. 34, p. 882–893, 2014.

EMBRAPA. Sistema brasileiro de classificação de solos. Rio de Janeiro: **Solos**, p.376, 2006.

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**, v. 447, p. 80–82.

ENQUIST, B.J.; WEST, G.B.; CHERNOV, E.L.; BROWN, J.H. Allometric scaling of production and life history variation in vascular plants. **Nature**, v. 401, p. 907–911, 1990.

FALSTER, D.S.; WESTOBY, M. Plant height and evolutionary games. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 18, p. 337–343, 2003.

FELFILI, M.C.; FELFILI, J.M. Diversidade alfa e beta no cerrado *Sensu Stricto* da chapada pratinha, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 15, p. 243–254, 2001.

FERREIRA, C.S.; CARMO, W.S.; GRACIANO-RIBEIRO, D.; OLIVEIRA, J.M.F.; MELO, R.B.; FRANCO, A.C. Anatomia da lâmina foliar de onze espécies lenhosas dominantes nas savanas de Roraima. **Acta Amazonica**, v. 45, p. 337–346, 2015.

FISHER, J.B.; GOLDSTEIN, G.; JONES, T.J.; CORDELL, S. Wood vessel diameter is related to elevation and genotype in the Hawaiian tree *Metrosideros polymorpha* (Myrtaceae). **American Journal of Botany**, v. 94, p. 709–715, 2007.

FONTES, C.G.; DAWSON, T.E.; JARDINE, K.; MCDOWELL, N.; GIMENEZ, B.O.; ANDEREGG, L.; NEGRÓN-JUÁREZ, R.; HIGUCHI, N.; FINE, P.; ARAÚJO, A.C.; CHAMBERS, J.Q. Dry and hot: the hydraulic consequences of a climate change-type drought for Amazonian trees. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 373, p. 1760, 2018.

FONTES, C.G.; FINE, P.V.A.; WITTMANN, F.; BITTENCOURT, P.R.L.; PIEDADE, M.T.F.; HIGUCHI, N.; CHAMBERS, J.Q.; DAWSON, T.E. Convergent evolution of tree hydraulic traits in Amazonian habitats: implications for community assemblage and vulnerability to drought. **New Phytologist**, v. 228, 2020.

FORTUNEL, C.; RUELLE, J.; BEAUCHENE, J.; FINE, P.V.A.; BARALOTO, C. Wood specific gravity and anatomy of branches and roots in 113 Amazonian rainforest tree species across environmental gradients. **New Phytologist**, v. 202, p. 79–94, 2014.

FRANCO, A.C.; BUSTAMANTE, M.; CALDAS, L. S.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C.; KOZOVITS, A. R.; RUNDEL, P.; CORADIN, Vera T. R. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. **Trees - Structure and Function**, v. 19, p. 326–335, 2005.

FRANCO, A.C. Ecophysiology of woody plants. In: OLIVEIRA, P.S., MARQUIS, R.J. (Eds.), *The Cerrados of Brazil*, New York: **Columbia University Press**, p. 178–197, 2002.

FRANKLIN, G.L. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin Writing - review & editing, Supervision, Project administration, composites, and a new macerating method for wood. **Nature**, v. 155, p. 51, 1945.

FURLEY, P.A.; RATTER, J.A. Soil resources and plant communities of Central Brazilian cerrado and their development. **Journal of Biogeography**, v. 15, p. 97–108, 1988.

- GIARDINA, F.; KONINGS, A.G.; KENNEDY, D.; ALEMOHAMMAD, S.H.; OLIVEIRA, R.S.; URIARTE, M.; GENTINE, P. Tall Amazonian forests are less sensitive to precipitation variability. **Nature Geoscience**, v. 11, p. 405–409, 2018.
- GLEASON, S.M.; BUTLER, D.W.; ZIEMIŃSKA, K.; WARYSZAK, P.; WESTOBY, M. Stem xylem conductivity is key to plant water balance across Australian angiosperm species. **Functional Ecology**, v. 26, p. 343–352, 2012.
- GLEASON, S.M.; WESTOBY, M.; JANSEN, S.; CHOAT, B.; HACKE, U.G.; PRATT, R.B.; BHASKAR, R.; BRODRIBB, T.J.; BUCCI, S.J.; CAO, KUN-FANG et al. Weak trade-off between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. **New Phytologist**, v. 209, p. 123-136, 2016.
- GLOOR, M.; BRIENEN, R.J.W.; GALBRAITH, D.; FELDPAUSCH, T.R.; SCHÖNGART, J.; GUYOT, J.L.; ESPINOZA, J.C.; LLOYD, J.; PHILLIPS, O.L. Intensification of the Amazon hydrological cycle over the last two decades. **Geophysical Research Letters**, v. 40, p. 1729–1733, 2013.
- GOEDERT, W.J.; WAGNER, E.; BARCELHOS, A.O. Savanas Tropicais: dimensão histórica e perspectivas, in: Faleiro, F.G., Farias-Neto, A.L. (Eds.), *Savanas: Desafios E Estratégias Para O Equilíbrio Entre Sociedade, Agronegócio e Recursos Naturais*. Embrapa Cerrados, **Planaltina**, p.49–80, 2008.
- GOTSCH, S.G.; GEIGER, E.L.; FRANCO, A.C.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C.; HOFFMANN, W.A. Allocation to leaf area and sapwood area affects water relations of co-occurring savanna and forest trees. **Oecologia**, v. 163, p. 291–301, 2010.
- GOTTSBERGER, G.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. *Life in the Cerrado: A South America Tropical Seasonal Ecosystem. V.I. Origin, Structure, Dynamics and Plant Use*. **Reta Verlag, Ulm**, 2006.
- GROOM, P.K. Rooting depth and plant water relations explain species distribution patterns within a sandplain landscape. **Functional Plant Biology**, v. 31, p. 423–428, 2004.
- GRUBB, P.J.; MARAÑÓN, T.; PUGNAIRE, F.I.; SACK, L. Relationships between specific leaf area and leaf composition in succulent and non-succulent species of contrasting semi-desert communities in south-eastern Spain. **Journal of Arid Environments**, v. 118, p. 69–83, 2015.
- HACKE, U.; SPICER, R.; SCHREIBER, S. et al. An ecophysiological and developmental perspective on variation in vessel diameter. **Plant, Cell and Environment**, v. 40, p. 831-845, 2016.
- HACKE, U.G.; SPERRY, J.S.; WHEELER, J.K.; CASTRO, L. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. **Tree Physiology**, v. 26, p. 689–701, 2006.
- HACKE, U.G.; SPERRY, J.S.; POCKMAN, W.T.; DAVIS, S.D.; MCCULLOH, K.A. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. **Oecologia**, v. 126, p. 457–461, 2001.

