

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE FÍSICA
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM FÍSICA AMBIENTAL

PARÂMETROS HIDRÁULICOS E FOTOSSINTÉTICOS
DE ESPÉCIE LENHOSA DO CERRADO
MATOGROSSENSE

MAGDIEL JOSIAS DO PRADO

PROF^a. DR^a. CARMEN EUGENIA RODRÍGUEZ ORTÍZ
Orientadora

Cuiabá – MT
Agosto de 2019

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE FÍSICA
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM FÍSICA AMBIENTAL

PARÂMETROS HIDRÁULICOS E FOTOSSINTÉTICOS
DE ESPÉCIE LENHOSA DO CERRADO
MATO-GROSSENSE

MAGDIEL JOSIAS DO PRADO

*Tese apresentada ao Programa de
Pós-Graduação em Física Ambiental
da Universidade Federal de Mato
Grosso, como parte dos requisitos
para obtenção do título de Doutor em
Física Ambiental*

PROFa. DRa. CARMEN EUGENIA RODRÍGUEZ ORTÍZ
Orientadora

Cuiabá – MT
Agosto de 2019

Dados Internacionais de Catalogação na Fonte.

D631p do Prado, Magdiel Josias.
PARÂMETROS HIDRÁULICOS E FOTOSSINTÉTICOS DE ESPÉCIE
LENHOSA DO CERRADO MATO-GROSSENSE / Magdiel Josias do Prado. --
2019
55 f. : il. color. ; 30 cm.

Orientadora: Carmen Eugenia Rodríguez Ortíz.
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Mato Grosso, Instituto de Física,
Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental, Cuiabá, 2019.
Inclui bibliografia.

1. Segurança hidráulica. 2. vulnerabilidade a cavitação. 3. fotossíntese. I. Título.

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Permitida a reprodução parcial ou total, desde que citada a fonte.

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE FÍSICA
Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental

FOLHA DE APROVAÇÃO

**TÍTULO: PARÂMETROS HIDRÁULICOS E FOTOSSINTÉTICOS DE
ESPÉCIE LENHOSA DO CERRADO MATO-GROSSENSE**

AUTOR: MAGDIEL JOSIAS DO PRADO

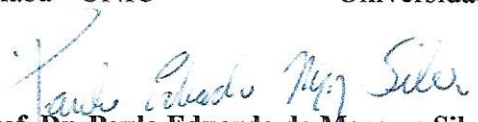
Tese de Doutorado defendida e aprovada em 07 de agosto de 2019, pela
comissão julgadora:


Prof. Dra. Carmen Eugenia Rodríguez Ortiz
Orientadora
Instituto de Biociências - UFMT


Prof. Dr. Sérgio Roberto de Paulo
Examinador Interno
Instituto de Física /UFMT


Prof. Dr. Osvaldo Borges Pinto Junior
Examinador Interno
Universidade de Cuiabá - UNIC


Prof. Dr. Higo José Dalmagro
Examinador Externo
Universidade de Cuiabá - UNIC


Prof. Dr. Paulo Eduardo de Menezes Silva
Examinador Externo
Instituto Federal Goiano – Campus de Rio Verde/GO

DEDICATÓRIA

À Deus pela vida, a minha esposa Jodirce pelo amor e compreensão, aos meus pais Antônio e Tereza, ao meu filho Eduardo e aos meus irmãos e irmãs pelo amor, compreensão, sacrifícios e orações.

AGRADECIMENTOS

- ❖ A Prof.^a Dra. **CARMEN EUGÊNIA RODRÍGUEZ ORTÍZ**-, pela orientação e principalmente pelo incentivo, apoio, confiança e grande amizade, ingredientes que possibilitaram a realização deste.
- ❖ Ao Prof. Dr. **FRANCISCO DE ALMEIDA LOBO**, por sua ajuda em conhecimentos dada no passado, presente e sei que no futuro caso necessário não só para mim más para todos que necessitarem de seus conhecimentos serão atendidos pela grande pessoa que esta é.
- ❖ Ao Prof. Dr. **JOSÉ DE SOUZA NOGUEIRA**, pelo grande trabalho feito para a realização deste curso de Doutorado;
- ❖ A todos(as) os(as) professores(ras) do Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental da Universidade Federal de Mato Grosso, onde transmitiram seus conhecimentos;
- ❖ Ao(s) Técnico(s) **SOILCE** e **CEZÁRIO**, pelo grande trabalho feito para o bom andamento deste curso de graduação.
- ❖ Aos meus amigos(as) **NELSON, RAFAEL, FERNANDO, ANDRÉ, SIMONE, ANDREA...**
- ❖ A todos os colegas de curso que ajudaram em muito, os quais se tornaram grandes amigos.
- ❖ Agradeço a **CAPES** pelo apoio financeiro durante a realização desta pesquisa.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	8
LISTA DE TABELAS	9
LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS	10
LISTA DE SÍMBOLOS	11
RESUMO	12
ABSTRACT	13
1 INTRODUÇÃO	14
2 REVISÃO BILIOGRÁFICA	17
2.1 Riscos associados ao transporte de água: cavitação e embolias.....	17
2.2 Limitações hidráulicas às trocas gasosas e variações ambientais	20
2.3 Estratégias na regulação estomática ante as variações do potencial hídrico.....	21
3 MATERIAL E MÉTODOS	23
3.1 Área de estudo	23
3.2 Espécie de estudo	24
3.3 Medições do intercâmbio gasoso e potencial hídrico foliar	24
3.4 Anatomia do xilema	27
3.5 Curva característica de umidade do solo	27
3.6 Determinação da condutividade hidráulica e curva de vulnerabilidade à cavitação	31
3.7 Estatística.....	36
4 Resultados e discussão.....	36
4.1 Características anatômicas do xilema.....	36
4.2 Propriedades hidráulicas do xilema P_{50} e MSH	38
4.3 Oferta hídrica do solo	41
4.4 Controle estomático à perda de água.....	42
4.5 Capacidade de regulação do potencial hídrico foliar (Ψ_f).....	46
5 Conclusão.....	48
6 Referências bibliográficas.....	49

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Área de estudo, Fazenda Miranda. Em destaque torre micrometeorológica e sítio experimental (local de medição e instalação de sensores) 23
- Figura 2. Dados micrometeorológicos da área de estudo, destacando os períodos de campanhas de campo para medições de intercâmbio gasoso e potencial hídrico. Fonte: Torre micrometeorológica local. 23
- Figura 3. Características da espécie estudada *Hymenaea stigonocarpa* Mart. 24
- Figura 4 Medidor de portátil de fotossíntese LI 6400-X LiCor em operação em campo utilizado nas medições do intercâmbio gasoso. 25
- Figura 5. Bomba de pressão do tipo Scholander de fabricação própria (Prof^o Francisco Lobo Faaz/UFMT) com resolução manométrica de $0,2 \text{ kgf cm}^{-2}$ utilizada nas medições de potencial hídrico e curvas PV. 26
- Figura 6. Desenho esquemático de câmara de pressão do tipo Sholander. Fonte: https://en.wikipedia.org/wiki/Scholander_pressure_bomb#/media/File:Pressurebomb.svg (adaptado) 26
- Figura 7. Micrótomo Thermo Scientific Microm HM 355S e microscópio Zeiss Primo Star com câmera acoplada. 27
- Figura 8. Aparato para estimativa do comprimento máximo do maior vaso por injeção de ar através de seringa acoplada ao ramo. 32
- Figura 9. Sistema montado em laboratório para medição da condutividade hidráulica 33
- Figura 10. Desenho esquemático do aparato hidráulico montado em laboratório para medição da condutividade hidráulica inicial e máxima. 34
- Figura 11. Desenho esquemático do aparato hidráulico montado em laboratório para lavagem pressurizada (flushing) para remoção de embolias. 34
- Figura 12. Aparato hidráulico montado em laboratório para lavagem pressurizada do ramo (flushing) para remoção de embolias. 35
- Figura 13. Fotomicrografia dos elementos de vasos e pontuações. (A) detalhes morfoanatômicos das pontuações intervasculares e (B) e (C) variações morfoanatômicas dos elementos de vaso. 37
- Figura 14. Curva de vulnerabilidade à cavitação apontando P_{50} , ponto de perda de 50% da condutividade hidráulica do xilema. 39
- Figura 15. Potencial hídrico foliar em *Hymenaea stigonocarpa*, para os períodos chuvoso e seco. 39
- Figura 16. Condutividade hidráulica inicial (K_i) e máxima (K_{max}) em função do gradiente de potencial hídrico induzido pela desidratação. 40
- Figura 17. Curva característica da retenção de umidade na fração de terra fina obtida para o perfil de profundidade de 0 à 0,20 m (A e C) e de 0,20 à 0,50 m (B e D). 41
- Figura 18. Curva característica da retenção de umidade do solo original para o perfil de profundidade de 0 à 0,20 m (A e C) e de 0,20 à 0,50 m (B e D). 41
- Figura 19. Variáveis ambientais, déficit de pressão de vapor (DPV), potencial matricial do solo ($\square_M$), radiação fotossinteticamente ativa (PAR) e temperatura (T), em dois períodos sazonais. 43
- Figura 20. Variáveis do intercâmbio gasoso, taxa de assimilação líquida de carbono (A), condutância estomática (g_s) e Transpiração (E), e potencial hídrico foliar ($\square_f$) em dois períodos sazonais. 43
- Figura 21. Variação horária da condutância estomática e da transpiração em função do potencial hídrico foliar e da temperatura no período chuvoso. 45
- Figura 22. Comportamento da variável condutância estomática (g_s) em função das variáveis ambientais e do potencial hídrico foliar em dois períodos sazonais. 46

LISTA DE TABELAS

<i>Tabela 1. Comprimento, área do lúmen e densidade média de vasos do xilema e densidade da madeira da espécie em estudo.</i>	<i>38</i>
<i>Tabela 2. Atributos do solo original para fins de determinação da sua oferta hídrica.</i>	<i>42</i>
<i>Tabela 3. Correlação linear de Pearson entre, déficit de pressão de vapor (DPV), temperatura (T) e potencial hídrico foliar e taxa de assimilação líquida de carbono (A), condutância estomática (g_s) e transpiração (E), para o período seco.....</i>	<i>44</i>
<i>Tabela 4. Correlação linear de Pearson entre, déficit de pressão de vapor (DPV), temperatura (T) e potencial hídrico foliar e taxa de assimilação líquida de carbono (A), condutância estomática (g_s) e transpiração (E), para o período chuvoso.....</i>	<i>44</i>

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

“Aw” – Classificação climática segundo Koppen

A – Taxa de assimilação líquida de carbono

CAD – Capacidade de água disponível

CC – Capacidade de campo

cm – Centímetro

cm³ – Centímetro cúbico

CO₂ – Dióxido de carbono

DAP – Diâmetro a altura do peito

DPV – Déficit de pressão vapor

E – Transpiração

EMBRAPA – Empresa brasileira de pesquisas agropecuárias

FaAZ/UFMT – Faculdade de agronomia e zootecnia

FEnF/UFMT – Faculdade de engenharia florestal

FFc2 – Sistema de classificação de solos (IBGE)

IBGE – Instituto brasileiro de geografia e estatística

g – Grama

g cm⁻³ – Grama por centímetro cúbico

g_f – Condutância foliar

g_s – Condutância estomática

H₂O – Água

Kg m⁻¹ s⁻¹ MPa⁻¹ – Unidade de medida de condutividade

kg m⁻³ – Quilograma por metro cúbico

kgf cm⁻² – Quilograma força por centímetros quadrados

K_h – Condutividade hidráulica

K_i – Condutividade hidráulica inicial

K_{max} – Condutividade hidráulica máxima

Km – Quilômetros

Km² – Quilômetros quadrados

m – Metros

m – Parâmetro empírico da equação de Van Genuchten

m³ ou m⁻³ – Metros cúbicos

mm – milímetros

mm² – milímetros quadrados

mol m⁻² s⁻¹ – Unidade de medida de fluxo molar

MPa – Megapascal

MPa s⁻¹ – Megapascal por segundo

MSH – Margem de segurança hidráulica

°C – Graus Célsius

P₅₀ – potencial hídrico referente a perda de 50% da condutividade hidráulica

PAR – Radiação fotossinteticamente ativa

P_{ef} – Profundidade efetiva

PLC – Porcentagem de perda de condutividade

PMP – Ponto de murcha permanente

PV – Pressão volume

Uso – Umidade do solo original

Utf_{sa} – Umidade da terra fina do solo da amostra

Utf_{so} – Umidade da terra fina do solo original

W_{seso} – Massa de matéria seca do esqueleto do solo original

W_{sso} – Massa de matéria seca do solo original

Wst_{fsa} – Massa de matéria seca da terra fina do solo da amostra

Wst_{fso} – Massa de matéria seca da terra fina do solo original

W_{ueso} – Massa de matéria úmida do esqueleto do solo original

W_{uso} – Massa de matéria úmida do solo original

Wut_{fsa} – Massa de matéria úmida da terra fina do solo da amostra

Wut_{fso} – Massa de matéria úmida da terra fina do solo original

LISTA DE SÍMBOLOS

- $\Delta\Psi$ – Gradiente de potencial hídrico
 Ψ_f – Potencial hídrico foliar
 Ψ_M – Potencial matricial
 $\Psi_{\min}$ – Potencial hídrico mínimo
 Ψ_x – Potencial hídrico do xilema
 Ψ_π – Potencial osmótico
 Ψ_π^{100} – Potencial osmótico a turgescência plena
 Ψ_π^0 – Potencial osmótico a turgescência insipiente
 α e n – Parâmetros empíricos da equação de Van Genuchten
 δ_{ap} – Densidade aparente
 δ_f – Densidade da terra fina
 ε – Módulo de elasticidade da parede celular
 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ – Unidade de medida de taxa de assimilação de CO_2
 θ – Umidade do solo
 θ_r – Umidade residual do solo
 θ_s – Umidade de saturação do solo

PRADO, M.J. **Parâmetros Hidráulicos E Fotossintéticos De Espécie Lenhosa Do Cerrado Mato-Grossense.** Cuiabá, 2019, 55f. Tese (Doutorado em Física Ambiental) – Instituto de Física, Universidade Federal de Mato Grosso.

RESUMO

As mudanças climáticas globais têm levantado vários questionamentos, no meio científico, sobre a capacidade de aclimação de espécies vegetais diante da escassez pronunciada de água nos próximos anos. Espécies nativas do Cerrado têm experimentado ao longo de seu desenvolvimento, variações extremas na oferta hídrica do solo, devido a sazonalidade da precipitação e características edáficas do solo. Essas variações exigem, das espécies ali estabelecidas, um comportamento estratégico que lhes permitam ao mesmo tempo, segurança hidráulica e maximização do ganho de carbono. Neste estudo foram analisados a resistência a cavitação expressa pelo P_{50} , a margem segurança hidráulica (MSH) e a estratégia de regulação das variações do potencial hídrico (iso/anisohídrica) da espécie *Hymenaea stigonocarpa* Mart. A espécie apresentou MSH de 0,4MPa, resultado da diferença entre o potencial hídrico mínimo do xilema (mais negativo, $\Psi_{\min}$) que foi de -2,4MPa e o P_{50} , que foi de -2,8 MPa, estes resultados apontam para um risco à cavitação de vasos; contudo o risco ao colapso hidráulico é baixo, levando em conta a característica de deciduidade da espécie como estratégia complementar à perda excessiva de água em períodos de maior restrição hídrica. O comportamento das variáveis do intercâmbio gasoso (A , g_s e E) ante as variações das variáveis ambientais (PAR , T , DPV e Ψ_M) e Ψ_f , apontam para diferentes estratégias sazonais na regulação das variações do potencial hídrico. Estas diferenças são evidenciadas principalmente pela relativa constância nos valores associados às variáveis do intercâmbio gasoso diante das variações significativas de Ψ_f e da oferta hídrica do solo.

Palavras-Chave: Segurança hidráulica, vulnerabilidade a cavitação, fotossíntese.

