

NELSON LUIZ COSMO

**ANATOMIA ECOLÓGICA E CRESCIMENTO DO LENHO DE
Sebastiania commersoniana (Baillon) Smith & Downs, EM
DIFERENTES CONDIÇÕES GEOMORFOLÓGICAS E PEDOLÓGICAS DA
PLANÍCIE DO RIO IGUAÇU-PR**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, Área de Concentração em Conservação da Natureza, Setor de Ciências Agrárias da Universidade Federal do Paraná, como requisito à obtenção do título de Mestre em Ciências Florestais.

Orientadora:
Prof.^a Dr.^a Yoshiko Saito Kuniyoshi

Co-orientadores:
Dr.^o Paulo César Botosso
Dr.^o Gustavo Ribas Curcio

CURITIBA

2008

Ao meus pais, Rosa e Luiz,
a quem devo tudo, e
à Alessandra, meu amor,
pelo carinho e compreensão,

Dedico

AGRADECIMENTOS

Ao curso de Pós-Graduação em Engenharia Florestal e ao CNPq, pela oportunidade e pelo apoio financeiro.

À professora Graciela Inês Bolzón de Muniz e à laboratorista Dioneia Calixto, do laboratório de Anatomia da Madeira do Centro de Ciências Florestais e da Madeira (Cifloma), pelo apoio no preparo das amostras.

Às professoras Maria Cecília C. Moço e Cleusa Bona, por disponibilizar os microscópios do Laboratório de Botânica Estrutural do Dpto. de Botânica da UFPR.

Ao pesquisador da Embrapa Florestas, Paulo César Botosso, pelo incentivo e orientação nos trabalhos de iniciação científica e no Mestrado, contribuindo de forma significativa nos conhecimentos de Anatomia Ecológica.

Ao também pesquisador da Embrapa Florestas, Gustavo Ribas Curcio, pelo apoio e orientação no Mestrado, cujos conhecimentos sobre a planície do Iguaçu permitiram ampliar a discussão dos resultados deste trabalho.

Aos professores e colegas de Graduação e Pós-Graduação que, de forma direta ou indireta, colaboraram para que este trabalho fosse realizado. Em especial ao amigo Neuri, pelo incentivo na decisão de cursar o Mestrado.

Aos meus irmãos e amigos Sebastião Henrique, Ivonete, Mário, Tiago, Alessandro e Sérgio, pela companhia e auxílio nas coletas.

Ao Professor e amigo Antônio Carlos Nogueira, pela orientação nos trabalhos de pesquisa e na prática de docência, e, principalmente, por estar sempre disposto a auxiliar no que for preciso.

Ao Professor Franklin Galvão, pelo apoio e incentivo desde a Graduação, possibilitando minha inserção na pesquisa científica e motivando a continuidade na Pós-Graduação, e, especialmente, por sua amizade.

À minha orientadora, Yoshiko Saito Kuniyoshi, pela confiança e liberdade concedida durante o trabalho, desde a definição do projeto até a redação final, e, principalmente, pelo grande incentivo e amizade.

Aos meus pais que, com grande esforço, deram-me oportunidades muito além das que tiveram.

Aos meus irmãos e irmãs, e a toda a minha família, pelo carinho e apoio irrestrito, e pela compreensão nas horas mais difíceis da caminhada até aqui.

À minha querida Alessandra, que esteve presente em todos os momentos deste trabalho, ajudando desde as coletas até a redação final, e, especialmente, dando sentido, motivação e amor a cada passo meu neste período.

A Deus, por me proporcionar o convívio com as pessoas que estimo.

Metafísica? Que metafísica têm aquelas árvores?
A de serem verdes e copadas e de terem ramos
E a de dar frutos na sua hora, o que não nos faz pensar,
A nós, que não sabemos dar por elas,
Mas que melhor metafísica que a delas,
Que é a de não saber para que vivem
Nem saber que o não sabem?

O Tejo é mais belo que o rio que corre pela minha aldeia,
Mas o Tejo não é mais belo que o rio que corre pela minha aldeia
Porque o Tejo não é o rio que corre pela minha aldeia.

Mas poucos sabem qual é o rio da minha aldeia
E para onde ele vai
E donde ele vem.
E por isso, porque pertence a menos gente,
É mais livre e maior o rio da minha aldeia

O mistério das cousas, onde está ele?
Onde está ele que não aparece
Pelo menos a mostrar-nos que é mistério?
Que sabe o rio disso e que sabe a árvore?
E eu, que não sou mais do que eles, que sei disso?
Sempre que olho para as cousas e penso no que os homens pensam delas,
Rio como um regato que soa fresco numa pedra.

Ide, ide de mim!
Passa a árvore e fica dispersa pela Natureza.
Murcha a flor e o seu pó dura sempre.
Corre o rio e entra no mar e a sua água é sempre a que foi sua.

Passo e fico, como o Universo.

O Guardador de Rebanhos, de Alberto Caeiro
FERNANDO PESSOA

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	vi
LISTA DE TABELAS	viii
RESUMO	ix
ABSTRACT	x
1 INTRODUÇÃO	01
1.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	03
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	04
2.1 O RIO IGUAÇU.....	04
2.2 A FLORESTA OMBRÓFILA MISTA ALUVIAL NO IGUAÇU.....	05
2.3 <i>Sebastiania commersoniana</i> (BAILLON) L.B. SMITH & R.J. DOWNS.....	06
2.4 CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO DAS ÁRVORES.....	08
2.5 TRANSPORTE DE ÁGUA NO XILEMA.....	09
2.6 ANATOMIA DA MADEIRA.....	11
3 MATERIAL E MÉTODOS	14
3.1 LOCAIS DE COLETA.....	14
3.2 SELEÇÃO DAS AMOSTRAS.....	17
3.3 ANÁLISE DE CRESCIMENTO.....	17
3.4 ANATOMIA DA MADEIRA.....	18
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO	21
4.1 MORFOLOGIA E CRESCIMENTO DAS ÁRVORES.....	21
4.1.1 Aspectos Morfológicos.....	21
4.1.2 Anéis de Crescimento.....	28
4.1.3 Idade e Crescimento das Árvores.....	29
4.2 ANATOMIA ECOLÓGICA DO XILEMA.....	35
4.2.1 Anatomia Descritiva.....	35
4.2.2 Células Perfuradas de Raio.....	39
4.2.3 Máculas.....	43
4.2.4 Tiloses, Gomas e Canal Traumático.....	44
4.2.5 Amido.....	47
4.2.6 Lenho de Reação.....	48
4.3 ANATOMIA COMPARATIVA.....	55
4.3.1 Freqüência de Vasos.....	55
4.3.2 Agrupamento de Vasos.....	57
4.3.3 Porcentagem de Área Transversal ocupada por vasos.....	58
4.3.4 Diâmetro de Vasos.....	60
4.3.5 Comprimento de Elementos de Vaso.....	64
4.3.6 Índice de Mesomorfia.....	65
4.3.7 Fibras.....	67
4.3.8 Raios.....	69
4.3.9 Considerações Gerais sobre a Anatomia.....	70
5 CONCLUSÃO	75
6 RECOMENDAÇÕES	76
REFERÊNCIAS	77