HACKE, U. Functional and ecological Xylem anatomy. **Functional and Ecological Xylem Anatomy**, v. 4, p. 1–281, 2015.

HAJEK, P.; KURJAK, D.; VON WÜHLISCH, G.; DELZON, S.; SCHULDT, B. Intraspecific variation in wood anatomical, hydraulic, and foliar traits in ten European beech provenances differing in growth yield. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, p. 1–14, 2016.

HAO, G.Y.; HOFFMANN, W.A.; SCHOLZ, F.G.; BUCCI, S.J.; MEINZER, F.C.; FRANCO, A.C.; CAO, K.F.; GOLDSTEIN, G. Stem and leaf hydraulics of congeneric tree species from adjacent tropical savanna and forest ecosystems. **Oecologia**, v. 155, p. 405–415, 2008.

HARIDASAN, M. Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 20, p. 183–195, 2008.

HOEBER, S.; LEUSCHNER, C.; KÖHLER, L.; ARIAS-AGUILAR, D.; SCHULDT, B. The importance of hydraulic conductivity and wood density to growth performance in eight tree species from a tropical semi-dry climate. **Forest Ecology and Management**, v. 330, p. 126–136, 2014.

HOFFMANN, W.A.; MARCHIN, R.M.; ABIT, P.; LAU, O.L. Hydraulic failure and tree dieback are associated with high wood density in a temperate forest under extreme drought. **Global Change Biology**, v. 17, p. 2731–2742, 2011.

HUNTINGFORD, C. et al. Towards quantifying uncertainty in predictions of Amazon “dieback”. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 363, p. 1857–1864, 2008.

IBGE, 2004. Mapa de Biomas do Brasil, primeira aproximação. **IBGE**. URL www.ibge.gov.br

JACKSON, P.C.; MEINZER, F.C.; BUSTAMANTE, M.M.C.; GOLDSTEIN, G.; FRANCO, A.; RUNDEL, P.W.; CALDAS, L.; IGLER, E.; CAUSIN, F. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. **Tree Physiology**, v. 19, p. 717–724, 1999.

JACOBSEN, A.L.; EWERS, F.W.; PRATT, R.B.; PADDOCK, W.A.; DAVIS, S.D. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? **Plant Physiology**, v. 139, p. 546–556, 2005.

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

JANCOSKI, H.S. 2019. **Características morfofuncionais de árvores em resposta à sazonalidade climática e herbivoria na transição Cerrado-Amazônia**. 2019. 99 f.

Tese (Doutorado em Ecologia e Conservação) – Universidade do Estado de Mato Grosso, Nova Xavantina - MT, 2019.

JANSSEN, T.; FLEISCHER, K.; LUYSSAERT, S.; NAUDTS, K.; DOLMAN, H. Drought resistance increases from the individual to the ecosystem level in highly diverse Neotropical rainforest: A meta-analysis of leaf, tree and ecosystem responses to drought. **Biogeosciences**, v. 17, p. 2621–2645, 2020.

JOCHEN, S.H. et al. Xylem surfactants introduce a new element to the cohesion-tension theory. **Plant Physiology**, v. 173, p. 1177–1196, 2017.

JOHANSEN, D.A. Plant microtechnique. London: **McGraw-Hill**, p. 530, 1940.

JOHNSON, D.M.; MCCULLOH, K.A.; WOODRUFF, D.R.; MEINZER, F.C. Hydraulic safety margins and embolism reversal in stems and leaves: Why are conifers and angiosperms so different? **Plant Science**, v. 195, p. 48–53, 2012.

JUNIOR, B.H.M.; HARIDASAN, M. Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e um cerrado sensu stricto em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, p. 913–926, 2005.

KATTGE, J. et al. TRY - a global database of plant traits. **Global Change Biology**, v. 17, p. 2905–2935, 2011.