PRADO, M. J. **Hydraulic and photosynthetic parameters of woody species of Cerrado Mato-Grossense.** Cuiabá, 2019, 55f, Thesis (Doctorate of Environmental Physics) - Institute of Physics, Federal University of Mato Grosso.

ABSTRACT

The acclimatization capacity in plant species given the pronounced water scarcity has been one of the issues addressed in studies of global climate change. Native Cerrado species have experienced extreme variations in soil water supply throughout their development due to seasonality in rainfall and soil characteristics. These variations require different strategies from the species that allow them both hydraulic safety and maximization of carbon gain. In this study, we assess the cavitation resistance expressed by P_{50} , the hydraulic safety margin (MSH) and the strategy for regulating the variations in water potential (iso / anisohydric) of the species *Hymenaea stigonocarpa* Mart. The results show that the species presented an MSH of 0.4MPa, which indicates that the species is susceptible to vessel cavitation; However, the risk of hydraulic collapse is low, considering the decidua characteristic of the species as a complementary strategy to excessive water loss during periods of greater water restriction. The strategy of regulating the variations of water potential, described by the behavior of the gas exchange variables (A , g_s and E) against the variations of the environmental variables (PAR , T , DPV and Ψ_M) point to different seasonal strategies in the regulation of the variations. of water potential. These differences are mainly evidenced by the relative constancy in the values associated with the gas exchange variables in view of the significant variations of Ψ_f and the soil water supply.

Keywords: Hydraulic safety, cavitation vulnerability, photosynthesis.

1 INTRODUÇÃO

O Bioma Cerrado cobre cerca de 2 milhões de Km² da América do sul figurando como o segundo maior Bioma brasileiro representando cerca de 22% de toda sua superfície terrestre. Estende-se desde as fronteiras meridionais da Floresta amazônica até áreas periféricas dos estados de São Paulo e Paraná. No estado de Mato Grosso o cerrado representa cerca de 38,3% de todo o território. Localizado principalmente nas depressões de Alto Paraguai - Guaporé, ao sul e sudeste do planalto dos Parecis e ao sul do paralelo 13°, até os limites de Mato Grosso do Sul.

Devido a sua grande extensão o Bioma Cerrado apresenta diferentes condições edafoclimáticas ao longo de sua distribuição influenciando na composição da paisagem ao longo dos anos. Sua vegetação é composta geralmente por gramíneas, arbustos e árvores esparsas configurando vários tipos fitofisionômicos que vão desde formações florestais (Mata Ciliar, Mata de Galeria, Mata Seca e Cerradão) à savânicas (Cerrado sentido restrito, Parque de Cerrado, Palmeiral e Vereda) e campestres (Campo Sujo, Campo Limpo e Campo Rupestre). Os fatores que determinam a distribuição da vegetação do Cerrado e formação de tais fitofisionomias, têm sido objeto de controvérsias, mas em geral são considerados importantes: precipitação sazonal, fertilidade e drenagem do solo, regime de fogo e as flutuações climáticas do Quaternário.

A escassez pronunciada de água associada ao aumento da temperatura média advento das alterações climáticas globais tem trazido preocupações sobre o comportamento e a sobrevivência das espécies em ambientes onde estes aspectos são mais acentuados. O estudo das características de espécies que se estabelecem nestes ambientes pode revelar importantes parâmetros para compreensão dinâmica hídrica no sistema solo-planta-atmosfera.

No Cerrado da baixada cuiabana, em especial na região de estudo, as características edáficas do solo são bastante peculiares, caracterizadas por solo pedregoso, raso, com perfil de aproximadamente 0,5m, seguido de pavimento rochoso com perfil de aproximadamente 1,60m (informações do proprietário da fazenda, observações *in loco*). Estas características são de fundamental importância para o entendimento da distribuição e do estabelecimento das espécies ali existentes, dentre elas, e de especial interesse, a *Hymenaea stigonocarpa* Mart., espécie nativa e de ampla distribuição no Cerrado brasileiro que tem despertado

interesse por seu potencial comercial e científico devido as suas características e propriedades terapêuticas, madeireira e ecológica, esta última, de interesse particular neste estudo, entender suas relações hídricas e implicações na fisiologia das trocas gasosas diante das condições ambientais ali existentes.

O transporte de água nas plantas depende de pressões negativas estabelecidas por um gradiente de potencial hídrico no sistema solo-planta-atmosfera, gerando fortes tensões no contínuo de coluna d'água do xilema colocando a água numa condição metaestável, extremamente sensível a qualquer perturbação podendo levar à cavitação e embolia (formação de microbolhas nas condutas do xilema). A cavitação tem múltiplas implicações nas relações hídricas das plantas ao longo de seu desenvolvimento. Da mesma forma a resistência à cavitação do xilema tem profundas implicações para a fisiologia e a ecologia das plantas. A resistência à cavitação pode ser caracterizada por uma curva de vulnerabilidade, mostrando a variação da porcentagem de cavitação em função do potencial hídrico do xilema.

A vulnerabilidade e a suficiência hidráulica das plantas estão relacionadas a um conjunto de fatores que vão desde fatores ecológicos, como as condições edafoclimáticas nas quais se desenvolveram, a fatores genéticos, intrínsecos a espécie, como propriedades anatômicas e fisiológicas do xilema. Por exemplo, poros menores, características específicas de algumas espécies, conferem maior resistência à cavitação; por outro lado, eles podem reduzir a condutividade hidráulica do xilema. Desta forma, quanto mais seguro o xilema, menos eficiente ele pode ser na condução de água. O baixo suprimento de água pelo xilema que resulta da baixa disponibilidade de água no solo, altas tensões no xilema e aumento na demanda hídrica pela atmosfera, pode levar a redução da abertura estomática ou até mesmo o seu total fechamento em resposta ao déficit hídrico. Caso essa resposta não ocorra em tempo, o risco de cavitação aumenta consideravelmente, podendo levar a planta a um colapso hidráulico, advento da cavitação e embolia. Diante do exposto foram levantadas as seguintes hipóteses sobre a contribuição e interação entre os mecanismos de prevenção e controle de eventos de cavitação na eficiência das trocas gasosas: (1) espécies que se estabelecem em ambientes sujeitos a variações climáticas sazonais podem desenvolver diferentes estratégias na regulação das variações do potencial hídrico (2) Os riscos associados ao uso dessas estratégias são baixos para a espécie dado ao fato de seu estabelecimento (3) Existem atributos e/ou características da espécie que são determinantes no comportamento estratégico em cada período sazonal e na minimização dos riscos.

Assim sendo, estabelecemos como objetivos específicos: (a) avaliar o risco à cavitação e embolia para a espécie, a partir deste, (b) avaliar a sua margem de segurança hidráulica e (c) avaliar o comportamento estomático em função das variáveis ambientais (temperatura, déficit de saturação e potencial hídrico foliar), tendo como objetivo principal apontar a estratégia da espécie na regulação das variações do potencial hídrico.

2 REVISÃO BILIOGRÁFICA

2.1 Riscos associados ao transporte de água: cavitação e embolias

A água está normalmente sob um gradiente de tensão, que aumenta à medida que se move através do xilema em direção às folhas. O transporte de água através do contínuo solo-planta-atmosfera é impulsionado pela diferença no potencial hídrico entre a atmosfera e a cavidade subestomática (frequentemente aproximada pelo déficit de pressão de vapor). Por sua vez, o transporte da água na fase líquida através do xilema faz com que gradientes de potencial hídrico se desenvolvam entre o solo e as folhas (S. Manzoni et al., 2013).

A regulação do potencial hídrico da planta é importante não apenas por seu papel na determinação das respostas da planta à seca e outros fatores de estresse, mas também por sua influência nos processos metabólicos, incluindo o crescimento das plantas através da expansão celular impulsionada pelo turgor (Kramer 1983; Lockhart 1965; Slatyer & Taylor 1960). Este papel central explica porque, desde o desenvolvimento da câmara de pressão por Scholander et al. (1965), o potencial hídrico tornou-se uma das variáveis mais frequentemente mensuradas na fisiologia vegetal e na ecologia fisiológica das plantas. Parâmetros hidráulicos como a condutância hidráulica e a vulnerabilidade à cavitação estimados a partir do potencial hídrico são de suma importância para compreensão da adaptação da planta às variações das condições ambientais. Atributos que otimizam esses processos desempenham papel essencial na fotossíntese e crescimento, influenciando no transporte de água e consequentemente na sensibilidade da planta ao estresse hídrico, podendo ainda revelar diferenças ecológicas entre as espécies, apontando para os efeitos das condições ambientais no transporte de água no xilema e indicando o grau em que a produtividade é limitada pelas propriedades do xilema (Melcher et al., 2012).

Os condutos do xilema apresentam formato aproximadamente tubulares nos levando a entender, por aproximação, o fluxo de água em seu interior como sendo laminar e não turbulento, o que resulta em uma taxa de vazão volumétrica, para o gradiente de pressão aplicado, proporcional à quarta potência do raio do conduto, dado pela equação de Hagen-Poiseuille (Lewis & Boose 1995; Zwieniecki, Melcher & Holbrook 2001). No entanto a anatomia do xilema e suas interconexões são mais complexas que uma série de tubos paralelos de paredes retas, nos fazendo

superestimar a condutividade medida. Os condutos do xilema maduros estão mortos e vazios, eliminando os obstáculos das membranas celulares e protoplastos. Eles são largos (aproximadamente 5-500µm de diâmetro) e longos (mm a m) para minimizar a resistência ao fluxo e suas paredes são lignificadas e com paredes secundárias espessas o suficiente para resistir ao colapso pela tensão interna (Hacke et al., 2001; Sperry et al., 2006).

A condutividade hidráulica do xilema é altamente variável entre as espécies (Brodrigg & Feild 2000; Pockman & Jackson 2004), podendo ocorrer variações mesmo dentro da espécie em diferentes ambientes (Choat, Sack e Holbrook 2007; Cornwell et al. 2007). Para um determinado indivíduo, a condutividade pode ser dinâmica, com alterações resultantes da formação de embolia (Taneda & Sperry, 2008), reparo da embolia (Kaufmann et al., 2009; Brodersen et al., 2010), concentração de íons na seiva (Cochard et al., 2010b; Nardini, Salleo & Jansen 2011) e crescimento (Melcher et al., 2012). Medidas da condutância hidráulica na planta toda podem ser estimadas usando sensores de fluxo de seiva e medições do potencial hídrico do solo e foliar; contudo existem algumas limitações ao uso do método, como, imprecisão no comprimento da rede hidráulica, na estimativa da área foliar e na determinação do potencial hídrico do solo, em função da profundidade das raízes (Melcher et al., 2012). A condutância hidráulica do galho pode ser usada como alternativa à medição da condutividade na planta toda (Tyree & Zimmermann 2002 e Melcher 2012), podendo ser usada como uma medida comparativa da adaptação entre as espécies e para avaliar o impacto do estresse hídrico no transporte de água. Perspectiva que norteará este trabalho. A condutividade é entendida como sendo um fluxo direcionado por uma força motriz, normalizado pelo comprimento do segmento e referenciado para a área de secção transversal do xilema.

A perda de adesão entre as moléculas de água e as paredes dos vasos do xilema, caracterizam um fenômeno conhecido como cavitação. A cavitação resulta em embolia, bloqueio do fluxo de seiva pela presença de uma bolha de ar na luz do vaso, interrompendo assim o fluxo de água (Sperry e Tyree, 1988; Tyree e Sperry, 1989).

A cavitação um aspecto fundamental das relações hídricas das plantas e tem múltiplas implicações em sua anatomia, fisiologia e ecologia (Jones e Sutherland, 1991; Cochard et al., 2002) uma vez que interfere na formação e desenvolvimento do xilema e conseqüentemente na formação e desenvolvimento de toda planta por sua interferência na assimilação de carbono.

Existem dois mecanismos possíveis que poderiam explicar a indução de cavitação: uma perda de coesão entre as moléculas de água nos condutos de xilema (cavitação homogênea) ou uma perda de adesão entre a água e as paredes do conduto (cavitação heterogênea). Sabe-se que a ruptura de forças coesivas entre moléculas de água ocorre apenas a pressões inferiores a -20 MPa (Caupin e Herbert, 2006), ou seja, muito abaixo das pressões mais negativas registradas na seiva do xilema (cerca de -15 MPa). Portanto, a hipótese de cavitação homogênea em árvores é geralmente rejeitada. Em vez disso, a cavitação heterogênea causada pela ruptura capilar do menisco ar-água localizado nos poros da parede dos condutos (presumivelmente no nível das cavidades intervasculares) conhecida como hipótese da “semeadura de ar” é a mais aceita.

Cada espécie possui uma relação peculiar e característica entre a variação da condutividade hidráulica em função das variações no gradiente de potencial hídrico no contínuo solo-planta. Essa relação pode ser expressa através da curva de vulnerabilidade à cavitação, especificamente pela perda percentual de condutividade hidráulica em função de um potencial de pressão do xilema necessário à indução dessa perda. Curvas de vulnerabilidade são tipicamente obtidas pela medição da condutividade hidráulica e do potencial hídrico do xilema para um tempo determinado de exposição dos ramos à desidratação.

As curvas de vulnerabilidade das plantas, em conjunto com sua arquitetura hidráulica, podem fornecer uma visão considerável das suas relações hídricas e “estratégias” de tolerância à seca. A partir delas é possível extrair alguns parâmetros importantes na compreensão da resistência à cavitação pelas espécies, destes o P_{50} é sem dúvida o mais emblemático (Rowland et al., 2015; Anderegg et al., 2016) indicando o potencial hídrico em que a planta perde 50% da sua condutividade hidráulica.

Os trade-offs entre a vulnerabilidade e a suficiência hidráulica do xilema estão relacionado à ecologia e a características intrínsecas das espécies, as condições ambientais experimentadas durante o seu desenvolvimento e estabelecimento no ambiente moldam a construção do xilema, conferindo-lhes certa plasticidade específica à cada espécie, podendo conferir-lhes vantagens ou desvantagens, além de influenciar na estratégias ao controle da perda excessiva de água pela planta. Poros menores conferem maior resistência à cavitação; por outro lado reduzem a condutividade hidráulica do xilema. Assim, quanto mais seguro o xilema, menos eficiente ele pode ser na condução de água. Aumentar o tamanho ou

o número das pontuações também aumentaria a condutância; contudo isso pode enfraquecer as paredes dos condutos deixando-os vulneráveis à implosão. Da necessidade de se evitar um colapso do conduto sob pressão negativa cria-se um trade-off significativo entre a resistência à cavitação e o custo de construção do xilema, conforme revelado pelas relações entre a resistência da parede do conduto, densidade da madeira e tensão de cavitação (Hacke & Sperry 2001).

2.2 Limitações hidráulicas às trocas gasosas e variações ambientais

São vários os fatores que impõem limitações à assimilação de carbono pelas plantas, dentre eles a limitação hídrica é seguramente a mais eminente ameaça à sua sobrevivência. A redução na disponibilidade hídrica causada por eventos de cavitação afeta diretamente a fotossíntese pela diminuição da condutância estomática. Em resposta a diminuição do suprimento hídrico, ocorre a redução da abertura estomática ou até mesmo o fechamento do estômato prevenindo a perda excessiva de água. O tempo de resposta a estes eventos pode determinar a magnitude dos danos ao aparato hidráulico e à integridade do aparato fotossintético uma vez que existe um limite para a perda de condutividade sem causar danos irreversíveis à planta (ponto de murcha permanente). Embora não se conheça profundamente o mecanismo gatilho para esse ajuste estomático em resposta às restrições hídricas, percebe-se que este tem estado tão aprimorado ao ponto de permitir que as plantas ocupem habitats com grandes variações ambientais, permitindo a regulação dinâmica da difusão de CO_2 e H_2O . A difusão de CO_2 para a cavidade subestomática, ocorre simultaneamente à perda de água pela transpiração, impulsionada pelo gradiente de concentração de vapor de água na interface folha-ar. Se a água do solo se torna escassa, a condição hídrica da planta se agrava, levando a efeitos em cascata que podem ser severamente negativos tanto na escala da folha como da planta toda (Hsiao 1973; Porporato et al., 2001; S. Manzoni et al., 2013). Para reduzir esses riscos, plantas sob déficit hídrico reduzem as perdas de água por transpiração, reduzindo a condutância estomática e consequentemente dificultando, o transporte interno de CO_2 na folha, a atividade enzimática e, portanto, a capacidade fotossintética, (Ghannoum 2009; Lawlor & Tezara 2009).