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 01 - O rio Iguaçu em Guajuvira, no município de Araucária-PR (Primeiro Planalto); e Engenheiro Bley, no município da Lapa-PR (Segundo Planalto).....	14
FIGURA 02 - Superfície de agradação do rio Iguaçu na localidade Guajuvira, município de Araucária-PR.....	25
FIGURA 03 - Aspectos da vegetação e presença de lixo em superfície de agradação do rio Iguaçu, na localidade Guajuvira, município de Araucária-PR.....	26
FIGURA 04 - Superfície de agradação do rio Iguaçu na localidade Engenheiro Bley, município da Lapa-PR.....	27
FIGURA 05 - Incremento anual em diâmetro (cm) de <i>Sebastiania commersoniana</i> , em três áreas pedologicamente distintas, na planície do Iguaçu-PR.....	31
FIGURA 06 - Curvas de incremento anual em diâmetro de <i>Sebastiania commersoniana</i> , crescendo em três áreas pedologicamente distintas, na planície do Iguaçu-PR.....	32
FIGURA 07 - Elementos de vaso e célula perfurada de raio, do lenho de <i>Sebastiania commersoniana</i>	37
FIGURA 08 - Parênquima radial e fibras do lenho de <i>Sebastiania commersoniana</i>	38
FIGURA 09 - Células perfuradas de raio no lenho de <i>Sebastiania commersoniana</i>	41
FIGURA 10 - Células perfuradas de raio no lenho de <i>Sebastiania commersoniana</i>	42
FIGURA 11 - Máculas no lenho de <i>Sebastiania commersoniana</i>	45
FIGURA 12 - Máculas, tiloses, vasos com conteúdos, e canal traumático, no lenho de <i>Sebastiania commersoniana</i>	46
FIGURA 13 - Xilema secundário de <i>Sebastiania commersoniana</i> em plano transversal.....	52
FIGURA 14 - Xilema secundário de <i>Sebastiania commersoniana</i> nos planos radial e tangencial.....	53
FIGURA 15 - Microfotografias em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) do xilema secundário de <i>Sebastiania commersoniana</i>	54
FIGURA 16 - Porcentagem de vasos por categoria de agrupamento, de <i>Sebastiania commersoniana</i> , em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.....	57
FIGURA 17 - Porcentagem de área do xilema ocupada por vasos para diferentes categorias de agrupamento em <i>Sebastiania commersoniana</i> , em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.....	59
FIGURA 18 - Diâmetros de vasos de diferentes categorias de agrupamento em <i>Sebastiania commersoniana</i> , em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.....	60

FIGURA 19 - Curvas de freqüências de diferentes classes de diâmetro de vasos em <i>Sebastiania commersoniana</i> , em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.....	61
FIGURA 20 - Correlação entre o comprimento de elementos de vaso e de fibras em <i>Sebastiania commersoniana</i> , em áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.....	68
FIGURA 21 - Correlação do comprimento e a da largura de fibras com a área média de vasos em <i>Sebastiania commersoniana</i> , em áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.....	69
FIGURA 22 - Anatomia comparativa do lenho de <i>Sebastiania commersoniana</i> , em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.....	73
FIGURA 23 - Planos transversais do xilema secundário de <i>Sebastiania commersoniana</i> em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.....	74

LISTA DE TABELAS

TABELA 01 - Características pedológicas de três áreas na planície do rio Iguaçu-PR.....	16
TABELA 02 - Parâmetros fitossociológicos em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.....	16
TABELA 03 - Dados dendrométricos de árvores de <i>Sebastiania commersoniana</i> coletadas em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.....	23
TABELA 04 - Número de camadas de crescimento contadas em <i>Sebastiania commersoniana</i> , em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.....	30
TABELA 05 - Médias de incremento anual em diâmetro (cm/ano) de <i>Sebastiania commersoniana</i> , em diferentes intervalos de tempo, em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.....	30
TABELA 06 - Valores de frequência de vasos/mm ² de <i>Sebastiania commersoniana</i> , em três áreas pedologicamente distintas na planície do rio Iguaçu-PR.....	55
TABELA 07 - Valores percentuais de área do xilema ocupada por vasos de <i>Sebastiania commersoniana</i> , em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.....	58
TABELA 08 - Diâmetros do lume de vasos (µm) em <i>Sebastiania commersoniana</i> , em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.....	61
TABELA 09: Comprimento de elementos de vasos (µm) em <i>Sebastiania commersoniana</i> , em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.....	64
TABELA 10 - Valores de mesomorfia para <i>Sebastiania commersoniana</i> , em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.....	65
TABELA 11 - Dimensões de fibras (µm) em <i>Sebastiania commersoniana</i> , em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.....	67
TABELA 12: Dimensões de raios do xilema em <i>Sebastiania commersoniana</i> , em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.....	69

RESUMO

Pretendeu-se neste trabalho analisar a anatomia do lenho e o crescimento de *Sebastiania commersoniana* (branquilha), visando identificar possíveis respostas desta espécie às condições ecológicas das planícies fluviais. Nestes ambientes, a espécie tem ampla distribuição, graças à sua capacidade de se estabelecer em diversas condições geomorfológicas e pedológicas. Foram avaliadas árvores crescendo em três áreas de duas localidades distintas na planície do rio Iguaçu. Em Guajuvira, município da Lapa-PR, foram coletadas árvores em Gleissolo Melânico e Neossolo Flúvico, e em Engenheiro Bley, Araucária-PR, árvores em um Depósito Psamítico, todas em superfícies de agradação. Essa espécie possui anéis de crescimento visíveis, porém, eventualmente, pouco distintos à olho nu. Estes são marcados pelo achatamento radial e espessamento das paredes das fibras no lenho tardio. Quanto à anatomia do lenho, *S. commersoniana* possui diversas características que devem ter valor adaptativo nos ambientes dinâmicos das planícies fluviais, como o desenvolvimento de lenho de tensão, a presença de células perfuradas de raio, mecanismos de compartimentação de injúrias e a grande quantidade de amido armazenado nas células parenquimáticas. Além disso, constataram-se diferenças entre as áreas amostradas, para quase todas as características anatômicas avaliadas. Em geral, ocorre a formação de elementos de vaso de menor dimensão em Gleissolo Melânico, provavelmente em função da maior hidromorfia desta unidade, que pode estar interferindo na absorção de água pelas raízes, levando à formação de um xilema secundário com menor capacidade de condução, porém mais seguro contra a cavitação. Em Neossolo Flúvico ocorre o oposto, provavelmente devido às condições mais favoráveis ao crescimento das árvores neste solo. No Depósito Psamítico, área com menor capacidade de retenção de água, ocorre uma situação intermediária entre aquelas observadas para as demais áreas amostradas. Estas respostas confirmam a grande plasticidade ecológica de *S. commersoniana*, demonstrando o seu potencial como bioindicadora das condições ambientais nas planícies fluviais onde ocorre.

Palavras-chave: anatomia ecológica, xilema secundário, planície fluvial; *Sebastiania commersoniana*

ABSTRACT

In this study were analyzed the wood anatomy and growth of *Sebastiania commersoniana* (branquilha), to identify possible responses of this species to the ecological conditions of the river plains. In these environments the species is widely distributed due to its growing ability in several geomorphological and soil units. Trees on three different soil conditions were evaluated, naturally growing in two different locations on the Iguaçu river plain, in the State of Paraná. In Guajuvira, municipality of Lapa, trees naturally occurring on Melanic Gleysol and Fluvic Neosol were selected, while in location of Engenheiro Bley, municipality of Araucaria, trees were collected in psamitic sediment condition. *Sebastiania commersoniana* has visible growth rings marked by thick-walled and radially flattened latewood fibers but, sometimes, scarcely distinct to the naked eye. This species has several wood anatomical features probably suggesting some adaptive value in the dynamic environments of the river plains, as the presence of reaction wood; perforated ray cells; partitioning mechanism of wound, and the stockage of large amount of starch in the parenchyma cells. For almost all anatomical features evaluated, were observed differences among the sampled sites. Occurred the formation of smaller vessel elements in Melanic Gleisol, probably because its higher level of hydromorphy could be interfering in water absorption by the roots, leading to the formation of a xylem structure with lower capacity to water transport, but safer against cavitation. In Fluvic Neosol the opposite occurs, probably due to the more favorable growth conditions in this soil. In psamitic sediment, with lesser capacity for water retention, it was observed a intermediate situation between those observed for the other sampled sites. These responses probably reflects the wide ecological plasticity of *S. Commersoniana*, demonstrating its potential as environmental bioindicator of the river plains conditions.