KING, D.A.; DAVIES, S.J.; TAN, S.; NOOR, N.S.M. The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. **Journal of Ecology**, v. 94, p. 670–680, 2006.

KLEIN, T. The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. **Functional Ecology**, v. 28, p. 1313–1320, 2014.

KLINK, C.A.; MACHADO, R.B. A conservação do Cerrado brasileiro. **Megadiversidade**, v.1, p.147–155, 2005.

KLUGE, M.; TING, I.P. Crassulacean Acid Metabolism: Analysis of an Ecological gimes. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v.136, p. 231–238, 1978.

KRAUS, J.E.; ARDUIN, A. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. **EDUR**, p. 192, 1997.

KRÖBER, W.; ZHANG, S.; EHMIG, M.; BRUELHEIDE, H. Linking xylem hydraulic conductivity and vulnerability to the Leaf Economics Spectrum — a cross-species study of 39 evergreen and deciduous broadleaved subtropical tree species. **PLoS ONE**, v. 9, p. 109211, 2014.

LALIBERTÉ, E.; ZEMUNIK, G.; TURNER, B.E. Environmental filtering explains variation in plant diversity along resource gradients. **Science**, v. 345, p. 1602-1605, 2014.

- LAMBERS, H.; OLIVEIRA, R.S. Plant Water Relations. In: Plant Physiological Ecology. **Springer**, 2019.
- LAMONT, B.B.; LAMONT, H.C. Utilizable water in leaves of 8 arid species as derived from pressure-volume curves and chlorophyll fluorescence. **Physiologia Plantarum**, v. 110, p. 64–71, 2000.
- LARJAVAARA, M. The world's tallest trees grow in thermally similar climates. **New Phytologist**, v. 202, p. 344–349, 2014.
- LEE, J.E. et al. Forest productivity and water stress in Amazonia: Observations from GOSAT chlorophyll fluorescence. **Tohoku Journal of Experimental Medicine**, v. 230, 2013.
- LENS, F.; SPERRY, J.S.; CHRISTMAN, M.A.; CHOAT, B.; RABAEY, D.; JANSEN, S. Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. **New Phytologist**, v. 190, p. 709–723, 2011.
- LEVIONNOIS, S.; JANSEN, S.; RUTH, T.; BEAUCHENE, J.; ZIEGLER, C.; COSTE, S.; STAHL, C.; DELZON, S.; AUTHIER, L.; HEURET, P. (2020). Linking drought-induced xylem embolism resistance to wood anatomical traits in Neotropical trees. **The New phytologist**, v. 229, 2020.
- LI, S.; LENS, F.; ESPINO, S.; KARIMI, Z.; KLEPSCH, M.; SCHENK, H.J.; SCHMITT, M.; SCHULDT, B.; JANSEN, S. Intervessel pit membrane thickness as a key determinant of embolism resistance in angiosperm xylem. **IAWA Journal**, v. 37, p. 152–171, 2016.
- LOEPFE, L.; MARTINEZ-VILALTA, J.; PIÑOL, J.; MENCUCCINI, M. The relevance of xylem network structure for plant hydraulic efficiency and safety. **Journal of Theoretical Biology**, v. 247, p. 788–803, 2007.
- LOPEZ, O.R.; KURSAR, T.A. Does flood tolerance explain tree species distribution in tropical seasonally flooded habitats? **Oecologia**, v. 136, p. 193–204, 2003.
- LOPEZ, O.R.; KURSAR, T.A.; COCHARD, H.; TYREE, M.T. Interspecific variation in xylem vulnerability to cavitation among tropical tree and shrub species. **Tree Physiology**, v. 25, p. 1553–1562, 2005.
- LORAM-LOURENÇO, L. et al. A Structure Shaped by Fire, but Also Water: Ecological Consequences of the Variability in Bark Properties Across 31 Species From the Brazilian Cerrado. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, p. 1–17, 2020.
- MAGNUSSON, W.E.; LIMA, A.P.; ALBERNAZ, A.; SANAIOTTI, T.M.; GUILLAUMET, J.L. Composição florística e cobertura vegetal das savanas na região de Alter do Chão, Santarém - PA. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 31, p. 165-177, 2008.