A manutenção da condutância estomática é determinada pela capacidade de reidratação dos tecidos foliares (Brodribb, 2009). Quanto maior for essa capacidade, maior será o potencial para manutenção de elevada condutância estomática e consequentemente, maior influxo de CO_2 para o processo

fotossintético (Brodribb, 2009). A limitação da capacidade fotossintética pela resistência hidráulica da folha representa cerca de 30% da resistência total da planta (Sack & Holbrook, 2006; Sack et al., 2012), o que impõe significantes restrições à maximização da condutância estomática (Brodribb et al., 2005) e consequentemente à transpiração e à assimilação do CO₂ (Farquhar e Sharkey, 1982).

2.3 Estratégias na regulação estomática ante as variações do potencial hídrico

Dado que as secas reduzem a capacidade de captação de carbono pelas plantas (Nepstad et al. 2002, Ciais et al. 2005, Meir e Grace 2005, Bréda et al. 2006) e aumentam a vulnerabilidade dos ecossistemas à perturbações por fogo ou insetos (Goldammer 1999, Nepstad et al. al., 1999), uma melhor compreensão de como as secas afetam a ciclagem de carbono e água é necessária para melhor prever possíveis feedbacks sobre as mudanças climáticas (Bonan 2008).

Uma abordagem emergente é classificar as estratégias hidráulicas das plantas ao longo do espectro iso-anisohídrico, com base na regulação da condutância estomática (Choat et al. 2012, Manzoni et al. 2013, Klein 2014, Martínez-Vilalta et al. 2014). Plantas com comportamento isohídrico tendem a regular seu potencial hídrico dentro de uma faixa estreita e assim, reduzem o risco à cavitação do xilema causado por tensão excessiva no seu sistema hidráulico (Tyree e Sperry 1988, Choat et al. 2012, Manzoni et al. 2013), o custo dessa estratégia é que, fechando seus estômatos mais cedo reduzem a absorção de carbono. Plantas inclinadas ao comportamento anisohídrico, em contraste, tendem a um controle menos rigoroso do potencial hídrico durante a seca. Essa estratégia permite que elas mantenham seus estômatos abertos por mais tempo, mantendo as taxas de assimilação de carbono, embora com um risco maior de falha hidráulica (Tyree e Sperry, 1988; McDowell et al., 2008, Martínez-Vilalta et al., 2014).

A classificação baseada na capacidade de regulação do potencial hídrico foliar, pela regulação estomática, tem sido, até então, uma das tentativas mais bem-sucedidas de caracterização do comportamento iso-anisohídrico (Jones, 1998; Stocker 1956; Tardieu & Simonneau 1998). Em espécies isohídricas, além de órgãos de armazenamento de água e do controle estomático, outros mecanismos contribuem com a manutenção do potencial hídrico, tais como, alterações nos padrões de absorção de água, variações na arquitetura hidráulica e alterações na superfície de trocas gasosas (Bucci et al., 2008); contudo, o desempenho de plantas

com diferentes modos de regulação hídrica depende da intensidade e da duração da escassez de água (McDowell et al., 2008).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área de estudo

O experimento foi realizado em área de cerrado antropizada com núcleos de vegetação localizada na Fazenda Miranda a cerca de 15km de Cuiabá -MT, Brasil sob as coordenadas 15°73' Sul e 56°02' Oeste (Fig. 1).

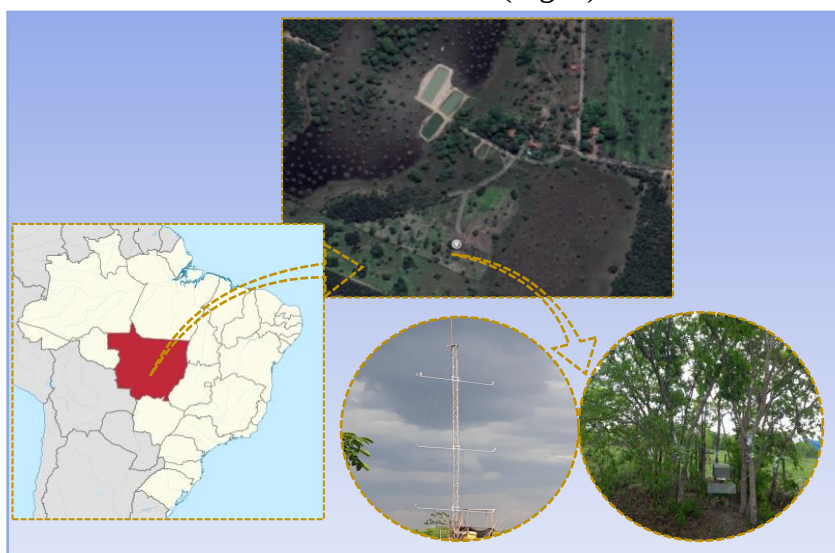


Figura 1. Área de estudo, Fazenda Miranda. Em destaque torre micrometeorológica e sítio experimental (local de medição e instalação de sensores)

O clima é do tipo Aw segundo classificação de Köppen, caracterizado por uma estação seca (outono e inverno) e outra chuvosa (primavera e verão) com temperatura média anual que varia de 22°C à 25°C.

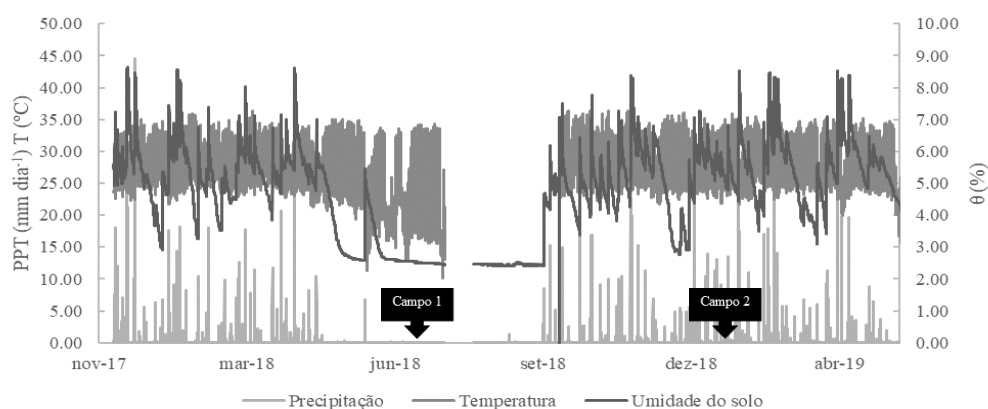


Figura 2. Dados micrometeorológicos da área de estudo, destacando os períodos de campanhas de campo para medições de intercâmbio gasoso e potencial hídrico. Fonte: Torre micrometeorológica local.

A precipitação média anual é de 1335mm (Machado et al., 2015) e seu regime apresenta dois períodos distintos: chuvoso (outubro a abril) e seco (maio a setembro) (Chiaranda et al., 2012). O solo é do tipo FFc2 - plintossolo pétrico concrecionário (IBGE, 2019).

3.2 Espécie de estudo

A Hymenaea stigonocarpa Mart. ex Hayne popularmente conhecida como Jatobá-do-cerrado é uma espécie da família Fabaceae (Leguminosae), lenhosa, decídua de porte arbóreo chegando a atingir 20m de altura e 50cm de DAP (1,30m). Folhas alternas, compostas bifolioladas e pecioladas. A floração acontece entre os meses de outubro e dezembro e a frutificação entre os meses de maio a agosto, quando ocorre a maturação dos frutos (EMBRAPA, 2007) Fig.3.



Figura 3. Características da espécie estudada *Hymenaea stigonocarpa* Mart.

3.3 Medições do intercambio gasoso e potencial hídrico foliar

As medições dos parâmetros hidráulicos e de trocas gasosas se dividiram entre atividades de campo e laboratório. As medições em campo ocorreram em duas campanhas, nos dias 20 e 21 de junho de 2018, período seco, e nos dias 27 e 28 de novembro, período chuvoso (Fig. 2).

As medidas de intercambio gasoso foram feitas em condições de campo, em folhas de sol totalmente expandidas, a terceira do ramo do ápice para o caule, com melhores condições fitossanitárias aparente, utilizando-se um medidor portátil de fotossíntese Li-6400x da LI-COR® (Fig.4), entre 8h e 16h (horário local) em intervalos de 2h. A intensidade de luz PAR (Radiação Fotossinteticamente Ativa) e concentração de dióxido de carbono (CO₂) foram as encontradas no ambiente nos

horários de medição. Para garantir a estabilidade da concentração de CO_2 do ambiente e evitar possíveis interferências foi utilizado um sistema de armazenamento de ar atmosférico com tubo de captação afastado de possíveis fontes de interferência na concentração do CO_2 atmosférico. A intensidade de PAR utilizada nas medições em cada horário foi definida segundo a radiação medida pelo sensor PAR agregado ao equipamento, de modo a simular a mesma condição de radiação no momento da medição e prevenir possíveis variações por interferência de nuvens entre as medidas repetidas. As medidas de fotossíntese, taxa de assimilação líquida de carbono (A) foram dadas em $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ determinado pela diferença entre radiação infravermelha interceptada antes (referência) e após a passagem pela câmara onde se encontrava a amostra. As medidas de condutância estomática (g_s) foram dadas em $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ obtida pelo cálculo da condutância total removendo-se a contribuição da camada limite. As medidas de transpiração (E) foram dadas em $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e posteriormente convertidas em $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para melhor visualização e compreensão.



Figura 4 Medidor de portátil de fotossíntese LI 6400-X LiCor em operação em campo utilizado nas medições do intercâmbio gasoso.

O potencial hídrico foliar (Ψ_f) foi medido em campo na mesma data e horário e nas mesmas folhas nas quais foram medidas as variáveis do intercâmbio gasoso, após a medição do intercâmbio gasoso as folhas foram destacadas, ensacadas e acondicionadas em recipiente térmico refrigerado até o momento da medição. A medição do Ψ_f foi feita pelo método de equilíbrio de pressão usando câmara de pressão tipo Scholander (Scholander et al., 1965). Fig.5.



Figura 5. Bomba de pressão do tipo Scholander de fabricação própria (Profº Francisco Lobo Faaz/UFMT) com resolução manométrica de $0,2 \text{ kgf cm}^{-2}$ utilizada nas medições de potencial hídrico e curvas PV.

Após inserção da folha na câmara, procedeu-se incremento de pressão com taxa de $0,005 \text{ MPa s}^{-1}$ até a observação da exsudação de seiva na face exposta do pecíolo, momento em que imediatamente o fluxo foi interrompido e a pressão equivalente registrada (fig. 5 e 6).

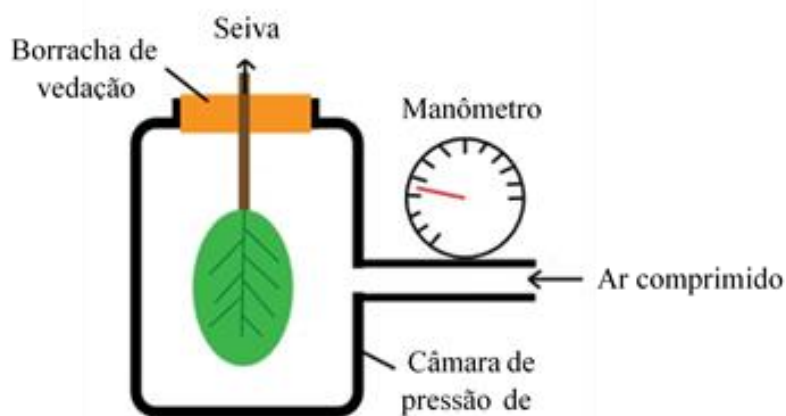


Figura 6. Desenho esquemático de câmara de pressão do tipo Sholander. Fonte: https://en.wikipedia.org/wiki/Scholander_pressure_bomb#/media/File:Pressurebomb.svg (adaptado)

O potencial hídrico mínimo ($\Psi_{\min}$) foi medido em folhas previamente ensacadas com papel alumínio por um período 1h, assumido como sendo tempo suficiente para o equilíbrio entre o potencial hídrico foliar e potencial hídrico do caule. As medições ocorreram no período seco a partir das 13h, horário no qual assumiu-se ser o de maior demanda evaporativa pela atmosfera, ou seja, período de menor oferta hídrica pelo solo e maior déficit de saturação.

3.4 Anatomia do xilema

Foram realizados cortes de amostras do caule com auxílio de um micrótomo Thermo Scientific Microm HM 355S e confecção de lâminas semi-permanentes utilizando técnicas de microtomia descritas em roteiro didático do curso de anatomia da madeira da Universidade Federal do Recôncavo da Bahia. A técnica de maceração foi baseada no método de Nicholls e Dadswell descrito por Ramalho (1987). A observação, contagem e medição de diâmetro, comprimento e frequência de vasos foram feitas com auxílio de um microscópio Zeiss Primo Star com câmera acoplada e software Zen 2.6 Blue Edition do mesmo fabricante (Fig.7)



Figura 7. Micrótomo Thermo Scientific Microm HM 355S e microscópio Zeiss Primo Star com câmera acoplada.

3.5 Curva característica de umidade do solo

Foram selecionados ao acaso três pontos na área experimental de onde se retiraram amostras do perfil de solo nas profundidades de 0 à 0,20 m e de 0,20 à 0,50 m. Essas amostras foram devidamente embaladas em sacolas plásticas, etiquetadas, guardadas em caixas de isopor resfriadas para serem levadas ao Laboratório de Solos da Faculdade de Agronomia e Zootecnia da Universidade Federal de Mato Grosso, onde foram realizadas as determinações.

Cada amostra foi peneirada para efetuar a separação do esqueleto do solo (partículas superiores a 2,0 mm) da terra fina (partículas com diâmetro menor ou igual a 2,0 mm), (NBR 6502). Após esse procedimento, cada fração granulométrica (esqueleto e terra fina) foi pesada na sua umidade atual.

As curvas de retenção de umidade do solo são importantes para determinação da sua oferta hídrica através dos parâmetros dela extraídos,

capacidade de campo (CC), ponto de murcha permanente (PMP) e densidade aparente (δ_{ap}). O modelo matemático utilizado para explicar a relação entre a umidade do solo e o seu potencial matricial foi o de van Genuchten (1978), também empregado por van Genuchten (1980). Esse modelo (Equação 1) foi ajustado para dados provenientes de amostras da fração de terra fina do solo da área experimental e posteriormente ajustado para a condição original do solo com todas as suas frações granulométricas naturais.

No ajuste do modelo de van Genuchten foram empregadas duas formas de expressar o valor da umidade do solo, uma em porcentagem peso e outra em volume de água por volume de solo.

$$\theta = \theta_r \frac{(\theta_s - \theta_r)}{[1 + (\alpha \cdot \Psi_M)^n]^m} \quad (\text{Equação 1})$$

Em que: θ é a umidade do solo (% ou $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$), θ_r é a umidade residual do solo (% ou $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$), θ_s é a umidade de saturação do solo (% ou $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$), α e n são parâmetros empíricos do modelo, $m = 1 - 1/n$ (θ , θ_r , α , e n são parâmetros determinados no processo de regressão não linear).