Key words: ecological anatomy, secondary xylem, river plain, *Sebastiania commersoniana*.

1 INTRODUÇÃO

A diversidade genética e os mecanismos de adaptação das plantas interagem em um complexo ecológico em que os fatores bióticos e abióticos estão intimamente correlacionados. Enquanto certas espécies vegetais se restringem a situações ecológicas específicas, outras ocupam nichos mais amplos, distribuindo-se em ambientes com características contrastantes entre si. Por vezes essas enfrentam condições extremas, que dificultam o desenvolvimento da maioria das espécies, tornando-se uma grande vantagem competitiva a superação de tais restrições.

A complexidade dessa interação coloca diante do pesquisador o desafio de aprofundar-se em um tema específico, sem perder de vista o contexto amplo em que o objeto de estudo está inserido. É desejável que os resultados de suas pesquisas sejam discutidos a partir de uma abordagem abrangente, que, ao mesmo tempo, não seja superficial ou simplista. Portanto, é preciso ter uma visão um tanto generalista para se entender a dinâmica dos processos ecológicos, e, ao mesmo tempo, buscar conhecimentos cada vez mais aprofundados da auto-ecologia das espécies vegetais.

Esse enfoque interdisciplinar pode ser observado na chamada Anatomia Ecológica (ou funcional), que visa relacionar as estruturas anatômicas dos vegetais com determinados condicionantes ambientais. Em Anatomia da Madeira, por exemplo, diversos autores têm realizado seus estudos num contexto mais amplo do que a simples descrição anatômica, incorporando, na avaliação dos resultados, os fatores ambientais aos quais as espécies estão sujeitas. A maioria dos trabalhos nesta área busca identificar tendências gerais para determinadas floras, a partir da comparação entre ambientes xéricos e métricos, por exemplo, ou mesmo entre táxons distribuídos em gradientes de latitude e/ou altitude.

São, porém, muito menos freqüentes os trabalhos que abordem mais detalhadamente as variações intraespecíficas da anatomia do xilema, em resposta às variações ambientais, especialmente nas floras tropicais e subtropicais. Características pedológicas e fitossociológicas também são raramente consideradas em trabalhos de anatomia com o detalhamento requerido para uma discussão adequada do contexto ecológico das espécies estudadas.

Pouco se conhece, por exemplo, sobre a anatomia do xilema em floras de ambientes fluviais, apesar de sua relevância sócio-econômica e ecológica. A

dinâmica das planícies exerce forte pressão de seleção sobre os vegetais, influenciando sua distribuição a partir da formação de micro-sítios mais favoráveis a uma ou outra espécie, de acordo com características genéticas mais propícias à adaptação. As respostas ecofisiológicas dessas espécies aos fatores ambientais podem, certamente, refletirem-se na anatomia do lenho, considerando as implicações do xilema nos processos fisiológicos, especialmente na interação da planta com o solo.

Entender tais respostas não apenas permite a compreensão da auto-ecologia das espécies vegetais, como também torna possível converter a anatomia em uma ferramenta de interpretação dos processos ecológicos das formações aluviais. Considerando esses pressupostos, pretendeu-se avaliar o crescimento e a estrutura anatômica do lenho de *Sebastiania commersoniana* (Branquilha), em diferentes condições geomorfológicas e pedológicas na planície do rio Iguaçu, no primeiro e segundo planaltos paranaenses, visando detectar possíveis respostas da espécie aos fatores ambientais.

Na planície do Iguaçu, *S. commersoniana* é a espécie arbórea mais abundante. Ocupa áreas recém formadas pelos processos de deposição de sedimentos - caracterizando séries primárias de sucessão – e também se regenera intensamente nas formações vegetais secundárias, anteriormente suprimidas ou alteradas por atividades humanas. A espécie certamente representa o mais evidente fator de resiliência da planícies fluvial do Iguaçu, estabilizando unidades de relevo muito susceptíveis aos processos erosivos, e atuando nos processos de regeneração da floresta aluvial.

Como ocorreu com a maior parte da vegetação às margens do Iguaçu, esta espécie foi muito explorada, especialmente durante o período de navegação dos barcos a vapor. *S. commersoniana* praticamente sustentou o escoamento de madeiras mais “nobres”, erva-mate, bem como o transporte de pessoas e cargas, de 1882 até meados da década de 1950, uma vez que sua madeira era a principal fonte de energia para os vapores.

Visitando o primeiro vapor a navegar nas águas do Iguaçu, o então presidente da Província do Paraná, Alfredo D’Escragnolle Taunay, descreve a viagem de Porto Amazonas a União da Vitória, relatando que o vapor Cruzeiro “...gasta, nas três viagens por mês, 60 metros cúbicos de lenha de cada vez, levando dois dias para descer as 55 léguas e quatro para subir...a madeira mais empregada como

combustível é o branquilha, abundantíssimo naquelas paragens” e, exaltando o empreendimento da navegação relata “que não tem semelhante empresa que deu e dá progresso e vida social a muitíssimos pontos, anteriormente desertos e inóspitos de nossos sertões, em que vagueiam ainda temidos e indômitos bugres” (BACH, 2006).

1.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

A partir da análise do lenho de *Sebastiania commersoniana*, pretendeu-se:

- caracterizar anatomicamente o xilema secundário desta espécie;
- comparar o crescimento e a estrutura anatômica em três áreas da planície do Iguaçu, em condições geomorfológicas e pedológicas distintas;
- relacionar os resultados obtidos às condições ecológicas das áreas amostradas.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 O RIO IGUAÇU

O Iguaçu, maior rio totalmente paranaense, nasce próximo a Serra do Mar, em Piraquara-PR, e corre no sentido leste-oeste até formar as Cataratas do Iguaçu, após as quais segue até sua foz no rio Paraná. Seu nome tem origem tupi, significando rio grande “i-guaçu”. Os índios caingangues, por sua vez, o chamavam de “Goyo Covo”, selvagem, agressivo (BACH, 2006).

Este abrange a maior bacia hidrográfica do estado do Paraná. Considerando sua extensão total, incluindo o estado de Santa Catarina, somam-se aproximadamente 70.800 Km². Trata-se de um rio antecedente¹, geologicamente antigo, que cruza duas escarpas em vales de ruptura. Das nascentes, próximas a Curitiba, até Engenheiro Bley, o rio Iguaçu desenvolveu meandros com curvaturas amplas, em virtude das quedas tênues do relevo geral no Primeiro Planalto Paranaense. A partir de Engenheiro Bley, o rio é rejuvenescido pelos levantamentos epirogenéticos da Escarpa Devoniana, no Segundo Planalto, voltando a apresentar muitos meandros adiante de Porto Amazonas, até o rompimento da Serra da Boa Esperança, no início do Terceiro Planalto (MAACK, 1968).

Tal como numerosos cursos d'água do Planalto Meridional Brasileiro, o Iguaçu apresenta aspecto “senil” em seu curso superior, e aspecto “jovem” à jusante. No seu curso superior desenvolvem-se, portanto, numerosas áreas com canais meandantes e extensas várzeas (SUGUIO & BIGARELLA, 1990). A sua considerável extensão e a complexidade das unidades geológicas que atravessa, associadas à dinâmica inerente aos ambientes fluviais, permitem que se formem em suas planícies diversas unidades pedológicas como Cambissolos Flúvicos, Gleissolos, Organossolos, Neossolos Flúvicos e depósitos com texturas variadas. Essas unidades, e como consequência, a vegetação que se desenvolve sobre elas, sofrem a influência do arcabouço geológico e da dinâmica fluvial (CURCIO, 2006).