- MAHERALI H, M.C.F.; CALDEIRA, M.C.; WILLSON, C.J.; JACKSON, R.B. Functional coordination between leaf gas exchange and vulnerability to xylem cavitation in temperate forest trees. **Plant, Cell & Environment**, v. 29, p. 571–583, 2006.
- MARÉCHAUX, I.; BONAL, D.; BARTLETT, M.; BURBAN, B.; COSTE, S.; COURTOIS, E.; DULORMNE, M.; JEAN-YVES, G.; MIRA, E.; MIRABEL, A.; SACK, L.; STAHL, C.; CHAVE, J. Dry-season decline in tree sapflux is correlated with leaf turgor loss point in a tropical rainforest. **Functional Ecology**, v. 32, p. 2285–2297, 2018.
- MARIMON, B.S.; DE, E.; DUARTE, T.G.; CHIEREGATTO, L.C.; RATTER, J.A. Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso, Brazil. IV. An analysis of the Cerrado-Amazonian forest ecotone. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 63, p. 323–341, 2006.
- MARIMON, B.S. et al. Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest-cerrado transition zone in southern Amazonia. **Plant Ecology and Diversity**, v. 7, p. 281–292, 2014.
- MARKESTEIJN, L.; POORTER, L.; BONGERS, F.; PAZ, H.; SACK, L. Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. **New Phytologist**, v. 191, p. 480–495, 2011.
- MARTINELLI, L.A.; OMETTO, J.P.H.B.; FERRAZ, E.S.; VICTORIA, R.L.; CAMARGO P.B.; MOREIRA, M.Z. Desvendando questões ambientais com isótopos estáveis. 1. ed. São Paulo, **Oficina de Textos**, p. 144, 2009.
- MARTÍNEZ-CABRERA, H.I.; JONES, C.S.; ESPINO, S.; SCHENK, H.J. Wood anatomy and wood density in shrubs: responses to varying aridity along transcontinental transects. **American Journal of Botany**, v. 96, p. 1388–1398, 2009.
- MARTÍNEZ-CABRERA, H.I.; SCHENK, H.J.; CEVALLOS-FERRIZ, S.R.S.; JONES, C.S. Integration of vessel traits, wood density, and height in angiosperm shrubs and trees. **American Journal Botany**, v. 98, p. 915–922, 2011.
- MARTÍNEZ-VILALTA, J.; MENCUCCINI, M.; ÁLVAREZ, X.; CAMACHO, J.; LOEPFE, L.; PIÑOL, J. Spatial distribution and packing of xylem conduits. **American Journal of Botany**, v. 99, p. 1189–1196, 2012.
- MARTIN-STPAUL, N.; DELZON, S.; COCHARD, H. Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. **Ecology Letters**, v. 20, p. 1437–1447, 2017.
- MCCULLOH, K.A.; MEINZER, F.C.; SPERRY, J.S.; LACHENBRUCH, B.; VOELKER, S.L.; WOODRUFF, D.R.; DOMECH, J.C. Comparative hydraulic architecture of tropical tree species representing a range of successional stages and wood density. **Oecologia**, v. 167, p. 27–37, 2011.

- MCCUNE, B.; MEFFORD, M.J. PC-ORD: multivariate analysis of ecological data.version 6.0. Gleneden Beach, Oregon, U.S.A. **MjM Software**, 2011.
- MCDOWELL, N.; POCKMAN, W.T.; ALLEN, C.D. et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? **New Phytologist**, v. 178, p. 719–739, 2008.
- MEINZER, F.C.; CAMPANELLO, P.I.; DOMEK, J.C.; GATTI, M.G.; GOLDSTEIN, G.; VILLALOBOSVEGA, R.; WOODRUFF, D.R. Constraints on physiological function associated with branch architecture and wood density in tropical forest trees. **Tree Physiology**, v. 28, p. 1609-1617, 2008.
- MEINZER, F.C.; GOLDSTEIN, G.; FRANCO, A.C.; BUSTAMANTE, M.; IGLER, E.; JACKSON, P.; CALDAS, L.; RUNDEL, P.W. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. **Functional Ecology**, v. 13, p. 273–282, 1999.
- MEINZER, F.C.; CAMPANELLO, P.I.; DOMEK, J.C.; GATTI, M.G.; GOLDSTEIN, G.; VILLALOBOS-VEGA, R.; WOODRUFF, D.R. Constraints on physiological function associated with branch architecture and wood density in tropical forest trees. **Tree Physiology**, v. 28, p. 1609–1617, 2008 a.
- MEINZER, F.C.; WOODRUFF, D.R.; DOMEK, J.C.; GOLDSTEIN, G.; CAMPANELLO, P.I.; GATTI, M.G.; VILLALOBOS-VEGA, R. Coordination of leaf and stem water transport properties in tropical forest trees. **Oecologia**, v. 156, p. 31–41, 2008 b.
- MESSIER, J.; MCGILL, B.J.; ENQUIST, B.J.; LECHOWICZ, M.J. Trait variation and integration across scales: is the leaf economic spectrum present at local scales? **Ecography**, v. 40, p. 685–697, 2017.
- MIRANDA, I.S.; ALMEIDA, S.S.; DANTAS, P.J. Florística e estrutura de comunidades arbóreas em cerrados de Rondônia, Brasil. **Acta Amazonica**, v. 36, p. 419-430, 2006.
- MITTERMEIER, R.A.; FONSECA, G.A.B.; RYLANDS, A.B.; BRANDON, K. A brief history of biodiversity conservation in Brazil. **Conservation Biology**, v. 19, p. 601-611, 2005.
- MOESLUND, J.E.; ARGE, L.; BØCHER, P.K.; DALGAARD, T.; EJRNÆS, R.; ODGAARD, M.V.; SVENNING, J.C. Topographically controlled soil moisture drives plant diversity patterns within grasslands. **Biodiversity and Conservation**, v. 22, p. 2151– 2166, 2013.
- MOLES, A.T.; WARTON, D.I.; WARMAN, L.; SWENSON, N.G.; LAFFAN, S.W.; ZANNE, A.E.; PITMAN, A.; HEMMING, F.A.; LEISHMAN, M.R. Global patterns in plant height. **Journal of Ecology**, v. 97, p. 923–932, 2009.
- MOREIRA, A.G. Effects of fire protection on savanna structure in central Brazil. **Journal of Biogeography**, v. 27, p. 1021–1029, 2000.