Pelo fato de não ser possível determinar instrumentalmente a umidade da amostra de solo original, dada a limitação em acomodar em estufa grandes volumes de solo (representativa do ambiente original), sua estimativa foi baseada na Equação 2, desconhecendo-se a massa da matéria seca do solo original (W_{sso}).

$$U_{so} = \frac{W_{uso} - W_{sso}}{W_{sso}} \times 100 \quad (\text{Equação 2})$$

Em que: U_{so} é a umidade do solo original (%), W_{uso} é a massa da matéria úmida do solo original (g), W_{sso} é a massa da matéria seca do solo original (g).

Nesse momento seriam conhecidas apenas a massa da matéria úmida do solo original (W_{uso}), a massa da matéria úmida da terra fina original (W_{utfso}) e a massa da matéria úmida do esqueleto (W_{ueso}) que, neste caso, supôs-se não diferir da sua própria matéria seca (W_{seso} , sendo $W_{seso} = W_{ueso}$).

Sabendo-se que W_{sso} é a soma de W_{seso} (ou W_{ueso}) com W_{stfso} (Equação 3), então, a partir de uma amostra de terra fina passível de ser levada à estufa, determinou-se a sua umidade (U_{tfsa} , Equação 4), considerando ser esta umidade exatamente igual àquela da terra fina original de onde foi retirada e utilizando-se dessa condição para estimar o valor desconhecido de W_{stfso} , isolando-o da Equação

5 (Equação 6). Nesta fase, já se determinaria o valor da massa da matéria úmida da terra fina da amostra ($Wutfsa$) e da massa da matéria seca da terra fina da amostra ($Wstfsa$).

$$Wsso = Wueso + Wstfso \quad (\text{Equação 3})$$

Em que: $Wueso$ é a massa da matéria úmida do esqueleto do solo original (g), $Wstfso$ é a massa da matéria seca da terra fina do solo original (g).

$$Utfsa = \frac{Wutfsa - Wstfsa}{Wstfsa} \times 100 \quad (\text{Equação 4})$$

Em que: $Utfsa$ é a umidade da amostra de terra fina (%), $Wutfsa$ é a massa da matéria úmida da amostra de terra fina (g), $Wstfsa$ é a massa da matéria seca da amostra de terra fina (g).

$$Utfso = Utfso = \frac{Wutfso - Wstfso}{Wstfso} \times 100 \quad (\text{Equação 5})$$

Em que: $Utfsa$ é a umidade da amostra de terra fina (%), $Utfso$ é a umidade da terra fina original (%), $Wutfso$ é a massa da matéria úmida da terra fina original (g), $Wstfso$ é a massa da matéria seca da terra fina original (g).

$$Wstfso = \frac{100 \times Wutfso}{Utfso + 100} \quad (\text{Equação 6})$$

Em que: $Wstfso$ é a massa da matéria seca da terra fina original (g), $Wutfso$ é a massa da matéria úmida da terra fina original (g) e $Utfso$ é a umidade da amostra de terra fina que é exatamente igual à da terra fina original ($Utfso$, %).

A partir dessas determinações, a Equação 3 pode ser reescrita na forma da Equação 7 e, finalmente, a Equação 2 pode ser reescrita na forma da Equação 8.

$$Wsso = Wueso + \frac{100 \times Wutfso}{Utfso + 100} \quad (\text{Equação 7})$$

Em que: $Wsso$ é massa da matéria seca do solo original (g), $Wueso$ é a massa da matéria úmida do esqueleto do solo original (g), $Wutfso$ é a massa da matéria úmida da terra fina do solo original (g), $Utfso$ é a umidade da amostra de terra fina que é exatamente igual à da terra fina original ($Utfso$, %).

$$U_{so} = \frac{W_{uso} - \left(W_{ueso} + \frac{100 \times W_{utfso}}{U_{tfso} + 100} \right)}{\left(W_{ueso} + \frac{100 \times W_{utfso}}{U_{tfso} + 100} \right)} \times 100 \quad (\text{Equação 8})$$

Em que: U_{so} é a umidade do solo original (%), W_{uso} é a massa da matéria úmida do solo original (g), W_{ueso} é a massa da matéria úmida do esqueleto do solo original (g), W_{utfso} é a massa da matéria úmida da terra fina do solo original (g), U_{tfso} é a umidade da amostra de terra fina que é exatamente igual à da terra fina original (U_{tfso} , %).

Esse procedimento para, a partir do conhecimento da umidade de uma amostra de terra fina, poder estimar a umidade do solo original com todos seus componentes granulométricos, foi empregado para ajustar as umidades das curvas características de retenção de umidade do solo, que originalmente foram realizadas com amostras de terra fina. Neste caso, considerou-se que o esqueleto do solo não afetaria o seu potencial matricial e nem teria qualquer efeito sobre a retenção de umidade; que apenas a terra fina teria tais propriedades.

Do total da terra fina obtida de cada amostra, uma porção foi tomada e depositada em um anel volumétrico para solo de dimensões conhecidas (volume conhecido) para fins de estimativa da densidade aparente do solo e outra porção, igualmente depositada em anel volumétrico, utilizada para determinação da curva característica de umidade do solo.

A determinação da densidade aparente da terra fina de cada amostra (δ_t) foi feita levando-se o solo no anel volumétrico para uma estufa de esterilização à 110°C por 24 h e obtendo sua massa da matéria seca por pesagem em balança analítica, calculando-se assim a relação entre essa massa e o volume do solo ocupado no anel volumétrico.

A curva característica de retenção de umidade do solo foi realizada em três etapas. Na primeira etapa, as amostras foram previamente saturadas, depositando-se as amostras de solo no anel volumétrico em uma bacia plástica contendo água destilada até a metade do anel volumétrico e deixando-as embeber por um período de 24 h. Após a saturação, as amostras foram depositadas em mesa de tensão, tomando-se o cuidado de manter a união perfeita da superfície do solo com a superfície da mesa de forma a que a umidade entre ambos se combinasse. Após as amostras atingirem o equilíbrio com uma primeira tensão aplicada na mesa, estas foram rapidamente pesadas para, em seguida, serem submetidas à uma nova tensão para uma nova pesagem. Esse procedimento na mesa de tensão foi realizado

repetidamente para os valores de -0,0020 MPa, -0,0039 MPa, -0,0059 MPa, -0,0098 MPa. Na segunda etapa, após as amostras foram acondicionadas em placas porosas previamente saturadas e submetidas a câmara de pressão (Painéis de Richard) até que ocorresse o equilíbrio entre a pressão aplicada e a capacidade de retenção de água pelo solo, observado pela interrupção do fluxo de água no dreno, quando então procedia-se a pesagem da amostra seguido do incremento de pressão. As pressões aplicadas nesta etapa foram de 0,0300 MPa; 0,0500 MPa e 0,1000 MPa.

A umidade do solo no anel volumétrico foi determinada utilizando-se os dados de sua massa da matéria úmida (variável para cada ponto de equilíbrio) e a massa da matéria seca foi aquela empregada no cálculo da densidade aparente da terra fina, de acordo com a Equação 2.

Numa terceira etapa, várias porções das mesmas amostras de solo foram retiradas do anel volumétrico e depositadas numa bandeja para dessecarem-se à condição ambiente, cada qual durante um período de tempo específico, a fim de se ter amostras de solo com diferentes conteúdos de umidade. Nesta fase, a determinação do potencial matricial da amostra de solo foi realizada por meio de um psicrômetro de ponto de orvalho, modelo WP4 (Decagon Devices, Inc., Pullman, WA, EUA), sendo que após essa determinação se realizava a pesagem da amostra. A dessecação das amostras foi suficiente para possibilitar leituras de potencial matricial na faixa de -0,1000 MPa a -4,0000 MPa. Ao final, todas as amostras foram secas em estufa de esterilização à 110°C por 24 h e obtendo sua massa da matéria seca por pesagem em balança analítica. A umidade do solo das amostras lidas no WP4 foi determinada com base nas suas massas da matéria úmida e seca (Equação 2).

3.6 Determinação da condutividade hidráulica e curva de vulnerabilidade à cavitação

O comprimento médio dos maiores vasos foi estimado por metodologia descrita por Melcher et al., 2012, em ensaios realizados com ramos coletados, entre 1m e 1,2m de comprimento. Foram feitos corte dos ramos laterais e posterior selagem dos locais seccionados a fim de eliminar vazamentos. Após isso foi feito o acoplamento de uma seringa de 60ml cheia de ar à extremidade proximal do segmento de ramo (Fig. 12) e posteriormente pressurização do embolo até a metade de seu volume (Melcher et al., 2012), essa pressão foi mantida durante a verificação de vazamento de ar nos cortes laterais (indesejável) ou na extremidade distal

(desejável). Não havendo vazamento em nenhum deles, manteve a pressão e procedeu-se um novo corte na extremidade distal do ramo, de cerca de 0,5cm a cada 1minuto, repetindo este último passo até a observação de fluxo de ar (formação de bolhas contínuas) na extremidade distal do ramo.

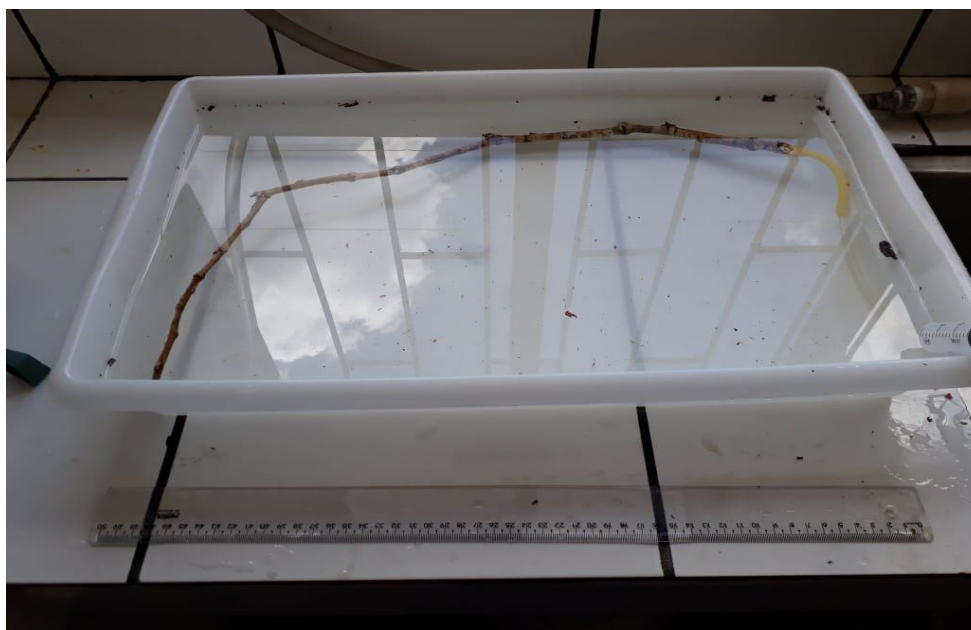


Figura 8. Aparato para estimativa do comprimento máximo do maior vaso por injeção de ar através de seringa acoplada ao ramo.

Foi repetido o ensaio em 20 ramos para estimativa do tamanho médio do maior vaso de xilema da planta em estudo. O conhecimento do tamanho médio dos vasos é importante na determinação da curva de vulnerabilidade à cavitação uma vez que os segmentos de ramo medidos têm que ser menor que o tamanho médio dos vasos, ou seja, contendo praticamente todos os vasos abertos (Melcher et al., 2012)

As medidas de condutividade hidráulica e estimativa da curva de vulnerabilidade à cavitação foram feitas em laboratório. A coleta de material vegetal procedeu-se no início da noite entre 18h e 19h do dia 21 de novembro de 2018 (período chuvoso). Com auxílio de uma tesoura de poda foram excisados 10 ramos de aproximadamente 1m de comprimento, sendo 2 por planta, e imediatamente acondicionado em recipiente contendo água ultrapura, onde foi feito um segundo corte de aproximadamente 2cm sob a água a fim de remover possíveis embolias (Choat et al., 2015), logo após os ramos foram cobertos com saco plástico preto afim de evitar perda de água por transpiração e manter o estado de hidratação dos ramos durante o transporte até o laboratório de Ecofisiologia vegetal FAAZ/UFMT, onde foram deixado para hidratação em sala refrigerada por um

período de 12h antes das medições para garantir a reidratação dos tecidos (Choat et al., 2015).

Na manhã do dia seguinte à coleta, procedeu-se as medições de condutividade hidráulica pelo método hidráulico descrito por Sperry & Tyree, (1988), Melcher et al., 2012 e Choat et al (2015), utilizando-se sistema hidráulico controlado, com pressão de coluna d'água de aproximadamente 100kPa, conteúdo solução de perfusão e acoplado a uma balança de precisão (Sperry & Tyree, 1988) montado em laboratório (Fig. 8 e 9). Um segmento de ramo de aproximadamente 20cm foi cortado sob a água e cuidadosamente removido 1cm de sua casca nas extremidades, para facilitar a conexão no sistema hidráulico. Após conectado procedeu-se a abertura do reservatório de água e o imediato registro do incremento de massa a cada 30 segundos durante 10 minutos (fluxo inicial). Após este procedimento o segmento de ramo foi desconectado do sistema hidráulico de medição e sob a água foi transportado e conectado a outro sistema hidráulico para



Figura 9. Sistema montado em laboratório para medição da condutividade hidráulica

lavagem pressurizada (flushing), sob pressão de 400kPa (Melcher, et al., 2003) por 15 minutos (Fig.10 e 11), a fim de remover qualquer embolia. Após a lavagem para remoção de embolia a amostra de ramo foi removida e novamente conectada ao sistema de medição de condutividade a fim de estimar o fluxo máximo e posteriormente a condutividade hidráulica máxima.

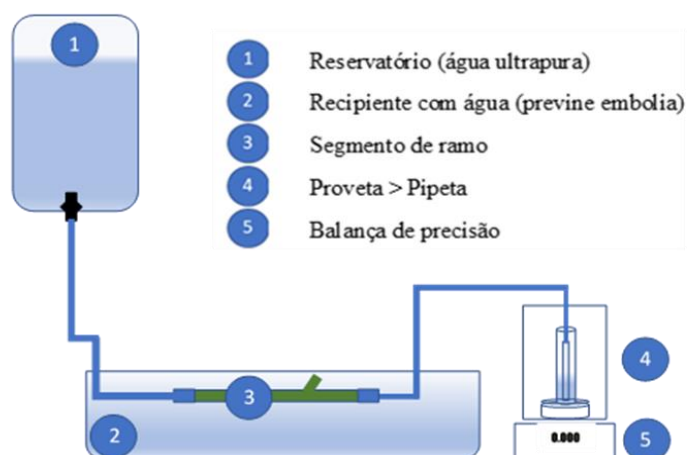


Figura 10. Desenho esquemático do aparato hidráulico montado em laboratório para medição da condutividade hidráulica inicial e máxima.

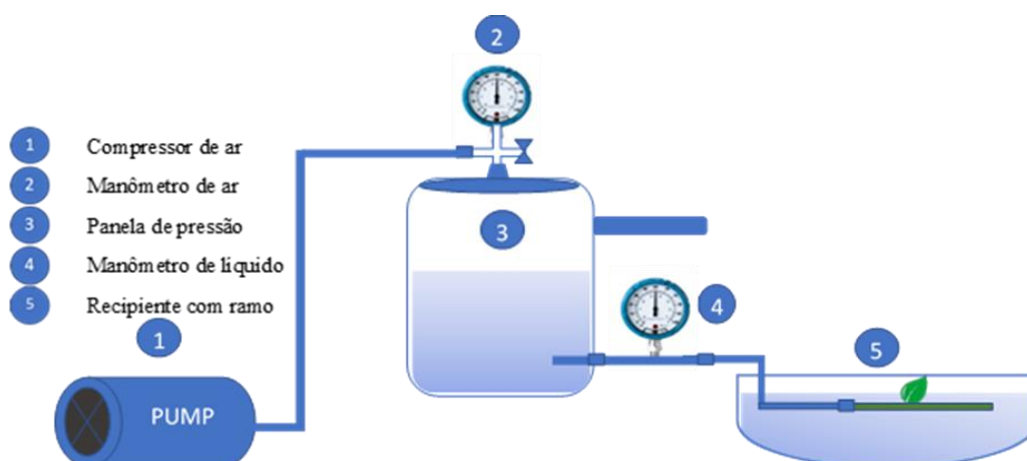


Figura 11. Desenho esquemático do aparato hidráulico montado em laboratório para lavagem pressurizada (flushing) para remoção de embolias.