A partir do ano de 1882, o rio Iguaçu foi utilizado para a navegação, de Porto Amazonas a União da Vitória. Ao longo do percurso, tanto no Iguaçu quanto em seus tributários, foi se formando uma rede de portos de embarque, permitindo o

¹ **Antecedente:** rio que contrabalanceou os efeitos dos levantamentos tectônicos entalhando seu curso de maneira suficientemente rápida, sendo, portanto, contemporâneo do episódio tectônico (SUGUIO & BIGARELLA, 1990).

escoamento da produção da região, especialmente de madeira e erva-mate. Em meados da década de 1950 a navegação a vapor foi interrompida, motivada pelas crises da erva-mate e da madeira, e pela chegada de meios de transporte mais eficientes. Como conseqüência, ocorreu a ruína de muitas vilas, e mesmo cidades, que nasceram em função desses ciclos econômicos (BACH, 2006).

Durante o período da navegação, e mesmo após o seu término, as florestas fluviais das planícies do Iguaçu e seus afluentes sofreram intensa exploração com a retirada de madeira, seja das espécies com valor comercial, seja das que eram utilizadas como combustível. Além disso, muitas áreas foram abertas para a exploração agrícola e pecuária e para o estabelecimento de parte da população dos municípios ribeirinhos. Atualmente, de acordo com CURCIO (2006), dentre os fatores de degradação da planície do Iguaçu estão a mineração de areia, o despejo de lixo, a contaminação da água, o impacto das hidrelétricas e a presença do gado.

Portanto, o que se vê hoje nas planícies são principalmente formações florestais secundárias, que já sofreram supressão e/ou variados graus de alteração antrópica. Há necessidade do desenvolvimento de ações concretas voltadas à conservação e monitoramento dos ambientes de planície, não apenas do Iguaçu, como de seus tributários, considerando as suas funcionalidades em termos de recuperação e manutenção da qualidade dos recursos naturais.

2.2 A FLORESTA OMBRÓFILA MISTA ALUVIAL NO IGUAÇU

Nas planícies do Iguaçu e de seus afluentes, as áreas de florestas aluviais propriamente ditas intercalam-se com formações pioneiras higrófitas e hidrófitas. Estas caracterizam hidrosséries, compostas por espécies herbáceas, arbustivas e/ou arbóreas, ocorrendo, geralmente, nas áreas em que ainda não houve evolução pedogenética suficiente para o desenvolvimento de uma formação florestal.

A Floresta Ombrófila Mista Aluvial é composta, em sua maior parte, por espécies que ocorrem também na formação montana desta unidade fitogeográfica. Apesar disso, apresenta uma flora bem menos diversa, devido a maior seletividade dos ambientes fluviais, quando comparados às encostas. Dentre suas principais espécies arbóreas destacam-se *Sebastiania commersoniana*, *Vitex megapotamica*, *Luehea divaricata*, *Salix humboldtiana* e *Schinus terebinthifolius* (BARDDAL, 2004; CURCIO, 2006; PASDIORA, 2003).

Alguns trabalhos têm levantado importantes informações sobre a Floresta Ombrófila Mista Aluvial e os principais fatores ambientais atuantes sobre essa unidade. CURCIO (2006) estudou de forma integrada a geomorfologia, as unidades pedológicas e a vegetação do Iguaçu, sugerindo uma classificação das espécies em relação à disponibilidade hídrica dos solos. BONNET (2006) e KERSTEN (2006) analisaram a flora epifítica dessas florestas. BARDDAL (2002), estudando a floresta aluvial em solos hidromórficos, na planície do rio Barigui, afluente do Iguaçu, classifica as espécies arbóreas quanto às suas preferências ecológicas. Algumas das principais espécies da planície do Iguaçu, dentre elas *S. commersoniana*, foram também estudadas por BARDDAL (2006), quanto às suas preferências ecofisiológicas. SOCHER (2004), por sua vez, estudou a dinâmica e a biomassa de um trecho de floresta aluvial no município de Araucária-PR.

Devido à grande pressão antrópica, tal como ocorre com a Ombrófila Mista em geral, as planícies fluviais formam atualmente grandes mosaicos de vegetação secundária, em variados graus de sucessão ecológica. Para que se possam desenvolver medidas visando restabelecer as funcionalidades dessas formações, faz-se necessário conhecer a dinâmica desses ambientes, investigando como as espécies vegetais respondem aos diversos fatores bióticos e abióticos.

2.3 *Sebastiania commersoniana* (BAILLON) L.B. SMITH & R.J. DOWNS.

S. commersoniana, segundo a proposta de classificação da APG II (2003), pertence ao clado Eurosídeas I, ordem Malpighiales, família Euphorbiaceae, sendo o gênero *Sebastiania* muito comum nas florestas brasileiras (SOUZA & LORENZI, 2005). Trata-se de uma espécie arbórea, conhecida como branquilho, geralmente de médio porte, semidecídua ou decídua, heliófila, tipicamente pioneira (REITZ *et al.*, 1983).

Esta espécie ocorre desde o Rio de Janeiro e Minas Gerais até o Rio Grande do Sul (LORENZI, 1992). No Paraná, está presente na Floresta Ombrófila Mista (Montana e Aluvial), na Floresta Estacional Semidecidual (Aluvial), e nos ecótonos entre essas duas unidades (ISERNHAGEN, 2001). Também é comum em capões de Floresta Ombrófila Mista, nas áreas de ocorrência da Estepe. No entanto, o branquilho alcança sua maior expressão nas planícies fluviais, principalmente nas formações aluviais da Floresta Ombrófila Mista, onde frequentemente é a espécie

dominante, especialmente nos estágios iniciais de sucessão secundária. Também tem expressiva participação nas séries primárias de sucessão, em unidades pedológicas instáveis, de formação mais recente, tais como as superfícies de agradação dos rios (REITZ *et al.*, 1983; BARDDAL, 2002, 2003, 2006; CURCIO, 2006; CURCIO *et al.*, 2007; PASDIORA, 2003; SOCHER, 2004).

S. commersoniana é uma planta hermafrodita, com flores muito pequenas, apétalas, pouco aparentes, reunidas em inflorescências espiciformes terminais. As flores femininas (uma ou duas) localizam-se na base do eixo e, no restante deste, dispõem-se as masculinas, arranjadas em grupos de três, em diferentes fases de desenvolvimento, protegidas por bráctea escamiforme e biglandulosa (OLIVEIRA & EMMERICH, 1996 *apud* CARVALHO, 2003). As folhas são simples, alternas-espinaladas, elípticas-lanceoladas, tendo ápice com pequeno múcron e glândulas pateliformes típicas. O fruto é do tipo cápsula esférica tricoca seco-lenhosa, de cor verde, quando imatura, e castanha quando madura, com 5 a 8 mm de diâmetro e com deiscência loculicida. Normalmente são encontradas 3 sementes por fruto, uma em cada coca. Tem dispersão balistocórica; ictiocórica, por peixes, especialmente o lambari (*Astyanax* spp.); e ornitocórica, especialmente por rolinhas (*Columbina minuta*) (CARVALHO, 2003).

Seu tronco é geralmente tortuoso e irregular, com casca externa quase lisa, com escamas muito pequenas e retangulares, cor cinza-escuro, formando leves fissuras. Traz espinhos nos ramos e troncos novos. A madeira tem albúrnio amarelado a esbranquiçado; cerne pouco diferenciado, muito duro, pouco durável quando exposta às intempéries, sendo utilizada para confecção de caibros, cabos de ferramentas, lenha e carvão (REITZ *et al.*, 1983).