- MULLER-LANDAU, H.C. 2004. Interspecific and intersite variation in woodspecific gravity of tropical trees. **Biotropica**, v. 36, p. 20–32.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R.A.; MITTERMEIER, C.G.; FONSECA, G.A.B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853-858, 2000.
- NIINEMETS, Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area density, and thickness in trees and shrubs. **Ecology**, v. 82, p. 453-469, 2001.
- NOBRE, C.A.; BORMA, L.S. “Tipping points” for the Amazon forest. **Current Opinion in Environmental Sustainability**, v. 1, p. 28–36, 2009.
- O’BRIEN, M.J. et al. A synthesis of tree functional traits related to drought-induced mortality in forests across climatic zones. **Journal of Applied Ecology**, v. 54, p. 1669–1686, 2017.
- OLIVEIRA, R.S. et al. Embolism resistance drives the distribution of Amazonian rainforest tree species along hydro-topographic gradients. **New Phytologist**, v. 221, p. 1457–1465, 2019.
- PAMMENTER, N.W.; WILLIGEN, C. Vander. A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. **Tree Physiology**, v. 18, p. 589–593, 1998.
- PEREIRA, L.; BITTENCOURT, P.R.L.; OLIVEIRA, R.S.; JUNIOR, M.B.M.; BARROS, F.V.; RIBEIRO, R.V.; MAZZAFERA, P. Plant pneumatics: Stem air flow is related to embolism - new perspectives on methods in plant hydraulics. **New Phytologist**, v. 211, p. 357–370, 2016.
- PESSOA MJG. 2014. **Composição florística e estrutura da vegetação lenhosa de savanas sobre afloramentos rochosos na transição entre os biomas cerrado e Amazônia: Influências florísticas, edáficas e espaciais**. 2014. 80 f. Dissertação de mestrado, Universidade do Estado do Mato Grosso, Alta Floresta, Mato Grosso, Brasil.
- PFAUTSCH, S.; HARBUSCH, M.; WESOLOWSKI, A. et al. Climate determines vascular traits in the ecologically diverse genus *Eucalyptus*. **Ecological Letters**, v. 19, p. 340–9, 2016.
- PINHEIRO, M. Formações savânicas mundiais: uma breve descrição fitogeográfica. **Brazilian Geographical Journal**, v. 1, p. 306–313, 2010.
- PIREDA, S.; DA SILVA OLIVEIRA, D.; BORGES, N.L.; DO AMARAL FERREIRA, G.; BARROSO, L.M; SIMIONI, P.; VITÓRIA, A.P.; DA CUNHA, M. Acclimatization capacity of leaf traits of species co-occurring in restinga and seasonal semideciduous forest ecosystems. **Environmental and Experimental Botany**, v. 164, p. 190–202, 2019.

- PITTERMANN, J.; SPERRY, J. Tracheid diameter is the key trait determining the extent of freezing-induced embolism in conifers. **Tree Physiology**, v. 23, p. 907–914, 2003.
- PLAVCOVÁ, L.; HACKE, U.G. Phenotypic and developmental plasticity of xylem in hybrid poplar saplings subjected to experimental drought, nitrogen fertilization, and shading. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, p. 695–709, 2012.
- POORTER, L.; BONGERS, F.; STERCK, F.J.; WÖLL, H. Architecture of 53 rain forest tree species of a tropical moist forest. **Ecology**, v. 84, p. 602–608, 2003.
- PRANCE, G.T. Tropical savannas and seasonally dry forests: an introduction. **Journal of Biogeography**, v. 33, p. 385–386, 2006.
- PRATT, R. B.; JACOBSEN, A. L.; EWERS, F. W.; DAVIS, S. D. Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral. **New Phytologist**, v. 174, p. 787–798, 2007.
- PRIOR, L.D.; BOWMAN, D.M.J.S.; EAMUS, D. Seasonal differences in leaf attributes in Australian tropical tree species: Family and habitat comparisons. **Functional Ecology**, v. 18, p. 707–718, 2004.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: **R Foundation for Statistical Computing**, 2020.
<https://www.r-project.org/>
- RATTER, J.A.; BRIDGEWATER, S.; RIBEIRO, J.F. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 60, p. 57–109, 2003.
- RATTER, J.A.; RIBEIRO, J.F.; BRIDGEWATER, S. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. **Annals of Botany**, v. 80, p. 223–230, 1997.
- RATTER, J.A.; RICHARDS, P.W.; ARGENT, G.; GIFFORD, D.R. Observações adicionais sobre o cerrado de solos mesotróficos no Brasil central. In: Ferri, M.G. IV Simpósio sobre o cerrado. São Paulo: **Editora da Universidade de São Paulo**, p. 306–316, 1977.
- REICH, P.B.; WALTERS, M.B.; ELLSWORTH, D.S. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. **Ecological Monographs**, v. 62, p. 365–392, 1992.
- REIS, S.M. et al. Climate and fragmentation affect forest structure at the southern border of amazonia. **Plant Ecology and Diversity**, v. 11, p. 13–25, 2018.
- RIBEIRO, J.F.; WALTER, B.M.T. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado, in: Sano, S.M., Almeida, S.P., Ribeiro, J.F. (Ed.), Cerrado: Ecologia e Flora. **Embrapa CPAC, Planaltina**, p. 151–212, 2008.