A estimativa da condutividade hidráulica específica do xilema (inicial e máxima), foi determinada pela medida da condutância hidráulica, que é o fluxo direcionado por uma força motriz ($Q/\Delta P$), normalizada pelo comprimento do segmento de ramo e referenciado pela área de secção transversal do xilema.

$$K_s = QL/(\Delta P A_x)$$

Equação 9

Onde Q é a taxa fluxo, L é o comprimento do segmento, $\Delta P = (\rho g \Delta h)$ onde ρ é a densidade da água, g é a aceleração da gravidade e Δh é a diferença entre o nível de água do reservatório e o nível de água da proveta, ou seja, a diferença de pressão em todo o sistema, e A_x é a área de secção transversal do xilema.



Figura 12. Aparato hidráulico montado em laboratório para lavagem pressurizada do ramo (flushing) para remoção de embolias.

A construção da curva de vulnerabilidade à cavitação foi baseada no método de desidratação de bancada (Sperry e Tyree, 1988; Cochard et al., 2013 e Choat et al., 2015). Esta metodologia baseia-se na exposição das amostras a um nível conhecido e gradual de desidratação cuja única medida relevante do estresse hídrico é o potencial hídrico do xilema (Ψ_x), variável chave que determina a indução de cavitação durante o estresse hídrico. Para a determinação da curva de vulnerabilidade à cavitação foi medida a condutividade hidráulica de um ramo submetido a 12h de hidratação, o qual assumiu-se estar completamente saturado, para determinação da condutividade inicial. No início das medições outros nove ramos foram expostos à desidratação sobre a bancada. Após 1h de desidratação, tempo necessário para medição da condutividade hidráulica inicial, procedeu-se a medição do segundo ramo. No início da medição de cada ramo 4 folhas do restante de cada amostra foram cobertas com papel alumínio e colocadas em saco plástico preto contendo material umedecido a fim prevenir a desidratação, 10h após a medição da condutividade de cada ramo respectivamente, iniciou-se a medição do potencial hídrico foliar que neste momento supôs-se estar em equilíbrio com o potencial do xilema (Melcher et al., 2003). O percentual de perda de condutividade (PLC) foi definido pela equação 10:

$$(PLC) = 100(1 - K_{\text{inicial}} / K_{\text{máximo}}) \quad (\text{Equação 10})$$

Onde K_i e K_{max} representam a condutividade hidráulica inicial e máxima respectivamente (Tyree, 1988). O Ψ_x é colocado no eixo X e PLC é colocado no eixo Y para dar melhor visualização da curva (Choat et al., 2015). É possível definir a partir de PLC em função de Ψ_x , o P50, ponto em que há perda de 50% da condutividade hidráulica no xilema.

A margem de segurança hidráulica foi calculada baseada na diferença entre o P50 e o Ψ_{min} , menor potencial hídrico do xilema do caule encontrado para a espécie em estudo.

$$MSH = P_{50} - \Psi_{\text{min}} \quad (\text{Equação 11})$$

Onde o P50 é o potencial hídrico de perda de 50% da condutividade hidráulica e o Ψ_{min} é o potencial hídrico mínimo (mais negativo) experimentado pela planta.

3.7 Estatística

O tratamento estatístico foi feito a partir dos softwares, Sigma Plot, SPSS e Excel. Foram executados de testes de média, ANOVA one way e análise de correlação de Pearson para verificação de discrepância das médias em função do fator sazonalidade e correlação entre as variáveis ambientais e do intercambio gasoso levando em conta também o fator sazonalidade.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Características anatômicas do xilema

O tamanho médio dos maiores vasos obtidos através de medições segundo metodologia de Sperry et al., 1988; Melcher et al., 2012 e Choat et al., 2015 foram em média de 50 μm de comprimento sendo composto por aproximadamente 200 elementos de vaso uma vez que este possui em média 0,026 mm de comprimento. A área média do lúmen dos vasos é de 0,012 mm² com densidade média de 8,24 vasos por mm² (Fig. 13 e 14 e Tab.1). A baixa densidade de vasos aparentemente é compensada pela área do lúmen, teoricamente conferindo vantagem na condutividade e consequentemente aumentando o risco à embolia e cavitação (Sperry e Tyree, 1990); contudo, sabe-se que o transporte de água no contínuo da planta acontece através das pontuações intervaskulares (Li et al. 2016) Fig.13. Segundo ele, a vulnerabilidade do xilema à cavitação e a eficiência hidráulica estão diretamente ligadas, em fina escala, às características das pontuações (Li et al.,

2019). Embora não esteja claro como as características das pontuações influenciam o transporte de água e a economia de carbono em espécies tropicais, Lens et al. (2011) e Scholz et al. (2013) sugerem que características como a forma da abertura das pontuações estão correlacionadas com a resistência à cavitação e embolia, espécies exibindo pontuações intervasculares com aberturas mais estreitas e mais elípticas seriam mais resistentes. Estas características foram verificadas em vasos de xilema do jatobá (Fig 13).

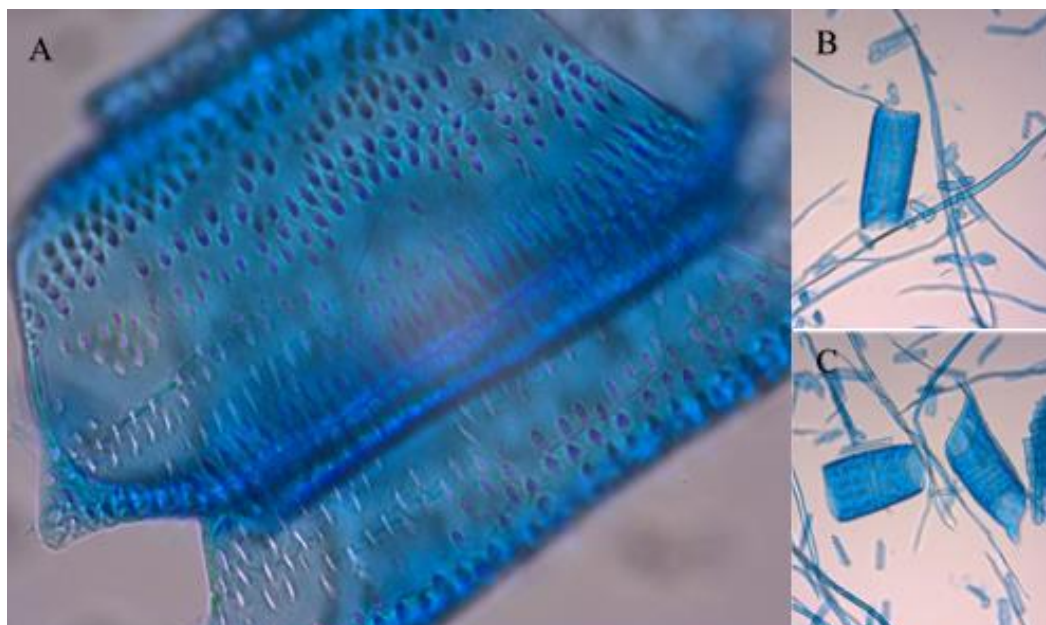


Figura 13. Fotomicrografia dos elementos de vasos e pontuações. (A) detalhes morfoanatômicos das pontuações intervasculares e (B) e (C) variações morfoanatômicas dos elementos de vaso.

pontuações podem ser responsáveis por 50% ou mais da resistência hidráulica total no xilema (Pittermann et al. 2005, Sperry et al. 2005, Wheeler et al. 2005, Choat et al. 2006, Hacke et al. 2006), levando à um trade-off entre segurança e eficiência hidráulica no xilema (Pittermann et al. 2005, 2010, Hacke et al. 2006, Choat et al. 2008, Jansen et al. 2009, Lens e cols. 2011). Além disso, Hacke et al. (2001) e Lachenbruch e McCulloh (2014), correlacionaram o aumento da densidade da madeira com maior resistência à cavitação. A densidade média da madeira do jatobá foi de $0,655 \text{ g cm}^{-3}$ (Tab. 1). Os resultados dos estudos de Silveira et al. (2013), Coradin et al. (2010), Vale et al. (2005), Vale et al. (2002) e Melo et al. (1990), com densidade da madeira, permitem classificar as madeiras de baixa densidade, como aquelas que apresentam valores abaixo de $0,550 \text{ g cm}^{-3}$, média densidade aquelas com densidade da madeira entre $0,550$ e $0,720 \text{ g cm}^{-3}$, e madeiras pesadas ou de alta densidade aquelas com valores superiores a $0,730 \text{ g cm}^{-3}$. A partir dessas informações, podemos considerar que a *Hymenaea stigonocarpa*, assim como 41%

das espécies arbóreas analisadas nos estudos acima citado, são de média densidade da madeira, conferindo-lhe certa vantagem em relação ao risco à cavitação.

Tabela 1. Comprimento, área do lúmen e densidade média de vasos do xilema e densidade da madeira da espécie em estudo.

Propriedades	Média	Erro	DP	Variância
Elemento de vaso (mm)	0.29214	± 0.00848	0.04950	0.00245
Lúmen do elemento de vaso (mm ²)	0.01267	± 0.00058	0.00325	1.06E-05
Densidade de vasos (mm ⁻²)	8.24831	± 0.20739	1.63306	2.66689
Densidade da madeira (g cm ⁻³)	0,65579	$\pm 0,02473$	0,06059	0,00367

4.2 Propriedades hidráulicas do xilema P₅₀ e MSH

O P₅₀, potencial hídrico do xilema (Ψ_x) no qual a planta perde 50% de sua condutividade hidráulica é apontado como índice mais comum na avaliação do risco à cavitação e à embolia, além de ser considerado um determinante chave na tolerância à seca pelas espécies (Rowland et al., (2015 e Anderegg et al., 2016). Traços hidráulicos como este também podem ser importantes na diferenciação de nichos e na distribuição das espécies através dos gradientes locais de umidade (Engelbrecht et al., 2008), além de ser um parâmetro essencial para a estimativa da margem de segurança hidráulica (MSH), a partir da diferença entre o P₅₀ e o potencial hídrico mínimo ($\Psi_{\min}$). O P₅₀ neste estudo estimado pela curva de vulnerabilidade à cavitação foi de -2,8 MPa. O potencial hídrico mínimo estimado a partir de medições do potencial hídrico foliar em equilíbrio com o potencial hídrico do xilema do caule, no período de menor oferta hídrica e maior demanda de água pela atmosfera foi de -2,4 Mpa. Aplicando-se a equação 11 pôde-se estimar a margem de segurança hidráulica (MSH) que, para esta espécie que foi de 0,4Mpa.

Segundo Bucci et al., (2008) o xilema de espécies do cerrado opera com potenciais hídricos longe do ponto de disfunção catastrófica; enquanto as folhas operam com potenciais hídricos substancialmente mais negativos. Ela atribui isso ao baixo custo de produção e a capacidade de recuperação de embolias em função de variações de pressão resultantes das variações diurnas de solutos osmoticamente ativos (Bucci et al., 2003). Ela verificou ainda, em estudo com 12 espécies lenhosas dominantes do Cerrado, que o $\Psi_{\min}$ do xilema é em média 1,2 MPa mais positivos do que o $\Psi_{\min}$ foliar, resultado também observado neste estudo levando em conta os potenciais hídricos foliares mais negativos, cerca de 3,8MPa (Fig. 15).

O gradiente de potencial hídrico observado no sistema solo-planta, neste estudo variou em média de -0,03 MPa (Ψ_M) a -1,90MPa (Ψ_f) no período chuvoso e de -0,07MPa (Ψ_M) a -3,0MPa (Ψ_f) no período seco. Segundo Oliveira et al., (2019) o P_{50} determina a manutenção do suprimento de água para as folhas sob estresse hídrico pois a tensão da água no solo estabelece a tensão máxima possível do xilema em um ambiente, determinando consequentemente a sobrevivência das plantas num determinado ambiente. Sperry & Love, 2015 sugerem que este gradiente de tensão é inevitável, mesmo após o fechamento estomático e as plantas ainda assim têm que resistir à cavitação e embolia.

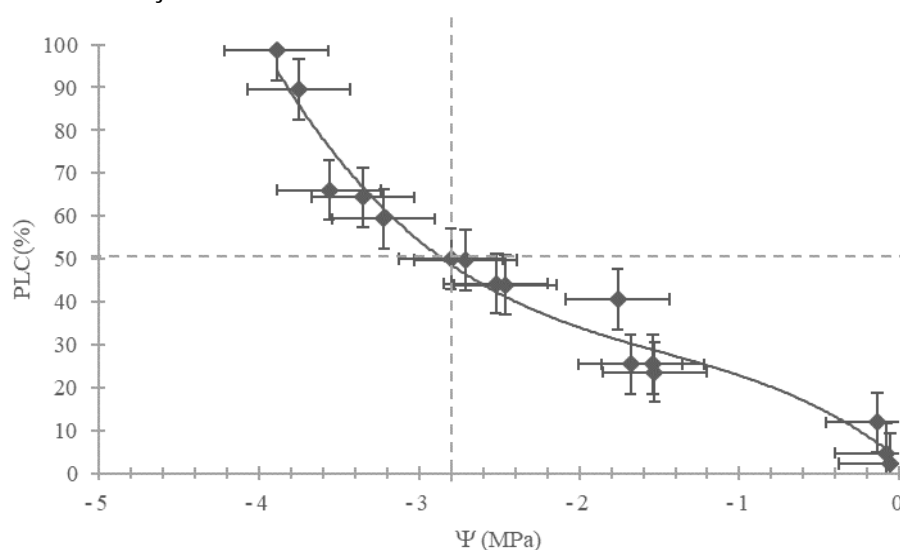


Figura 14. Curva de vulnerabilidade à cavitação apontando P_{50} , ponto de perda de 50% da condutividade hidráulica do xilema.

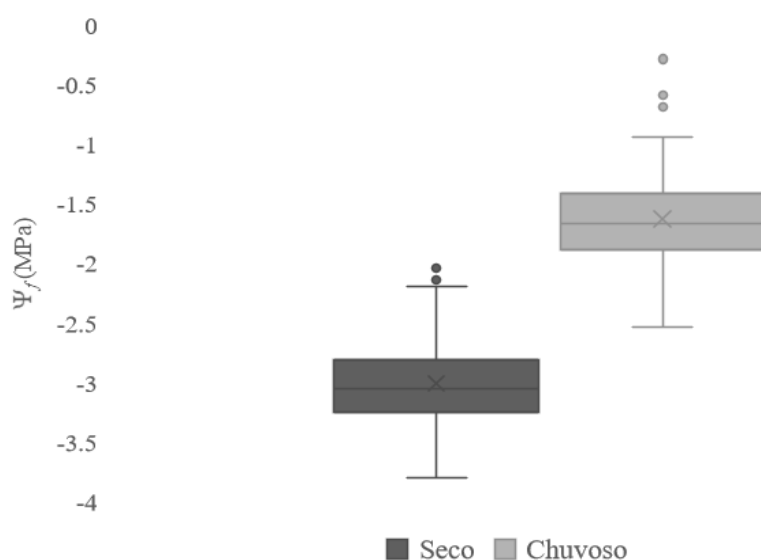


Figura 15. Potencial hídrico foliar em *Hymenaea stigonocarpa*, para os períodos chuvoso e seco.

Levando em conta a MSH encontrada para a espécie e os valores médios globais do gradiente de potencial hídrico no sistema solo-planta, pode-se sugerir

que a espécie *Himeneaea stigonocarpa* opera em uma faixa de potencial hídrico que oferece um baixo risco ao colapso hidráulico levando em conta a característica de deciduidade como estratégia complementar de minimização desse risco.