De acordo com RODRIGUES (2005), o lenho jovem dessa espécie tem porosidade difusa, com vasos numerosos, múltiplos, em arranjo radial; com comprimento médio e diâmetro tangencial pequeno; placa de perfuração simples; com ou sem apêndices. O parênquima axial é indistinto a olho nu, apotraqueal, difuso em agregado, às vezes formando pequenas faixas tangenciais contíguas. Os raios são heterogêneos, unisseriados, apresentando células perfuradas. A espécie possui fibras libriformes curtas, com paredes delgadas a espessas. As camadas de crescimento, quando evidenciadas, são demarcadas por zonas fibrosas mais espessadas. RODRIGUES (2005) observou também a presença de canais intercelulares e máculas medulares, estas últimas contendo grânulos de amido.

Devido à sua expressiva ocorrência nas planícies fluviais, esta espécie tem sido estudada por alguns autores sob o ponto de vista de sua capacidade de adaptação a solos sujeitos à saturação hídrica plena. Citam-se os trabalhos de KOLB *et al.* (1998), que estudaram a anatomia de plantas jovens de *S. commersoniana* submetidas ao alagamento, e BARDDAL (2006), que traz um enfoque mais abrangente sobre o comportamento ecofisiológico desta espécie. Este autor estudou a distribuição do branquilha na planície do Iguazu e avaliou a germinação das sementes e o crescimento de plantas jovens em diferentes graus de umidade do substrato.

Estes trabalhos, somados aos diversos levantamentos fitossociológicos em áreas de ocorrência de *S. commersoniana*, vêm demonstrando sua grande plasticidade ecológica e sua capacidade de tolerar os efeitos da saturação hídrica. Porém, ainda não se conhece as respostas ecofisiológicas e anatômicas de plantas adultas desta espécie às condições dinâmicas dos ambientes fluviais, apesar de sua relevância para a conservação e recomposição dessas áreas. Considerando a sua ampla distribuição nas planícies fluviais, pode-se afirmar que se trata da principal espécie responsável pela regeneração destes ambientes, seja do ponto de vista biológico, seja pelo seu papel no controle dos processos erosivos dos solos, e dos depósitos de sedimentos.

2.4 CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO DAS ÁRVORES

Conforme crescem e se desenvolvem, os organismos vivos sofrem mudanças na forma externa (morfologia), interna (anatomia) e nos processos metabólicos e reprodutivos. Estas mudanças parecem seguir uma tendência organizada na ontogênese que, se não perturbada, tende a produzir um organismo adulto com proporções características da sua espécie. Esta tendência permite, porém, variações entre os indivíduos de uma maneira aparentemente moldada por condições externas, que acompanham o crescimento e o desenvolvimento, havendo fortes evidências de que todos os níveis de organização das plantas são altamente integrados e harmonizados com o ambiente físico (NIKLAS, 1994).

Por isso, em muitos dos estudos que relacionam variações geográficas com características de espécies arbóreas, em condições naturais ou em experimentos controlados, uma conclusão comum é de que árvores da mesma espécie variam

dentro de uma população. Isto é válido tanto para características anatômicas, quanto para morfológicas, e muitos fatores parecem estar sob controle poligênico, dentro de variáveis graus de efeitos ambientais (BURLEY, 1982).

Para seu crescimento e desenvolvimento, os vegetais requerem solos e temperaturas favoráveis, adequada disponibilidade de água e aeração do solo, luz e dióxido de carbono para a fotossíntese, e elementos essenciais para um balanço nutricional satisfatório. Também requerem suporte, proporcionado pela ancoragem das raízes em um substrato adequado. Além disso, substâncias inorgânicas e orgânicas que são tóxicas às plantas, se presentes, devem estar abaixo dos níveis que impeçam o crescimento (RENDIG & TAYLOR, 1989). Esses fatores irão interagir e influenciar, de forma direta ou não, os processos vitais das plantas, exercendo pressão de seleção, em maior ou menor grau. Conseqüentemente, terão também importância indireta no padrão de distribuição da flora nos diversos ecossistemas, na medida em que influenciam o poder competitivo das diversas espécies.

Para WALTER (1986), numa área geográfica com características relativamente uniformes, mesmo as mais leves diferenças nas condições de água e de solo influenciam a vegetação e, portanto, os próprios ecossistemas. Por isso, podemos supor que a vegetação, em estado de equilíbrio com o ambiente, nos proporciona uma expressão integrada do efeito de tais fatores ambientais, que podem determinar mudanças qualitativas ou quantitativas na vegetação.

Segundo diversos autores (KRAMER & KOSLOWSKI, 1960; BROWN, 1974a; KOZLOWSKI & PALLARDY, 1997; LARCHER, 2000), a distribuição e o crescimento das plantas lenhosas dependem mais do suprimento de água do que de qualquer outro fator ambiental. Portanto, é de grande relevância o entendimento dos processos de absorção e transporte da água através dos elementos condutores do xilema, bem como das variações estruturais de tais elementos em relação à disponibilidade hídrica do solo.

2.5 TRANSPORTE DE ÁGUA NO XILEMA

O xilema, juntamente com o floema, tem sido considerado tecido de transporte pelo menos desde o século XVII, a partir dos clássicos trabalhos de Grew e Malpighi sobre a anatomia dos vegetais. Já nessa época, foi estabelecido por Hales o papel do xilema na condução da água (KRAMER & KOSLOWSKI, 1960).

Segundo CARLQUIST (1975), a melhor explicação do transporte de água no xilema, compatível com resultados experimentais, é revelada pela teoria da tensão-coesão, de Dixon e Askenasy, mais conhecida como estabelecida por Dixon em 1914, cujos conceitos foram revisados historicamente por Zimmermann, em 1965.

De acordo com a teoria de tensão-coesão, a água evapora das paredes das células, no mesófilo da folha, puxando a interface ar-água nos poros da parede. As forças capilares previnem a retração do menisco da superfície do poro e põe a coluna de água sob pressão hidrostática negativa. Esta tensão é transmitida até o solo através dos canais estreitos das paredes das células e dos canais muito mais largos da rede condutora do xilema. Portanto, a pressão de sucção é determinada pela dimensão dos canais das paredes das células, e não do tamanho dos canais do xilema propriamente ditos. Trata-se de processo passivo que não requer gasto direto de energia da planta (HACKE & SPERRY, 2001).

Este mecanismo também pode ser entendido em termos de potencial hídrico no contínuo solo-planta-atmosfera, sendo a água transportada segundo um gradiente decrescente de potencial hídrico. Seguindo do solo para a rizosfera e atingindo a interface solo-raiz, a água atravessa o córtex e a endoderme, entrando no lume dos elementos condutores do xilema. Essa é transportada através do xilema até as cavidades subestomáticas nas folhas, onde sofre uma mudança de fase para vapor, e difusão através dos estômatos, atingindo a camada de ar em contato com a folha. Qualquer parte do processo de transporte pode ser revertida se o potencial hídrico se inverter (RENDIG & TAYLOR, 1989).

A abordagem de alguns aspectos da Física é necessária para o entendimento dos mecanismos que tornam possíveis a absorção e condução da água no xilema. Um deles é a **pressão máxima de sucção (ΔP)**, que se refere à pressão negativa gerada nos poros das paredes das células; outro aspecto refere-se ao **fluxo hídrico (dV/dt)**, tratado em termos de condutância (ou de resistência) do sistema de condução (HACKE & SPERRY, 2001).

A pressão máxima de sucção (ΔP) mantida por uma interface circular ar-água em um poro é inversamente proporcional ao raio deste poro (r_p). Ou seja: $\Delta P = (2T \cos \alpha) / r_p$; onde **T** = tensão superficial da água; **α** = ângulo de contato entre o menisco e a parede do poro. Mesmo um condutor com diâmetro de $5\mu\text{m}$ é muito largo para gerar qualquer sucção significativa (meros 58 kPa para $\alpha=0$), e sob

condições normais seria drenado se a água estivesse em contato com a atmosfera (HACKE & SPERRY, 2001).