- RIBEIRO, M.L.R.D.C; BARROS, C.F.; Variação intraspecífica do lenho de *Pseudopiptadenia contorta* (DC.) G.P. Lewis & M.P. Lima (Leguminosae - Mimosoideae) de populações ocorrentes em dois remanescentes de floresta Atlântica. **Acta Botanica Brasilica**, v. 20, p. 839–844, 2006.
- RODERICK, M.L. On the measurement of growth with applications to the modelling and analysis of plant growth. **Functional Ecology**, v.14, p. 244–251, 2000.
- ROJAS-JIMÉNEZ, K.; HOLBROOK, N.M.; GUTIÉRREZ-SOTO, M.V. Dry-season leaf flushing of *Enterolobium cyclocarpum* (ear-pod tree): Above- and belowground phenology and water relations. **Tree Physiology**, v. 27, p. 1561–1568, 2007.
- RONQUIM, C.C. Conceitos de fertilidade do solo e manejo adequado para as regiões tropicais. **Embrapa Monitoramento por Satélite**, p. 1-26, 2010.
- ROOD, S.B.; PATINO, S.; COOMBS, K.; TYREE, M.T. Branch sacrifice: cavitation-associated drought adaptation of riparian cottonwoods. **Trees Structure and Function**, v. 14, p. 248–257, 2000.
- ROSADO, B.H.P.; DIAS, A.T.C.; DE MATTOS, E.A. Going back to basics: Importance of ecophysiology when choosing functional traits for studying communities and ecosystems. **Natureza e Conservação**, v. 11, p. 15–22, 2013.
- ROSSATTO, D.R.; KOLB, R.M. Leaf anatomical traits are correlated with tree dominance in a neotropical deciduous forest. **New Zealand Journal of Botany**, v. 51, p. 242–251, 2013.
- ROSSATTO, D.R.; DE CARVALHO RAMOS SILVA, L.; VILLALOBOS-VEGA, R.; STERNBERG, L.S.L.; FRANCO, A.C. Depth of water uptake in woody plants relates to groundwater level and vegetation structure along a topographic gradient in a neotropical savanna. **Environmental and Experimental Botany**, v. 77, p. 259–266, 2012.
- ROSSATTO, D.R.; FRANCO, A.C. Expanding our understanding of leaf functional syndromes in savanna systems: the role of plant growth form. **Oecologia**, v. 183, p. 953–962, 2017.
- ROSSATTO, D.R.; HOFFMANN, W.A.; DE CARVALHO RAMOS SILVA, L.; HARIDASAN, M.; STERNBERG, L.S.L.; FRANCO, A.C. Seasonal variation in leaf traits between congeneric savanna and forest trees in Central Brazil: Implications for forest expansion into savanna. **Trees - Structure and Function**, v. 27, p. 1139–1150, 2013.
- ROWLAND, L. et al. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. **Nature**, v. 528, p. 119–122, 2015.
- ROZENDAAL, D. M. A.; HURTADO, V. H.; POORTER, L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. **Functional Ecology**, v. 20, p. 207–216, 2006.

RUNGWATTANA, K.; HIETZ, P. Radial variation of wood functional traits reflect size-related adaptations of tree mechanics and hydraulics. **Functional Ecology**, v. 32, p. 260–272, 2017.

RYAN, M.G.; YODER, B.J. Hydraulic limits to tree height and tree growth: What keeps trees from growing beyond a certain height? **BioScience**, v. 47, p. 235–242, 1997.

SALLEO, S.; NARDINI, A.; GULLO, M. A. L. Is sclerophylly of Mediterranean evergreens an adaptation to drought? **New Phytologist**, v. 135, p. 603–612, 1997.

SANKARAN, M. et al. Determinants of woody cover in African savannas. **Nature**, v. 438, p. 846–849, 2005.

SANTIAGO, L.S.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C.; FISHER, J.B.; MACHADO, K.; WOODRUFF, D.; JONES, T. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. **Oecologia**, v. 140, p. 543–550, 2004.

SANTIAGO, L.S.; DE GUZMAN, M.E.; BARALOTO, C.; VOGENBERG, J.E.; BRODIE, M.; HÉRAULT, B.; FORTUNEL, C.; BONAL, D. Coordination and trade-offs among hydraulic safety, efficiency and drought avoidance traits in Amazonian rainforest canopy tree species. **New Phytologist**, v. 218, p. 1015–1024, 2018.

SARMIENTO, G. The savannas of tropical America. In: Bouliere, F. (Ed.), *Tropical Savannas, Ecosystems of the World/Tropical Savannas*. New York: **Elsevier Scientific Pub**, p. 245–248, 1983.

SASS, J.E. *Botanical microtechnique*. 2nd ed. Ames: The Iowa State College Press, p. 391, 1951.

SAVAGE, J.A.; BEECHER, S.D.; CLERX, L.; GERSONY, J.T.; KNOBLAUCH, J.; LOSADA, J.M.; JENSEN, K.H.; KNOBLAUCH, M.; HOLBROOK, N.M. Maintenance of carbohydrate transport in tall trees. **Nature Plants**, v. 3, p. 965–972, 2017.

SCHOLZ, A.; KLEPSCH, M.; KARIMI, Z.; JANSEN, S. How to quantify conduits in wood? **Frontiers in Plant Science**, v. 4, p. 1–12, 2013.