Segundo Brodribb 2003, em espécies com ampla margem de segurança, o risco de atingir potenciais hídricos foliares baixos o suficiente para induzir falha hidráulica no xilema é mínimo porque os estômatos se fecham antes que a condutividade hidráulica decaia substancialmente.

O gradiente de potencial hídrico induzido pelo processo de desidratação dos ramos, em laboratório, durante a medição da condutividade hidráulica variou de -0,06MPa a -3,8MPa permitindo uma variação na condutividade hidráulica entre 1,05 a 4,37 Kg m⁻¹ s⁻¹ MPa⁻¹ para esta espécie (Fig. 16). O declínio da condutividade do xilema neste estudo foi induzido seguramente por eventos de cavitação e embolias, que se asseveraram à medida do aumento do tempo de desidratação dos ramos. Segundo Tyree & Zimmermann (2002) o xilema por si só, representa cerca de 50% da resistência hidráulica da planta toda, uma vez que o fluxo está condicionado ao diâmetro das pontuações intervasculares, não estando, portanto, diretamente relacionado com diâmetro dos vasos. Os eventos de cavitação e embolias aumentam ainda mais essa resistência uma vez que, vasos com pontuações maiores, e que contribuem para uma maior condutividade, são mais propensos à cavitação (Pittermann et al., 2010; Hacke & Sperry., 2001), restringindo desta forma a condutividade à vasos com pontuações de diâmetros menores reduzindo assim drasticamente o fluxo e a condutividade.

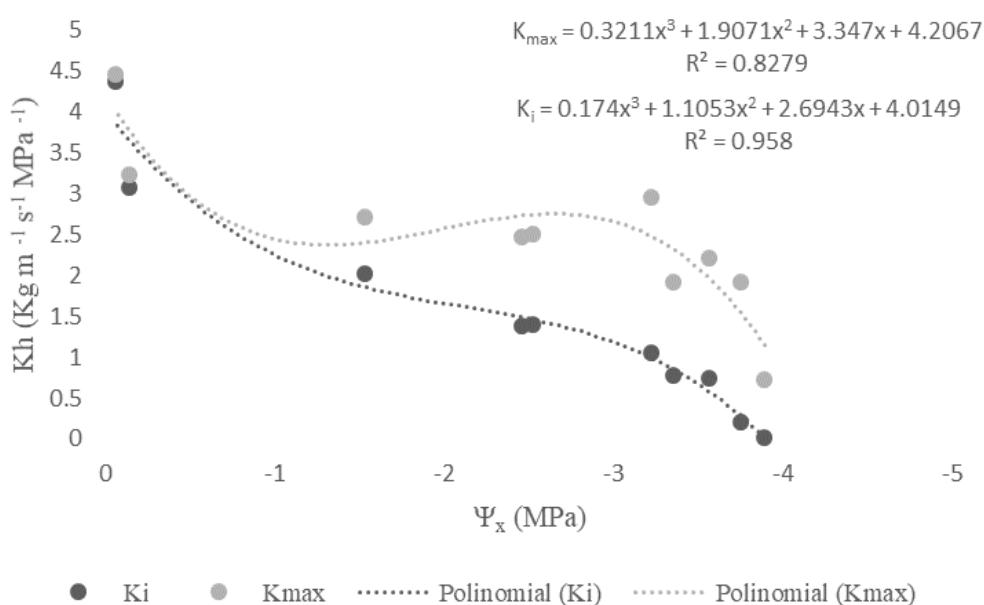


Figura 16. Condutividade hidráulica inicial (K_i) e máxima (K_{max}) em função do gradiente de potencial hídrico induzido pela desidratação.

4.3 Oferta hídrica do solo

As curvas características de umidade do solo obtidas das amostras de terra fina podem ser observadas na Figuras 16, ao passo que as estimativas dessas mesmas curvas para as condições naturais das frações granulométricas presentes no solo original podem ser observadas na Figura 17.

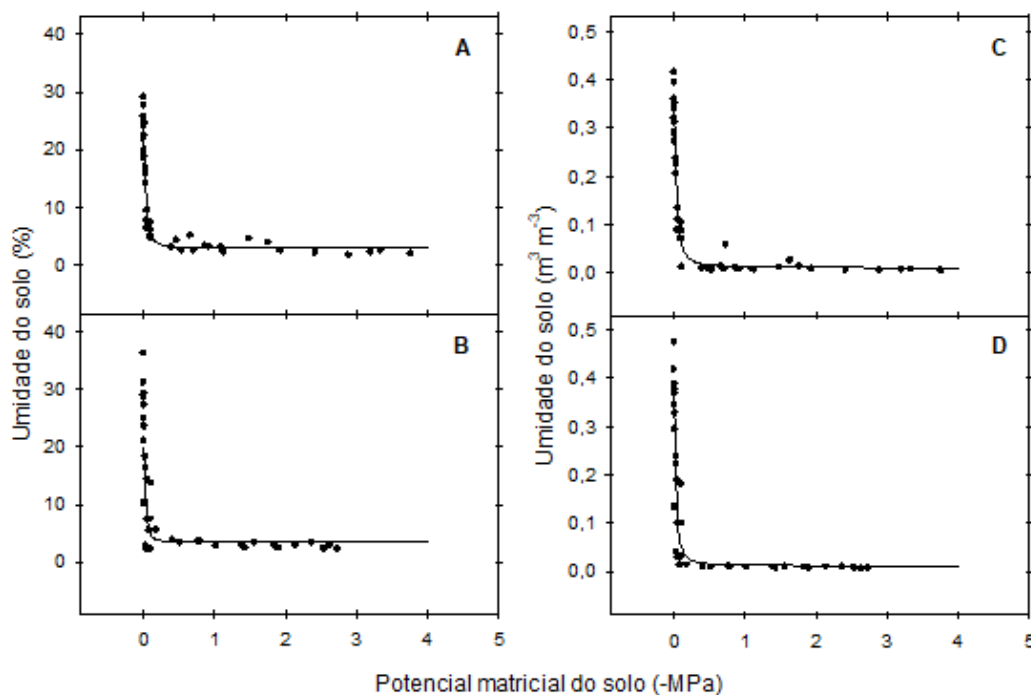


Figura 17. Curva característica da retenção de umidade na fração de terra fina obtida para o perfil de profundidade de 0 à 0,20 m (A e C) e de 0,20 à 0,50 m (B e D).

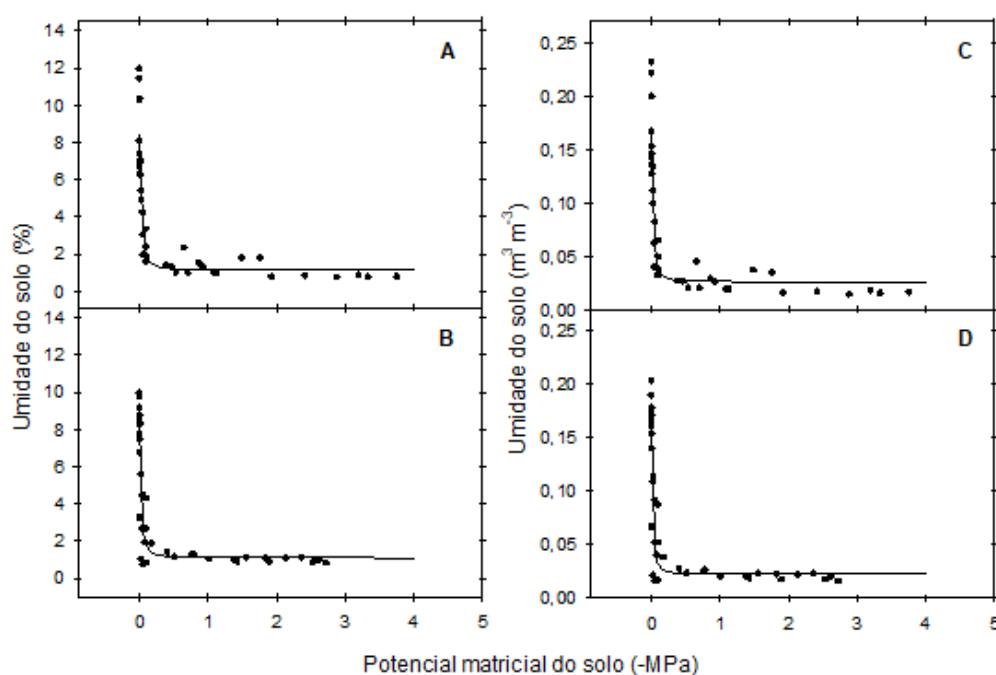


Figura 18. Curva característica da retenção de umidade do solo original para o perfil de profundidade de 0 à 0,20 m (A e C) e de 0,20 à 0,50 m (B e D).

Observou-se que a metodologia utilizada no ajuste da curva característica de retenção de umidade para terra fina retrata as condições e características do solo original. A capacidade de água disponível (CAD) para este solo foi de 4,39% na profundidade de 0 - 0,20m e de 3,17% na profundidade de 0,20 – 0,50m e ponto de murcha permanente de 0,015% para ambas profundidades (Tab.2). Considerando que o solo da área experimental tem uma profundidade efetiva (P_{ef}) que chega, em média, a 500 mm; empregando as médias ponderadas pela profundidade do perfil obtidos da Tabela 2, pode-se estimar o valor da capacidade de água disponível (CAD) para esse solo como sendo igual a 36,5 mm. Isso nos leva a sugerir que, a oferta hídrica deste solo típico do cerrado, apesar da sua formação concrecionária e efeitos da sazonalidade climática, influencia positivamente a MSH e o estabelecimento das espécies ali existentes, uma vez que a tensão da água no solo estabelece a tensão máxima possível do xilema em um ambiente (Oliveira et al., 2019). O potencial matricial médio do solo na área experimental, nos períodos em que ocorreram as medições do intercâmbio gasoso, foi de -0,03MPa no período chuvoso e de -0,07MPa no período seco.

Tabela 2. Atributos do solo original para fins de determinação da sua oferta hídrica.

Atributo do solo	Valor obtido para o solo original a diferentes perfis	
	0 – 0,20 m	0,20 – 0,50 m
CC	4,393%	3,173%
PMP	0,015%	0,015%
δ_{ap}	2,018 g cm ⁻³	2,014 g cm ⁻³

4.4 Controle estomático à perda de água

Com exceção do potencial matricial do solo (Ψ_M), não houve diferença significativa nos valores médios diários das variáveis ambientais analisadas, DPV , T e PAR , entre os períodos sazonais seco e chuvoso correspondentes (Fig. 19). Da mesma forma não houve diferença significativa entre as variáveis do intercâmbio gasoso, A , g_s e E , entre os dois períodos sazonais; contudo houve diferença significativa no potencial hídrico foliar (Fig.20), provavelmente relacionado a alterações na oferta hídrica do solo indicado pela redução do Ψ_M no período seco.

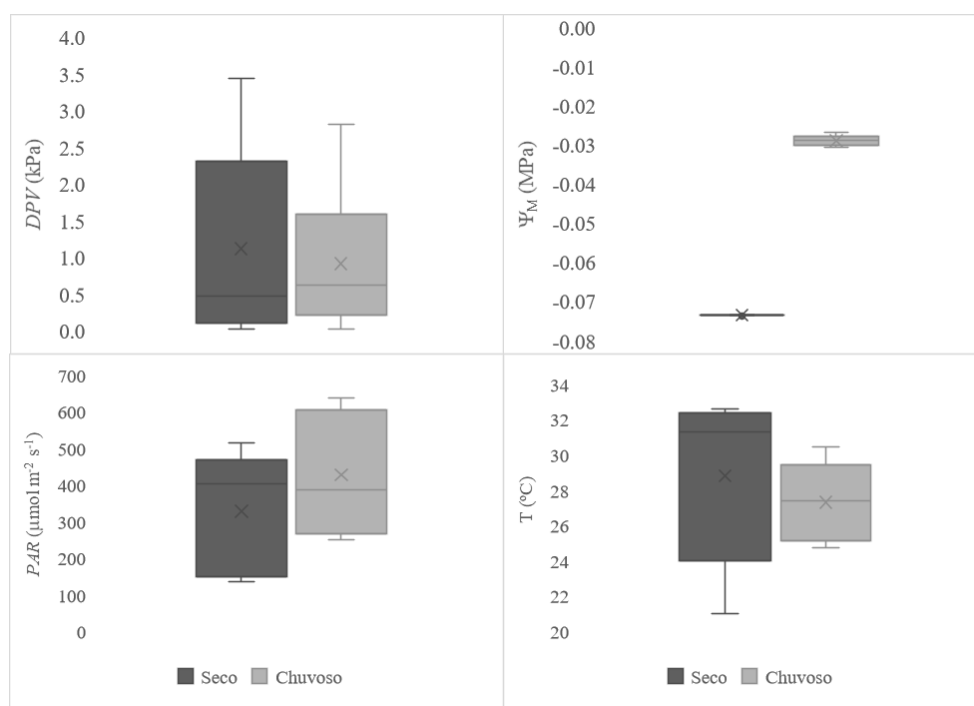


Figura 19. Variáveis ambientais, déficit de pressão de vapor (DPV), potencial matricial do solo (Ψ_M), radiação fotossinteticamente ativa (PAR) e temperatura (T), em dois períodos sazonais.

A análise de correlação entre as variáveis ambientais e do intercâmbio gasoso, nos dois períodos sazonais (Tab. 3 e 4), apontam para um comportamento diferente, com correlação positiva e significativa apenas no período chuvoso entre E e g_s e a temperatura, e também entre E e g_s e o Ψ_f (Tab.3).

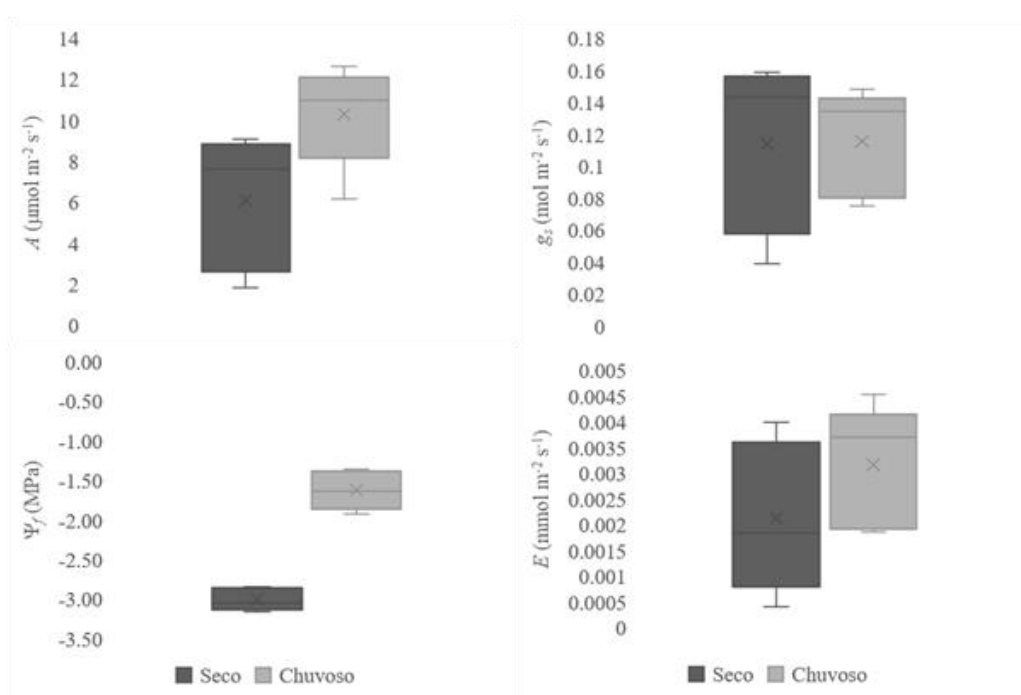


Figura 20. Variáveis do intercâmbio gasoso, taxa de assimilação líquida de carbono (A), condutância estomática (g_s) e Transpiração (E), e potencial hídrico foliar (Ψ_f) em dois períodos sazonais.