Segundo ZIMMERMANN (1983), o fluxo de água através dos poros pode ser, guardadas algumas restrições, comparado com o fluxo através de capilares, que foi investigado por Hagen e Poiseuille (1839, 1840) e descrito por Reiner, em 1960. De acordo com esses autores, a **taxa de fluxo** (dV/dt) através de um capilar é proporcional ao gradiente de pressão (dP/dl) e a condutividade hidráulica (L_p), sendo esta proporcional à quarta potência do raio do capilar. Portanto, $L_p = r^4 \cdot \pi/8\eta$; onde L_p = condutividade hidráulica (ou taxa de fluxo); r = raio do capilar; η = viscosidade do líquido. Isto demonstra a magnitude da influência de um pequeno aumento do diâmetro dos elementos condutores no fluxo hídrico do xilema. É importante lembrar, no entanto, que os vasos diferem de capilares ideais, pois suas paredes não são perfeitamente lisas e têm comprimento finito. Além disso, água precisa periodicamente passar de um elemento a outro, representando uma resistência adicional ao fluxo.

Para que o transporte da água a grandes distâncias seja possível, a planta combina a alta pressão gerada pelos poros muito estreitos nas paredes das células, com a maior condutividade hidráulica dos poros relativamente largos do sistema de condução do xilema (nas membranas de pontuações e lume dos elementos condutores) (HACKE & SPERRY, 2001).

A partir dessas considerações, é possível notar que as características estruturais do xilema secundário - qualitativas e quantitativas - estão intimamente relacionadas à maior ou menor capacidade de absorção e transporte hídrico. Isso traz importantes implicações no crescimento e desenvolvimento das espécies arbóreas, devido à grande relevância da água nestes processos.

2.6 ANATOMIA DA MADEIRA

Devido ao fato dos processos fisiológicos serem afetados pela estrutura dos tecidos e dos órgãos em que ocorrem, o conhecimento da anatomia é fundamental para que se entenda o processo de crescimento das árvores. É necessário, por exemplo, conhecer a estrutura da folha para que se perceba como a fotossíntese e a transpiração são afetadas pelos fatores ambientais. É importante conhecer a estrutura da raiz para que se aprecie o mecanismo da absorção; e são essenciais

informações sobre a estrutura da madeira para que se possa compreender o transporte de água e nutrientes (KRAMER & KOSLOWSKI, 1960).

BASS (1982) destaca que a anatomia da madeira pode ser estudada sob três enfoques principais: sistemático, filogenético e ecológico. O autor ressalta, porém, a necessidade de uma síntese destes três aspectos, uma vez que têm uma profunda significância um para o outro. Além disso, programas de pesquisa em anatomia da madeira deveriam contemplar, entre outros aspectos, estudos contínuos da variação na anatomia entre grupos taxonômicos claramente definidos. Isto deveria ser feito tanto em bases ecológicas amplas, quanto em enfoques mais específicos, permitindo a compreensão da anatomia em floras restritas, com tipos diversos de vegetação, a partir do detalhamento de fatores climáticos e edáficos, em regiões com grandes variações locais desses fatores.

CARLQUIST (1975) reuniu e analisou o conhecimento de diversos autores, evidenciando as bases para o entendimento das tendências evolutivas do xilema. Este autor demonstra a importância de se buscar dados específicos que relacionem a anatomia da madeira com características ambientais, possibilitando a compreensão dos mecanismos evolutivos e adaptativos das espécies arbóreas.

Os principais mecanismos evolutivos do xilema estão relacionados à adaptação ao grau de umidade disponível e a taxa de transpiração; à sazonalidade hídrica; e à necessidade de investimento em resistência mecânica. Deve-se enfatizar que, mesmo localmente, estas características podem variar de forma considerável. Além disso, plantas diferentes podem utilizar o mesmo hábitat de forma muito diversa (CARLQUIST, 1975, 2001).

Em função disso, atenção tem sido dada ao estudo dos elementos condutores do xilema, especialmente quanto às implicações de suas características anatômicas na eficiência de condução da água e na segurança, em termos de susceptibilidade ao fenômeno da cavitação e ao colapso.

A água parece existir no xilema de árvores sob pressões negativas por longos períodos de tempo, até mesmo anos. Ao mesmo tempo, ela pode mover-se através da madeira na direção axial com relativa facilidade. A combinação de eficiência e segurança no transporte da seiva é somente possível devido à intrincada estrutura tridimensional da madeira. O diâmetro e o comprimento dos vasos são parâmetros que determinam a eficiência e a segurança na condução. Vasos curtos e de pequeno diâmetro são condutores mais seguros de água, enquanto os mais longos

e largos são mais eficientes (maior condutividade). Considerando que em capilares ideais a condutividade é proporcional à quarta potência do raio, em um dado gradiente de pressão, o volume relativo de água fluindo através de capilares de diâmetros 1, 2 e 4, são 1, 16 e 256, respectivamente (ZIMMERMANN, 1982, 1983).

Para exemplificar o grau de influência do diâmetro de vaso, em termos de segurança e eficiência, ZIMMERMANN (1982) compara uma espécie decídua, com anéis porosos, tal como *Quercus* sp., tendo vasos com diâmetro de 300 μm ; com uma árvore com vasos estreitos, como o *Maple* sp. (75 μm). Em *Quercus* sp. os vasos são muito vulneráveis e são perdidos durante o período de inverno, sendo necessária a produção de uma nova série de vasos largos no lenho primaveril, antes da formação de novas folhas (porosidade em anel). Seus grandes diâmetros os tornam eficientes condutores, possibilitando que um simples anel seja suficiente para a condução de toda a água requerida pela copa. Os vasos de *Quercus* sp. são quatro vezes mais largos e cerca de 30 vezes mais longos que aqueles de *Maple* sp. Para dar conta da mesma quantidade de água, em um dado gradiente de pressão, *Maple* sp. precisa cerca de 7000 vezes a quantidade de vasos de *Quercus* sp. Assim, nota-se quanto uma árvore com vasos largos é mais vulnerável. Imaginando que um simples vaso seja perdido por um acidente qualquer, o dano em *Quercus* sp. será 7000 vezes mais grave do que em *Maple* sp.

CARLQUIST (1975), a partir de seus estudos com Asteraceae, Goodeniaceae, Campanulaceae, Brassicaceae, e com os gêneros *Echium* e *Euphorbia*, identificou alguns fatores correlacionados com xeromorfismo, tais como, elementos de vaso mais estreitos e mais curtos, maior número de vasos por grupo, elementos imperfurados mais curtos e raios mais curtos.

Sob o enfoque da anatomia ecológica e filogenética alguns estudos foram realizados com espécies da flora do Sul do Brasil. KUNYOSHII (1993) analisou diversos aspectos anatômicos de *Tabebuia cassinoides*, em hidrosseres de Organossolos, no litoral paranaense. MARCHIORI (1990) comparou a madeira de espécies do gênero *Acacia* sp., de diferentes hábitos. SOUZA (2000) analisou a madeira de *Psidium cattleianum* em diferentes tipos de solo. MARANHO (2004) avaliou as respostas anatômicas do lenho de *Podocarpus lambertii* à poluição por petróleo. Com objetivo semelhante, RODRIGUES (2005) estudou a anatomia do lenho de *Sebastiania commersoniana* e *Campomanesia xanthocarpa*, em plantas jovens, submetidas à poluição por petróleo.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 LOCAIS DE COLETA

As coletas foram realizadas entre março e setembro de 2007, em remanescentes da Floresta Ombrófila Mista Aluvial, na planície do rio Iguaçu, em duas localidades: Guajuvira, distrito de Araucária, no Primeiro Planalto; e Engenheiro Bley, no município da Lapa, Segundo Planalto (FIGURA 01). Foram amostradas três áreas: duas em Guajuvira e uma em Engenheiro Bley.