SCHOLZ, F.G.; BUCCI, S.J.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C.; FRANCO, A.C.; MIRALLES-WILHELM, F. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. **Plant, Cell and Environment**, v. 30, p. 236–248, 2007.

SCHOLZ, F.G.; BUCCI, S.J.; HOFFMANN, W.A.; MEINZER, F.C.; GOLDSTEIN, G. Hydraulic lift in a Neotropical savanna: Experimental manipulation and model simulations. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 150, p. 629–639, 2010.

SCHREIBER, S.G.; HACKE, U.G.; HAMANN, A. Variation of xylem vessel diameters across a climate gradient: Insight from a reciprocal transplant experiment with a widespread boreal tree. **Functional Ecology**, v. 29, p. 1392–1401, 2015.

SCHULDT, T.B.; KNUTZEN, F.; DELZON, S.; JANSEN, S.; MÜLLER-HAUBOLD, H.; BURLETT, R.; EUSCHNER, C. How adaptable is the hydraulic system of European beech in the face of climate change-related precipitation reduction? **New Phytologist**, v. 210, p. 443–458, 2016.

SECCHI, F.; PAGLIARANI, C.; ZWIENIECKI, M.A. The functional role of xylem parenchyma cells and aquaporins during recovery from severe water stress. **Plant Cell and Environment**, v. 40, p. 858–871, 2017.

SILVA, M.A.M.; PINTO, A.V.F.; DO NASCIMENTO, L.M.; LINS-E-SILVA, A.C. B.; DE LIMA, A.L.A.; SAMPAIO, E.V.S.B.; RODAL, M.J.N. Traits and functional strategies as predictors of demographic variations over a chronosequence. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 40, p. 761–770, 2017.

SIMIONI, P. F.; EISENLOHR, P. V.; PESSOA, M. J. G.; SILVA, I. V. D. Elucidating adaptive strategies from leaf anatomy: Do Amazonian savannas present xeromorphic characteristics? **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 226, p. 38-46, 2017.

SIMIONI, P.F.; PESSOA, M.J.G.; CARDOSO, M.A.; CABRAL, F.F.; TEIXEIRA, S.O.; DA SILVA, I.V. Leaf anatomy of *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. (Annonaceae) occurring in a rocky savanna in the Brazilian Amazonian. **Acta Scientiarum - Biological Sciences**, v. 40, p. 1–7, 2018.

SIMIONI, P.; CAMPBELL, G.; PINTO, V.D.; CASTELAR, J.V.S.; PESSOA, M.J.G.; SILVA, I.V.; DA CUNHA, M. Do anatomical wood traits suggest adjustments in the hydraulic architecture of dominant species in Amazonian savanna? **Plant Biosystems**, v. 0, p. 1–12, 2020.

SOUSA, A.C.A.R. 2016. **Flora lenhosa de formações savânicas de Cerrado sobre dois substratos no Leste Mato-grossense e correlações com ambiente e espaço**. 2016. 50 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) - Universidade do Estado de Mato Grosso – UNEMAT, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil.

SPERRY, J.S. Hydraulic constraints on plant gas exchange. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 104, p. 13–23, 2000.

SPERRY, J.S.; HACKE, U.G.; PITTERMANN, J. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. **American Journal of Botany**, v. 93, p. 1490–1500, 2006.

SPERRY, J.S.; HACKE, U.G.; WHEELER, J.K. Comparative analysis of end wall resistivity in xylem conduits. **Plant, Cell and Environment**, v. 28, p. 456–465, 2005.

STERCK, F.; MARKESTEIJN, L.; SCHIEVING, F.; POORTER, L. Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. **PNAS**, v. 108, p. 20627–20632, 2011.

STERCK, F.J.; ZWEIFEL, R.; SASS-KLAASSEN, U.; CHOWDHURY, Q. Persisting soil drought reduces leaf specific conductivity in Scots pine (*Pinus sylvestris*) and pubescent oak (*Quercus pubescens*). **Tree Physiology**, v. 28, p. 529–536, 2008.

STRASSBURG, B.B.N.; BROOKS, T.; BARBIERI-FELTRAN, R.; IRIBARREM, A.; CROUZEILLES, R.; LOYOLA, R.; LATAWIEC, A.E.; FILHO, F.J.B.O.; SCARAMUZZA, C.A.M.; SCARANO, F.R.; SOARES-FILHO, B.; BALMFORD, A. Moment of truth for the Cerrado hotspot. **Nature Ecology & Evolution**. v. 1, p. 99, 2017.

SWENSON, S.C. GRACE monthly land water mass grids netcdf release 5.0. Ver. 5.0. PO. DAAC, CA, USA, 2012.

TEIXEIRA, M.C.; TRINDADE, F.G.; DA CUNHA, M.; REZENDE, C.E.; VITÓRIA, A.P. Ultrastructural and functional chloroplast changes promoting photoacclimation after forest management in a tropical secondary forest. **Forest Ecology and Management**, v. 428, p. 27–34, 2018.

TYREE, M.T.; DAVIS, S.D.; COCHARD, H. Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a trade-off of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? **IAWA Journal**, v. 15, p. 335–360, 1994.