Tabela 3. Correlação linear de Pearson entre, déficit de pressão de vapor (DPV), temperatura (T) e potencial hídrico foliar e taxa de assimilação líquida de carbono (A), condutância estomática (g_s) e transpiração (E), para o período seco.

Período Seco		DPV	T	A	g_s	E
Ψ_f	Coeficiente	-0.33	-0.45	-0.18	-0.20	-0.40
	P valor	0.58	0.44	0.76	0.74	0.49
DPV	Coeficiente		0.98	-0.69	-0.68	-0.32
	P valor		**0.00	0.19	0.20	0.59
T	Coeficiente			-0.55	-0.55	-0.15
	P valor			0.33	0.33	0.80
A	Coeficiente				0.99	0.90
	P valor				**0.00	**0.03
g_s	Coeficiente					0.90
	P valor					**0.03

Os pares de variáveis com coeficientes de correlação positivos e valores de P abaixo de 0,050 tendem a aumentar juntos. Para os pares com coeficientes de correlação negativos e valores de P abaixo de 0,050, uma variável tende a diminuir enquanto a outra aumenta. Para pares com valores de P maiores que 0,050, não há relação significativa entre as duas variáveis. *significativo ao nível de 0,05 **significativo ao nível de 0,01.

Tabela 4. Correlação linear de Pearson entre, déficit de pressão de vapor (DPV), temperatura (T) e potencial hídrico foliar e taxa de assimilação líquida de carbono (A), condutância estomática (g_s) e transpiração (E), para o período chuvoso.

Período Chuvoso		DPV	T	A	g_s	E
Ψ_f	Coeficiente	-0.25	-0.89	-0.71	-0.93	-0.96
	P valor	0.67	**0.03	0.17	**0.02	**0.00
DPV	Coeficiente		-0.06	-0.48	-0.04	0.09
	P valor		0.92	0.40	0.94	0.88
T	Coeficiente			0.87	0.93	0.95
	P valor			*0.05	**0.02	**0.01
A	Coeficiente				0.86	0.80
	P valor				*0.05	0.10
g_s	Coeficiente					0.98
	P valor					**0.00

Os pares de variáveis com coeficientes de correlação positivos e valores de P abaixo de 0,050 tendem a aumentar juntos. Para os pares com coeficientes de correlação negativos e valores de P abaixo de 0,050, uma variável tende a diminuir enquanto a outra aumenta. Para pares com valores de P maiores que 0,050, não há relação significativa entre as duas variáveis. *significativo ao nível de 0,05 **significativo ao nível de 0,01.

Aparentemente o fato de não haver correlação significativa entre as variáveis ambientais e do intercâmbio gasoso no período seco (Tab. 3), pode ser explicado por uma possível redução na condutividade hidráulica decorrente da diminuição da oferta hídrica, e consequente aumento no gradiente de potencial hídrico no sistema solo-planta, levando a redução da abertura estomática, diminuição da condutância e consequente limitação das trocas gasosas. Segundo Bueno et al., (2019), estômatos e cutículas são os principais componentes responsáveis por manter um estado hídrico favorável na planta. Zhou et al., 2019 sugere que a redução de g_s é uma das principais respostas fisiológicas a curto prazo (em escala de folha) tanto ao déficit de pressão de vapor atmosférico (a força motriz da transpiração, E) quanto ao déficit hídrico do solo. Contudo, embora tenhamos

visto uma correlação significativa entre T e DPV no período seco (Tab. 3) essas variáveis não foram determinantes, ou seja, influenciaram discretamente as variáveis das trocas gasosas que, neste período, parecem ter sofrido maior influência da redução da oferta hídrica do solo.

No período chuvoso, com o aumento da oferta hídrica e consequentemente da condutividade hidráulica, a temperatura e o potencial hídrico foliar, passam a ser fatores preponderantes na indução às limitações das trocas gasosas (Fig. 21).

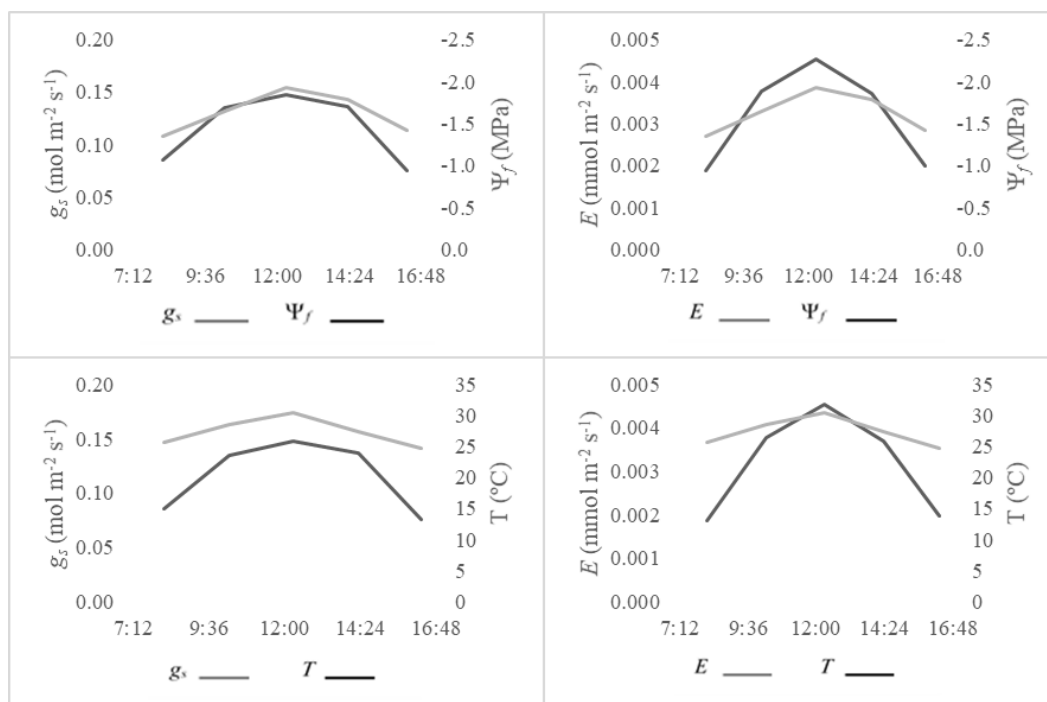


Figura 21. Variação horária da condutância estomática e da transpiração em função do potencial hídrico foliar e da temperatura no período chuvoso.

Temperaturas mais elevadas aumentam a transpiração alterando o DPV na superfície da folha, esse comportamento induz em determinado momento o fechamento estomático na tentativa de evitar a perda excessiva de água. A troca de CO_2 e vapor de água estão fortemente acopladas aos estômatos, porque g_s regula tanto a absorção de CO_2 para a fotossíntese, como a perda de vapor de água pela transpiração (Fig 22). O fechamento estomático é o principal mecanismo pelo qual as plantas limitam as perdas por transpiração, no entanto, mantêm os potenciais hídricos com limites toleráveis. Este ajustamento em função das variações ambientais revela a estratégia e/ou comportamento da espécie no controle às variações do potencial hídrico e uso da água.

4.5 Capacidade de regulação do potencial hídrico foliar (Ψ_f)

O comportamento da espécie em estudo, diante das variações do gradiente de potencial hídrico nos diferentes períodos sazonais, aponta para uma diferença estratégica na regulação da variação do potencial hídrico foliar, entre os diferentes períodos sazonais estudados, revelando um comportamento isohídrico no período seco e anisohídrico no período chuvoso (Fig. 22). Este comportamento estratégico foi evidenciado pela não variação do potencial hídrico foliar, nos diferentes períodos, ante as das variações da oferta hídrica do solo e também pelo comportamento da variável g_s ante as variáveis T e DPV e a não variação de Ψ_f , nos diferentes períodos sazonais.

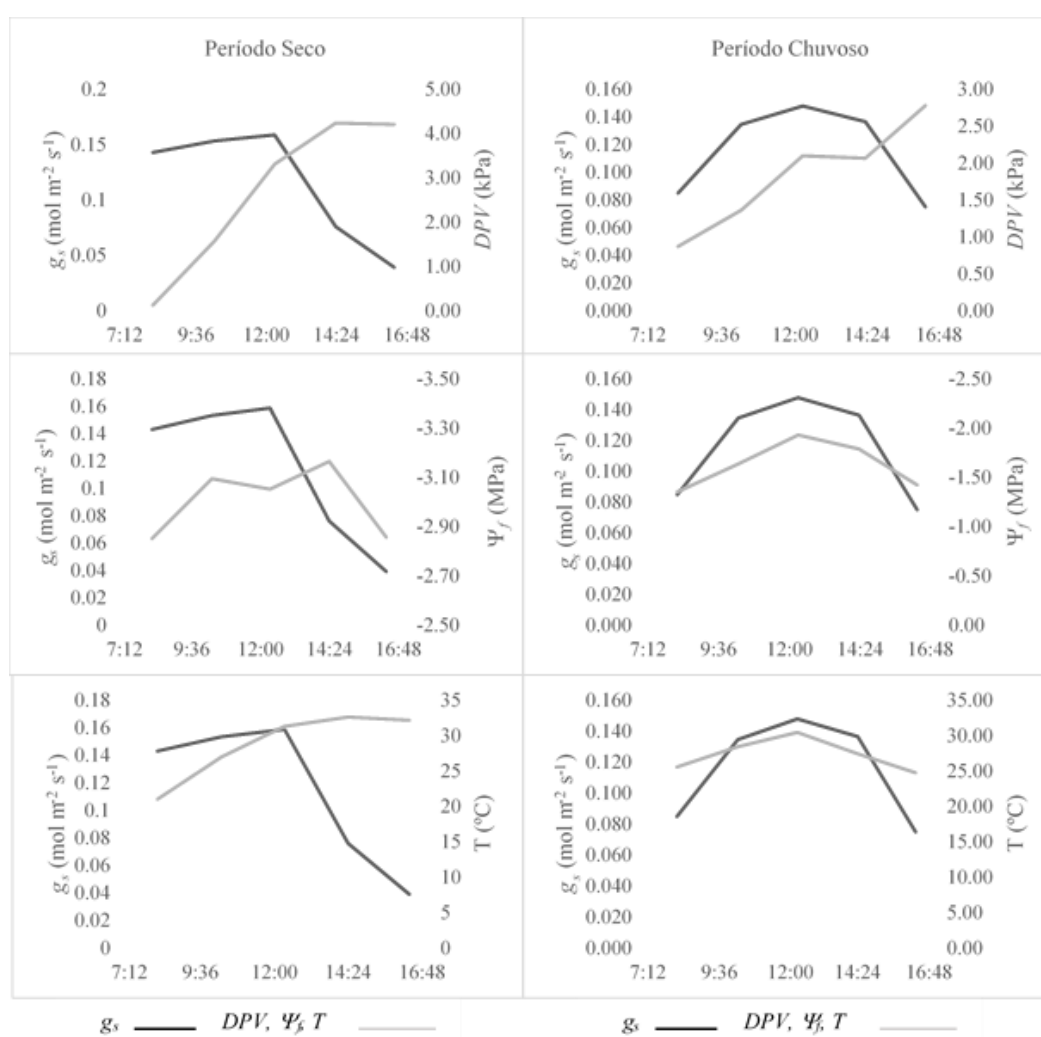


Figura 22. Comportamento da variável condutância estomática (g_s) em função das variáveis ambientais e do potencial hídrico foliar em dois períodos sazonais.

De acordo com Bucci et al., (2008) o comportamento iso/anisohídrico das árvores do Cerrado é resultado de ajuste na arquitetura hidráulica e características de relações hídricas no período seco para evitar o aumento do déficit hídrico e garantir a homeostase no potencial hídrico mínimo da folha e na perda total de água

pela planta. Segundo ela isso se dá em função da diminuição da área foliar total, aliado a um forte controle estomático às perdas de água por transpiração durante a estação seca. Isso pode ser observado no comportamento de g_s em função das variáveis ambientais e do potencial hídrico foliar (Fig. 22) nos diferentes períodos.

Segundo Hocheberg et al., (2017), poucas plantas apresentam comportamentos que possibilitem enquadrá-las ou defini-las exclusivamente como isohídrica ou anisohídrica. Ele pondera ainda que, apesar da popularidade desse tipo de classificação, a caracterização do comportamento iso/aniso-hídrico depende dos parâmetros utilizados e do ambiente em que a planta se encontra, não sendo, portanto, uma característica intrínseca da planta. A redução na oferta hídrica, as variações horárias de DPV e T , no período seco, contribuíram para um comportamento diferente da espécie na regulação das variações do potencial hídrico foliar, foi observada uma maior sensibilidade do mecanismo gatilho neste período (Fig. 22). Esta resposta rápida às variações ambientais, podem estar associadas à redução parcial e até mesmo total da área foliar no período seco, dada a característica de deciduidade da espécie. Este comportamento aponta para diferentes estratégias nos diferentes períodos analisados, ou seja, a espécie apresentou um comportamento isohídrico no período seco e anisohídrico no período chuvoso. Estas diferentes estratégias são caracterizadas principalmente pela não diferença significativa no intercâmbio gasoso entre os períodos seco e chuvoso, ante as variações significativas do Ψ_f nestes mesmos períodos (Fig.20). McDowell (2008) sugere que o comportamento iso/anisohídrico tem fortes implicações na manutenção da assimilação e economia de carbono pelas plantas sob condições ambientais variáveis. Segundo ele, espécies isohídricas fechariam estômatos mais cedo durante a seca e, portanto, dependeriam mais das reservas de carboidratos para atender às contínuas demandas de carbono por respiração, osmorregulação ou defesa. Como resultado, elas seriam mais propensas a morrer de fome de carbono. No outro extremo, as espécies anisohídricas fechariam estômatos mais tarde, em detrimento de sofrerem com potenciais hídricos mais negativos; o que os tornaria mais vulneráveis à falhas hidráulicas (Adams et al., 2009; Hartmann et al., 2013; Mitchell et al., 2012; Sevanto et al., 2014).

5 CONCLUSÃO

O comportamento da espécie estudada aponta para um baixo risco à cavitação e embolia corroborado pela sua margem de segurança hidráulica e considerando as condições ambientais na qual está estabelecida. No período de maior restrição hídrica no solo, quando o potencial hídrico foliar atinge níveis que possivelmente possam extrapolar a margem de segurança hidráulica e a regulação estomática, ocorre a abscisão foliar como estratégia complementar de preservação do sistema hidráulico da espécie. O comportamento da espécie na regulação das variações do potencial hídrico, aponta para uma diferença estratégica entre os períodos sazonais, com comportamento isohídrico no período seco e anisohídrico no período chuvoso. Esta diferença de comportamento pode ser caracterizada principalmente pela estabilidade dos processos difusivos entre períodos seco e chuvoso nos quais ocorreram significativas diferenças na oferta hídrica do solo e nos potenciais hídricos foliares.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adams H.D., Guardiola-Claramonte M., Barron-Gafford G.A., Villegas J.C., Breshears D.D., Zou C.B., Troch P.A. & Huxman T.E. (2009) Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional dieoff under global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 7063–7066.

Anderegg W.R., Klein T., Bartlett M., Sack L., Pellegrini A.F., Choat B., Jansen S. (2016) Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. *Proc Natl Acad Sci USA* 113: 5024–5029.

Brasil, Carvalho P.E.R. Embrapa florestas (2007). Jatobá-do-cerrado - *Hymenaea stigonocarpa*. C. Téc. 133. <https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/CNPF-2009-09/42345/1/Circular133.pdf>

Brasil, © 2019 IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. <https://mapas.ibge.gov.br/tematicos/solos>.

Brodersen, C.R., McElrone, A.J., Choat, B., Matthews, M.A. & Shackel, K.A. (2010) The dynamics of embolism repair in xylem: in vivo visualizations using high-resolution computed tomography. *Plant Physiology*, 154, 1088–1095.