Ambas as localidades estão sob domínio de clima subtropical úmido mesotérmico (Cfb de Koeppen), com verões frescos, invernos rigorosos com geadas frequentes, e precipitações bem distribuídas ao longo do ano. A temperatura média anual gira em torno de 17-18° C, com média mensal mínima de 12°, e máxima de 23°, e precipitação média anual de 1400 a 1600 mm, variando de 250 a 500 mm/mês (MAACK, 1968).

As áreas estão localizadas em superfícies de agradação do rio Iguaçu, sobre os sedimentos inconsolidados do Holoceno. Estes recobrem, em Guajuvira, o escudo brasileiro (Complexo Migmatítico-Granulítico), composto de rochas de alto grau metamórfico e, em Engenheiro Bley, as rochas sedimentares da formação Campo do Tenente, pertencente ao Grupo Itararé (MINEROPAR, 2001). Quanto aos padrões de formação do leito fluvial, na região de Guajuvira predomina o regime morfoescultural, resultando em padrões meandantes. Em Engenheiro Bley, por sua vez, o rio Iguaçu está mais intensamente subordinado ao arcabouço geológico, portanto, sob regime morfoestrutural, resultando em um canal sinuoso e encaixado, com regime de alta energia fluvial (CURCIO, 2006).

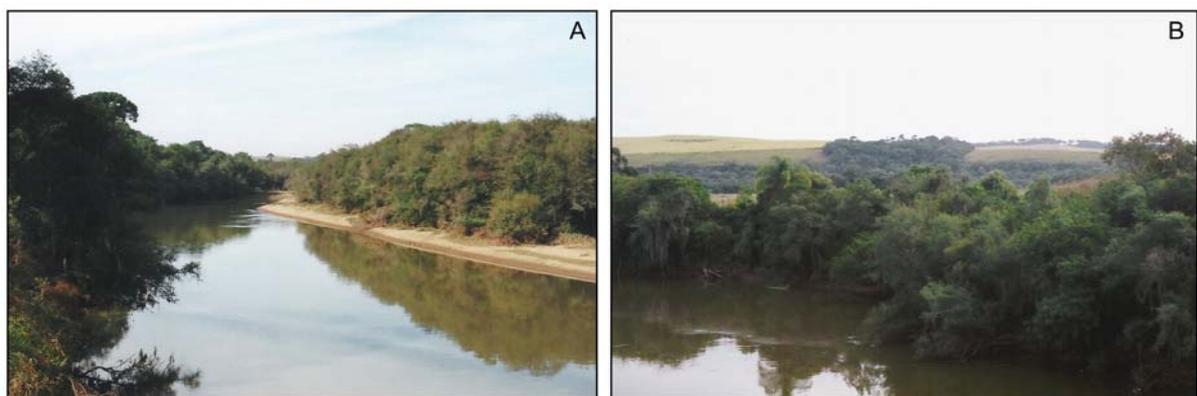


FIGURA 01 - O rio Iguaçu em Guajuvira (A), no município de Araucária-PR (Primeiro Planalto); e Engenheiro Bley (B), no município da Lapa-PR (Segundo Planalto).

As características geomorfológicas e pedológicas das áreas amostradas foram descritas por CURCIO (2006), cujos resultados são resumidos a seguir.

Complexo Migmatítico-Granulítico (Guajuvira):

GM - Gleissolo² Melânico Ta Alumínico típico, com “A” proeminente, com **textura argilosa**, em **relevo plano**, em ponta de barra com cerca de 20 m de largura, embora varie em função da altura do caudal fluvial, tendo em sua cota mais elevada um alçamento de cerca de 1 a 1,5 m, de fácil transborde, caracterizando um ambiente **mal drenado**.

RY - Neossolo³ Flúvico Ta Eutrófico gleizado, com “A” moderado, **textura argilosa e relevo ondulado**, em barra de meandro atual alçada cerca de 0,6 m, com largura média de 6 m, sucedendo a ponta da barra, em ambiente **imperfeitamente drenado**.

Grupo Itararé (Engenheiro Bley):

DP - Depósito Psamítico⁴ Distrófico gleizado (DP), sobre barra de meandro atual, edificada em sedimentos de **textura arenosa**, em **relevo ondulado**, com alçamento em torno de 2,10 m em relação ao rio e largura média de 10 m, caracterizando elevada energia fluvial e ambiente **fortemente drenado**.

Com base nos dados de CURCIO (2006), resumidos na TABELA 01, pode-se dizer que em Gleissolo Melânico as árvores estão mais sujeitas à condição de saturação hídrica do que nas demais áreas e, provavelmente, sofrem com maior frequência o impacto dos períodos de cheia do rio. Isto ocorre tanto pela maior superficialidade do lençol freático, quanto pelas taxas muito baixas de permeabilidade dos horizontes do solo. Em Neossolo Flúvico, as árvores crescem

² **Gleissolo**: solo mineral, fortemente influenciado pelo lençol freático, em que a saturação hídrica plena leva ao processo de redução do ferro, em função de hipoxia ou anoxia, formando um horizonte *gley* “Cg” de coloração normalmente acinzentada, com presença ocasional de mosqueados mais escuros ou avermelhados (EMBRAPA, 1999).

³ **Neossolo Flúvico**: solo “novo”, pouco evoluído, devido à reduzida atuação dos processos pedogenéticos, com ausência de horizonte B diagnóstico; derivado de sedimentos aluviais, com horizonte A assente sobre horizonte C constituído de camadas estratificadas, sem relação pedogenética entre si (EMBRAPA, 1999).

⁴ **Depósito Psamítico**: depósito constituído por fração predominantemente arenosa, onde, além de não se observar qualquer evolução pedogenética entre as camadas e lentes, não é evidenciada a presença de horizonte A, explicitando caráter de deposição fluvial extremamente recente (CURCIO, 2006).

em uma condição intermediária, enquanto que no Depósito Psamítico há menor disponibilidade hídrica no substrato, podendo ocorrer com maior frequência períodos de déficit, devido ao maior alçamento da barra em relação ao nível do rio e à textura arenosa. É também nesta área que as condições nutricionais são mais restritivas, considerando-se os menores valores de soma de bases e de saturação por bases.

TABELA 01 - Características pedológicas de três áreas na planície do rio Iguaçu-PR.

Solo	Horizonte	Profundidade (cm)	Permeabilidade (cm/h)	AG	AF	Silte (g/Kg)	Argila	S (cmol _e /Kg)	T	V%
GM	A	00-29	2,20	02	19	373	606	20,0	30,3	66
	Cg1	29-51	0,30	02	29	431	538	3,70	17,2	22
	Cg2	51-98	-	02	79	485	434	-	-	-
RY	A	00-15	2,00	15	90	372	523	17,7	27,7	64
	Cg1	15-46	-	47	338	328	287	1,50	9,80	15
	Cg2	46-81	16,5	81	492	245	182	-	-	-
DP	C1	00-15	65,3	234	543	102	121	2,80	23,3	12
	C2	15-45	-	580	323	37	60	0,60	3,60	17
	Cg	150-180	9,60	115	557	166	162	-	-	08

GM - Gleissolo Melânico; RY - Neossolo Flúvico; DP - Depósito Psamítico; AG - areia grossa; AF - areia fina; S - soma de bases; T - atividade da fração argila; V% - saturação por bases. Fonte: CURCIO (2006).

BARDDAL (2006), estudando as mesmas áreas, determinou, a partir do nível do lençol freático, o tempo de saturação hídrica de cada uma delas entre os anos de 2004 e 2005. Observou-se que Gleissolo Melânico permaneceu sob condição de saturação hídrica durante 36% do tempo, Neossolo Flúvico em torno de 20%, e o Depósito Psamítico apenas 2% do tempo. Tais diferenças podem justificar as variações na estrutura da vegetação entre as três áreas, conforme pode ser observado na TABELA 02.

TABELA 02 - Parâmetros fitossociológicos em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.