TYREE, M.T.; ZIMMERMANN, M.H. Hydraulic Architecture of Whole Plants and Plant Performance. In: Xylem Structure and the Ascent of Sap. Springer Series in Wood Science. Berlin, Heidelberg: **Springer**, p. 284, 2002.

VAN GELDER, H.A.; POORTER, L.; STERCK, F.J. Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. **New Phytologist**, v. 171, p. 367–378, 2006.

VIANA, P.L. et al. Flora das cangas da Serra dos Carajás, Pará, Brasil: História, área de estudos e metodologia. **Rodriguesia**, v. 67, p. 1107–1124, 2016.

VIANELLO, R.L.; ALVES, A.R. Meteorologia básica e Aplicações. 1º ed. Viçosa: **UFV**, p. 379 e 380, 2004.

VILLALOBOS-VEGA, R.; SALAZAR, A.; MIRALLES-WILHELM, F.; HARIDASAN, M.; FRANCO, A.C.; GOLDSTEIN, G. Do groundwater dynamics drive spatial patterns of tree density and diversity in Neotropical savannas? **Journal of Vegetation Science**, v. 25, p. 1465–1473, 2014.

VILLAR, R.; MERINO, J. Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. **New Phytologist**, v. 151, p. 213–226, 2001.

VINCENS, A.; GARCIN, Y.; BUCHET, G. Influence of rainfall seasonality on African lowland vegetation during the Late Quaternary: Pollen evidence from Lake Masoko, Tanzania. **Journal of Biogeography**, v. 34, p. 1274–1288, 2007.

VIOLLE, C.; NAVAS, M.L.; VILE, D.; KAZAKOU, E.; FORTUNEL, C.; HUMMEL, I.; GARNIER, E. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, v. 116, p. 882–892, 2007.

VITÓRIA, A.P. et al. Isotopic composition of leaf carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) of deciduous and evergreen understorey trees in two tropical Brazilian Atlantic forests. *Journal of Tropical Ecology*, v. 34, p. 145–156, 2018.

VITORIA, A.P.; VIEIRA, T.O.; CAMARGO, P.B.; SANTIAGO, L.S. Using leaf $\delta^{13}\text{C}$ and photosynthetic parameters to understand acclimation to irradiance and leaf age effects during tropical forest regeneration. *Forest Ecology and Management*, v. 379, p. 50–60, 2016.

WESTOBY, M. et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, v. 428, p. 821–827, 2004.

WESTOBY, M.; FALSTER, D.S.; MOLES, A.T.; VESK, P.A.; WRIGHT, I. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 33, p. 125–159, 2002.

WHEELER, J.K.; SPERRY, J.S.; HACKE, U.G.; HOANG, N. 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 and Environment*, v. 28, p. 800–812, 2005.

WILLIAMS, K.; FORD, A. ROSAUER, D.; SILVA, N.; MITTERMEIER, R.; BRUCE, C.; LARSEN, F.W.; MARGULES, C. Forests of East Australia: The 35th Biodiversity Hotspot. In: ZACHOS, F.E.; HABEL, J.C. (eds.) Biodiversity hotspots: distribution and protection of conservation priority areas. *Springer*, New York. p. 295-310, 2011.

WILLIAMSON, G.B.; WIEMANN, M.C. Measuring wood specific gravity...correctly. *American Journal of Botany*, v. 97, p. 519–524, 2010.

WITKOWSKI, E.T.F.; LAMONT, B.B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, v. 88, p. 486–493, 1991.

WOODRUFF, D.R.; MEINZER, F.C.; LACHENBRUCH, B. Height-related trends in leaf xylem anatomy and shoot hydraulic characteristics in a tall conifer: Safety versus efficiency in water transport. *New Phytologist*, v. 180, p. 90–99, 2008.

ZANNE, A.E.; WESTOBY, M.; FALSTER, D.S.; ACKERLY, D.D.; LOARIE, S.R.; ARNOLD, S.E.J.; COOMES, D.A. Angiosperm wood structure: Global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *American Journal of Botany*, v. 97, p. 207–215, 2010.

ZAPPI, D.C.; SASAKI, D.; MILLIKEN, W.; IVA, J.; HENICKA, G.S.; BIGGS, N.; FRISBY, S. Plantas vasculares da região do Parque Estadual Cristalino, norte de Mato Grosso, Brasil. *Acta Amazonica*, v. 41, p. 29–38, 2011.

ZHANG, J.L.; ZHU, J.J.; CAO, K.F. Seasonal variation in photosynthesis in six woody species with different leaf phenology in a valley savanna in southwestern China. **Trees - Structure and Function**, v. 21, p. 631–643, 2007.

ZHANG, Y et al. Testing the plant pneumatic method to estimate xylem embolism resistance in stems of temperate trees. **Tree Physiology**, v. 38, p. 1016–1025, 2018.

ZHENG, J.; MARTÍNEZ-CABRERA, H.I. Wood anatomical correlates with theoretical conductivity and wood density across China: Evolutionary evidence of the functional differentiation of axial and radial parenchyma. **Annals of Botany**, v. 112, p. 927–935, 2013.

ZIEMINSKA, K.; BUTLER, D.W.; GLEASON, S.M.; WRIGHT, I.J.; WESTOBY, M. Fibre wall and lumen fractions drive wood density variation across 24 Australian angiosperms. **AoB Plants**, v. 5, p. 46, 2013.