Brodrigg, T.J. & Feild, T.S. (2000) Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. *Plant Cell and Environment*, 23, 1381–1388.

Brodrigg T.J., Holbrook NM, Zwieniecki MA, Palma B. (2005). Leaf hydraulic capacity in ferns, conifers and angiosperms: impacts on photosynthetic maxima. *New Phytologist* 165, 839–846.

Brodrigg T.J. (2009) Xylem hydraulic physiology: the functional backbone of terrestrial plant productivity. *Plant Sci* 177:245–251.

Brodrigg T.J., McAdam S.A.M., Jordan G.J. & Martins S.C.V. (2014) Conifer species adapt to low-rainfall climates by following one of two divergent paths. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111: 14489–14493.

Brodrigg T.J. (2017). *Progressing from 'functional' to mechanistic traits*. *New Phytologist* 215: 9 –11.

Bueno A. (2019) Ahmed Alfarhan, Katja Arand, Markus Burghardt, Ann-Christin Deininger, Rainer Hedrich, Jana Leide, Pascal Seufert, Simona Staiger, Markus Riederer. Effects of temperature on the cuticular transpiration barrier of two desert plants with water-spender and water-saver strategies. *Journal of Experimental Botany*, V. 70, Issue 5, 15 February 2019, P. 1613–1625, <https://doi-org.eres.qnl.qa/10.1093/jxb/erz018>

Cai, J. & Tyree, M. T. (2010). The Impact of Vessel Size on Vulnerability Curves: Data and Models for Within-Species Variability in Saplings of Aspen, *Populus*

tremuloides Michx. Plant, cell & environment. 33. 1059-69. 10.1111/j.1365-3040.2010.02127.x.

Chiaranda R, Rizzi N.E., Colpini C., Soares T.S. & Versides S.M. (2012). Análise da precipitação e da vazão da bacia do Rio Cuiabá. Revista Brasileira de Ciências Agrárias, 7(1): 117–122

Choat B, Brodie TW, Cobb AR, Zwieniecki MA, Holbrook NM (2006) Direct measurements of intervessel pit membrane hydraulic resistance in two angiosperm tree species. Am J Bot 93: 993–1000

Choat, B., Sack, L. & Holbrook, N.M. (2007) Diversity of hydraulic traits in nine Cordia species growing in tropical forests with contrasting precipitation. New Phytologist, 175, 686–698

Choat B, Cobb AR, Jansen S (2008) Structure and function of bordered pits: new discoveries and impacts on whole plant hydraulic function. New Phytol 177: 608–626

Choat B., Jansen S., Brodribb T.J. et al. (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. Nature 491: 752–755

Choat B., Creek A.D, Lo Gullob M.A., Nardini A., Oddo E., Raimondo F., Torres-Ruiz J.M., Trifilò P., Vilagrosa A. (2015). Quantification of vulnerability to xylem embolism: bench dehydration. - Protocol. PrometheusWiki. <https://www.researchgate.net/publication/282008335>

Choat, B., Badel E., Burlett, R., Delzon S., Cochard H. e Jansen S. (2016). Noninvasive of vulnerability to drought-induced by X-ray microtomography. Plant Physiology, Vol. 170, pp. 273–282.

Cochard, H., Herbette, S., Hernandez, E., Holtta, T. & Mencuccini, M. (2010) The effects of sap ionic composition on xylem vulnerability to cavitation. Journal of Experimental Botany, 61, 275–285.

Cochard, H., Badel, E., Herbette, S., Delzon, S., Choat, B., Jansen, S. (2013) Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: A critical review. Journal of Experimental Botany, 64 (15), 47794791

Cornwell, W.K., Bhaskar, R., Sack, L., Cordell, S. & Lunch, C.K. (2007) Adjustment of structure and function of Hawaiian Metrosideros polymorpha at high vs. low precipitation. Functional Ecology, 21, 1063–1071.

Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. Bot. Rev. 38:201–341.

Engelbrecht B.M.J., Comita L.S., Condit R., Kursar T.A., Tyree M.T., Turner B.L., Hubbell S.P. 2008. *Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests*. Nature 447: 80–82.

Enquist, B.J., J.H. Brown and G.B. West. 1998. Allometric scaling of plant energetics and population density. Nature 395:163–165.

FAO, (1996) Siebe C. Van Geijn & Jan Goudriaan. Direct and indirect effects of changing hydrological, pedological and plant physiological processes. Global climate change and agricultural production.c-5. Food and agriculture organization of the united nations and John wiley & sons. <http://www.wiley.com>

Farquhar G.D.; Sharkey T.D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, v.33, p.317-345, 1982.

Furley, P. A. and Ratter, J. A. 1988. Soil resources and plant communities of the Central Brazilian cerrado and their development. *J. Biogeogr.* 15:97–108.

Furley, P. A., J. Proctor, and J. A. Ratter. 1992. *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. London: Chapman and Hall.

Furley, P. A. 1999. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 8:223–241.

Ghannoum, O. (2009) C-4 photosynthesis and water stress. *Annals of Botany*, 103, 635–644.

Hacke, U.G., Sperry, J.S., Pittermann, J., 2000. Drought experience and cavitation resistance in six shrubs from the Great Basin, Utah. *Basic Appl. Ecol.* 1: 31–41.

Hacke, U.G., Sperry, J.S., 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Urban & Fischer Verlag*. Vol.4/2, pp. 97-115.

Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, Davis SD, McCulloh KA (2001) Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126: 457–461

Hacke UG, Sperry JS, Wheeler JK, Castro L (2006) Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiol* 26: 689–701.

Hartmann H., Ziegler W., Kolle O. & Trumbore S. (2013) Thirst beats hunger – declining hydration during drought prevents carbon starvation in Norway spruce saplings. *New Phytologist* 200, 340–349.

Hsiao T.C. 1973. Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 24: 519–570.

Jansen S, Choat B, Pletsers A (2009) Morphological variation of intervessel pit membranes and implication to xylem function in angiosperms. *Am J Bot* 96: 409–419

Johnson D.M., McCulloh K.A., Meinzer F.C., Woodruff D.R., Eissenstat D.M. (2011) Hydraulic patterns and safety margins, from stem to stomata, in three eastern U.S. tree species. *Tree Physiol* 31:659–668.

Jones H.G. (1998) Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany* 49, 387–398.

Kaufmann, I., Schulze-Till, T., Schneider, H.U., Zimmermann, U., Jakob, P. & Wegner, L.H. (2009) Functional repair of embolized vessels in maize roots after

temporal drought stress, as demonstrated by magnetic resonance imaging. *New Phytologist*, 184, 245–256

Kramer P.J. (1983) *Water Relations of Plants*. Academic Press, San Diego, California.

Lachenbruch B, McCulloh KA (2014) Traits, properties, and performance: how woody plants combine hydraulic and mechanical functions in a cell, tissue, or whole plant. *New Phytol* 204: 747–764.

Larter M, Pfautsch S, Domec JC, Trueba S, Nagalingum N, Delzon S. 2017. Aridity drove the evolution of extreme embolism resistance and the radiation of conifer genus *Callitris*. *New Phytologist* 215: 97–112.

Lawlor, D.W. & Tezara, W. (2009) Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Annals of Botany*, 103, 561–579.

Lens F, Sperry JS, Christman MA, Choat B, Rabaey D, Jansen S (2011) Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytol* 190: 709–723.

Lewis, A.M. & Boose, E.R. (1995) Estimating volume flow rates through xylem conduits. *American Journal of Botany*, 82, 1112–1116.

Li S., Lens F, Espino S, Karimi Z, Klepsch M, Schenk HJ, Schmitt M, Schuldt B, Jansen S (2016) Intervessel pit membrane thickness as a key determinant of embolism resistance in angiosperm xylem. *IAWA J* 37: 152-171

Li S., Guang-You Hao, Ülo Niinemets, Peter C. Harley, Stefan Wanke, Frederic Lens, Yong-Jiang Zhang and Kun-Fang Cao. (2019) The effects of intervessel pit characteristics on xylem hydraulic efficiency and photosynthesis in hemiepiphytic and non-hemiepiphytic *Ficus* species. *Physiol. Plant*.

Lockhart J.A. (1965) An analysis of irreversible plant cell elongation. *Journal of Theoretical Biology* 8, 264–275.

Maherali, H., Pockman, W.T. & Jackson, R.B. (2004) Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, 85, 2184–2199.

Machado, N. G. Biudes, M.S.; Querino C.A.S.; Danelichen V.H.M.; Velasque M.C.S. Seasonal and interannual pattern of meteorological variables in Cuiabá Mato Grosso State, Brazil. *Revista Brasileira de Geofísica*, v. 33, n. 3, 2015.

Martins, K. G.; Marques, M. C. M.; Santos, E. dos; Marques, R. Effects of soil conditions on the diversity of tropical forests across a successional gradient. *Forest Ecology and Management*, Amsterdam, v. 349, p. 4–11, 2015.

Martínez-Vilalta J., Poyatos R., Aguadé D., Retana J. & Mencuccini M. (2014) A new look at water transport regulation in plants. *New Phytologist* 204:105–115.

Martínez-Vilalta J. & García-Forner N. (2017) Water potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. *Plant, Cell and Environment*, 40, 962–976

McDowell N.G., Pockman W.T., Allen C.D., Breshears D.D., Cobb N., Kolb T., Williams D.G. (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178, 719–739.

Meinzer F.C. (2002) Co-ordination of vapour and liquid phase water transport properties in plants. *Plant, Cell & Environment* 25: 265–274.

Meinzer F.C., Johnson D.M., Lachenbruch B., McCulloh K.A., Woodruff D.R. (2009) Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Funct Ecol* 23: 922–930

Melcher, P.J., Zwieniecki, M.A. & Holbrook, N.M. (2003) Vulnerability of xylem vessels to cavitation in sugar maple. Scaling from individual vessels to whole branches. *Plant Physiology*, 131, 1775–1780.

Melcher P.J., Holbrook M. n., Burns M. J., Zwieniecki M. A. Cobb A. R., Brodribb T. J., Choat B. e Sack L. (2012) Measurements of stem xylem hydraulic conductivity in the laboratory and field. *Methods in Ecology and Evolution*.

MEWS, H. A. O Cerrado sentido restrito sobre dois substratos no Brasil Central: padrões da flora lenhosa e correlações com variáveis geoedafoclimáticas. 2014. 78f. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) – Universidade de Brasília, Brasília, 2014.

Nardini, A., Salleo, S. & Jansen, S. (2011) More than just a vulnerable pipeline: xylem physiology in the light of ion-mediated regulation of plant water transport. *Journal of Experimental Botany*, 62, 4701–4718.

Oliveira, R.S., Costa F.R.C., van Baalen E., Jonge A., Bittencourt P.R., Barros F.V., Cordoba E.C., Fagundes M.V., Garcia S., Guimarães Z.T.M., Hertel M., Schietti J., Rodrigues-Souza J. e Poorter L. Embolism resistance drives the distribution of Amazonian rainforest tree species along hydro-topographic gradients. *New Phytologist* (2019) 221:1457–1465

Oliveira-Filho, A. T. and J. A. Ratter. 1995. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinb. J. Bot.* 52:141–194.

Pittermann J, Sperry JS, Hacke UG, Wheeler JK, Sikkema EH (2005) Torus-margo pits help conifers compete with angiosperms. *Science* 310: 1924.

Pittermann J, Choat B, Jansen S, Stuart SA, Lynn L, Dawson TE (2010) The relationships between xylem safety and hydraulic efficiency in the Cupressaceae: the evolution of pit membrane form and function. *Plant Physiol* 153: 1919–1931.

Porporato, A., Laio, F., Ridolfi, L. & Rodriguez-Iturbe, I. (2001) Plants in water-controlled ecosystems: active role in hydrologic processes and response to water stress – III. Vegetation water stress. *Advances in Water Resources*, 24, 725–744.

Ramalho, R.S. O uso de macerado no estudo anatômico de madeiras. Viçosa, MG: UFV, 4p, 1987.

Rowland L., Da Costa ACL, Galbraith DR, Oliveira RS, Binks OJ, Oliveira AAR, Pullen AM, Doughty CE, Metcalfe DB, Vasconcelos SS et al. 2015. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature* 528: 119–122.

Manzoni S. Vico G, Katul G., Palmroth S., Jackson R. B. e Porporato a. Hydraulic limits on maximum plant transpiration and the emergence of the safety–efficiency trade-off. *New Phytologist* (2013) 198: 169–178.

Richter, H. F., Duhme, F., Glatzel, G., Hinckley, T. M., and Karlic, H. (1981). Some limitations and applications of the pressure volume curve technique in ecophysiological research. In *Plants and Their Atmospheric Environment*. (J. Grace, E. D. Ford, and P. G. Jarvis, eds.), pp. 263–272. Blackwell Scientific Publishers, Oxford.

Sack L., Holbrook NM. 2006. Leaf hydraulics. *Annual Review Of Plant Biology* 57, 361– 381.

Sack L., Scoffoni C. 2012. Measurement of leaf hydraulic conductance and stomatal conductance and their responses to irradiance and dehydration using the Evaporative Flux Method (EFM). *Journal of Visualized Experiments* 70, 4179.

Scholander P.F. et al. Sap Pressure in Vascular Plants. *Science*, 1965. v. 148, n. 3668, p. 339–346.

Scholz A., Rabaey D, Stein A, Cochard H, Smets E, Jansen S (2013) The evolution and function of vessel and pit characters with respect to cavitation resistance across 10 *Prunus* species. *Tree Physiol* 33: 684–694

Sevanto S., McDowell N.G., Dickman L.T., Pangle R. & Pockman W.T. (2014) How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant, Cell & Environment* 37, 153–161.

Slatyer R.O. & Taylor S.A. (1960) Terminology in plant- and soil-water relations. *Nature* 187, 922–924.

Sperry J. S., Donnelly e Tyree M. T. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environment* (1988) 11, 35–40.

Sperry J.S., Hacke UG, Pittermann J (2006) Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *Am J Bot* 93: 1490–1500

Sperry J. S. & Tyree M. T. Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant, Cell and Environment* (1990) 13, 427-436

Sperry J.S., Hacke U.G., Oren R. & Comstock J.P. (2002) Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell & Environment* 25: 251–263.

Sperry JS, Hacke UG, Wheeler JK (2005) Comparative analysis of end wall resistivity in xylem conduits. *Plant Cell Environ* 28: 456–465.

Sperry J.S., Love DM. 2015. What plant hydraulics can tell us about responses to climate-change droughts. *New Phytologist* 207: 14–27.

Taneda, H. & Sperry, J.S. (2008) A case-study of water transport in co-occurring ring-versus diffuse-porous trees: contrasts in water-status, conducting capacity, cavitation and vessel refilling. *Tree Physiology*, 28, 1641–1651.

Tyree M.T. & Hammel H.T. (1972) The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *Journal of Experimental Botany* 23, 267–282.

Tyree M.T. & Sperry J.S. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annu. Rev. Plant Phys. Mol. Bio.* 1989. 40:19-38

Tyree M.T. & Zimmermann M.H. (2002) Xylem Structure and the ascent of Sap. Springer–Verlag, Berlin, Germany.

van Genuchten, R. 1978. *Calculating the unsaturated hydraulic conductivity with a new closed-form analytical model.* Research Report 78-WR-08, Water Resources Program, Department of Civil Engineering, Princeton University, Princeton, NJ.

van Genuchten, M.Th. 1980. A closed-form equation for predicting the hydraulic conductivity of unsaturated soils. *Soil Science Society of America Journal*. **44**: 892-898.

Wheeler J.K., Sperry JS, Hacke UG, Hoang N (2005) Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselled plants: a basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport. *Plant Cell Environ* 28: 800–812.

Zwieniecki, M.A., Melcher, P.J. & Holbrook, N.M. (2001) Hydraulic properties of individual xylem vessels of *Fraxinus x*. *Journal of Experimental Botany*, 52, 257–264.