	Vegetação	DA	DoA	Altura dossel	<i>S. commersoniana</i>		
		N/há	m ² /há	(m)	DR(%)	DoR(%)	VI
GM	FPA	1733	21,33	08-10	96,15	91,69	263
RY	FA	8200	130,70	11-15	87,80	91,69	191
DP	FPA	5333	91,64	07-09	96,25	72,85	256

GM - Gleissolo Melânico; RY - Neossolo Flúvico; DP - Depósito Psamítico; FPA - formação pioneira arbórea; FA - floresta aluvial; DA, DR - densidades absoluta e relativa; DoA, DoR - dominâncias absoluta e relativa; VI - valor de importância. Fonte: CURCIO (2006).

3.2 SELEÇÃO DAS AMOSTRAS

Em cada uma das áreas amostradas foram selecionados sete indivíduos adultos de *S. commersoniana*, dos quais foram tomadas as medidas de perímetro à altura do peito (PAP) e estimadas a altura total (H) e a altura do ponto de inversão morfológica (PIM). Tomou-se o cuidado de selecionar árvores saudias, com troncos relativamente retilíneos e pouco inclinados, de forma a padronizar a amostragem, na medida do possível, uma vez que se trata de ambientes em que ocorre grande variação morfológica entre as árvores. Procurou-se ainda padronizar o diâmetro das árvores amostradas, buscando reduzir a influência da idade dos indivíduos sobre os resultados das análises. Além disso, foram coletados apenas indivíduos dominantes, de forma a homogeneizar o máximo possível as condições de disponibilidade de luz.

3.3 ANÁLISE DE CRESCIMENTO

Para análise da idade e do incremento em diâmetro, foram extraídas amostras do tronco (a 1,30 m), utilizando-se sonda de incremento *Pressler*, com 5 mm de diâmetro. Foram obtidas por árvore duas amostras perpendiculares, cada uma contendo dois raios diametricamente opostos, totalizando quatro raios/árvore.

As baguetas, após a secagem, foram coladas em suportes e lixadas, de forma a se obter uma superfície lisa com aproximadamente 3 a 5 mm de largura. As camadas de crescimento foram identificadas com o auxílio de microscópio estereoscópio, umedecendo-se a superfície com água para evidenciar as camadas menos nítidas. As camadas identificadas foram marcadas com lápis, e medidas com escalímetro. As amostras provenientes da mesma árvore foram confrontadas durante esse processo para que se verificasse a correspondência dos anéis de crescimento em raios opostos, evitando-se assim a contagem de falsos anéis.

Após as medições, foram calculados os incrementos por anel de crescimento e os dados de cada raio foram plotados em gráficos para que se pudessem identificar amostras muito discrepantes, posteriormente submetidas à reavaliação.

Além da contagem do número de camadas de crescimento para se estimar a idade aproximada das árvores, foram calculados os incrementos anuais para cada árvore e as médias por área amostrada, referentes a quatro intervalos de tempo: 1987-2007; 1992-2007; 1997-2007; 2002-2007. Os dados de incremento foram

também submetidos ao processo de filtragem através da média móvel dos valores de três anos consecutivos (FRITTS, 1976), considerando peso de 50% para o valor central e 25% para cada um dos valores adjacentes (incremento do ano anterior e do posterior ao ano considerado). Ou seja, $I_{n3} = (I_n \cdot 0,5) + (I_{n-1} \cdot 0,25) + (I_{n+1} \cdot 0,25)$, em que: I_{n3} = média móvel de incremento de três anos consecutivos; I_n = incremento no ano considerado; I_{n-1} = incremento do ano anterior; I_{n+1} = incremento do ano posterior.

Os incrementos médios de cada período considerado foram submetidos à análise de variância (ANOVA) após a verificação da homogeneidade das mesmas a partir do teste de Bartlett. Nos casos em que houve diferenças entre as médias, estas foram comparadas pelo teste Duncan, admitindo-se um erro máximo de 5%. Para tais análises utilizou-se o programa estatístico MSTATC.

3.4 ANATOMIA DA MADEIRA

As amostras para anatomia foram coletadas utilizando-se formão e martelo, com os quais foi retirado, de cada árvore, um cubo de aproximadamente 15 mm de lado, a 1,3 m de altura. Utilizou-se como critério a coleta das amostras na face norte do tronco. Porém, como em geral as árvores selecionadas são levemente inclinadas, procurou-se coletar a amostra lateralmente em relação à direção da inclinação, evitando-se possíveis interferências de lenho de reação e mantendo a proximidade com a face norte.

Além das sete árvores de cada área, coletadas para a anatomia comparativa, no Depósito Psamítico foram obtidas amostras de duas árvores inclinadas aproximadamente 45°, para a verificação da ocorrência de lenho de reação. Foram retiradas duas amostras de cada árvore, uma no lado externo à inclinação e outra do lado interno, ambas a 1,30 m de altura. Também foi coletada uma amostra de raiz, com cerca de 3 cm de diâmetro, próxima à base do tronco de uma das árvores do Neossolo Flúvico, para investigar se ocorre amido nesse órgão.

Logo após a coleta, as amostras foram armazenadas em álcool etílico 50%, em recipientes plásticos devidamente identificados. O material coletado foi submetido à fervura com água por cerca de três horas e seccionado em micrótomo de deslizamento. Foram obtidas secções histológicas de 18 a 22 μ m de espessura, orientadas nos planos transversal (X), radial (R) e tangencial (T). Estas foram

submetidas à dupla coloração com solução de Safranina (10%, por uma hora) e Astra Blau (10%, por 30 min); desidratadas em série etílica; fixadas com Acetato de Butila; e montadas em lâminas permanentes, empregando-se a resina sintética *Entellan* (BURGER & RICHTER, 1991). Também foi preparado material dissociado. Este foi submetido à coloração com solução de safranina, desidratado e montado em lâminas permanentes. Tais processos foram realizados no Laboratório de Anatomia da Madeira, do Centro de Ciências Florestais e da Madeira (CIFLOMA), da UFPR.

As análises quantitativas, por sua vez, foram realizadas no Laboratório de Botânica Estrutural do Setor de Ciências Biológicas da UFPR, utilizando-se microscópio fotônico com câmara clara acoplada.

Para a quantificação da frequência e diâmetro do lume dos vasos foi definido um campo quadrado com área correspondente a 1 mm^2 no menor aumento (400 x), no qual todos os vasos foram contados. Em cada um dos campos, em um aumento maior (1000 x), os vasos mais próximos aos vértices do quadrado foram ilustrados e identificados conforme o agrupamento a que pertenciam. Utilizou-se para isso a câmara clara acoplada ao microscópio. Foram considerados 30 campos por árvore, distribuídos em 3 lâminas. Antes disso, os pontos foram distribuídos regularmente na região mediana dos anéis de crescimento, marcados com caneta. As imagens foram digitalizadas e submetidas às mensurações no programa Sigma-Scan Pro Versão 5.0. Tal procedimento permitiu o cálculo da área transversal de cada vaso e a medida do diâmetro médio (média entre maior e o menor eixos). Os dados foram posteriormente separados quanto ao agrupamento de vasos em: vasos solitários (V1); vasos geminados (V2) e vasos múltiplos, de três a seis (V3, V4, V5 e V6). A porcentagem de área transversal ocupada por vasos foi estimada a partir da multiplicação da área média/vaso pela frequência de vasos/ mm^2 .

De modo a captar melhor possíveis diferenças no diâmetro de vaso, os dados obtidos para cada categoria também foram separados por classe de diâmetro. Considerando a amplitude total desta variável, foram definidas sete classes de diâmetro com intervalos de $15 \mu\text{m}$ cada, cujos pontos médios são 40, 55, 70, 85, 100, 115 e $130 \mu\text{m}$, respectivamente. Para cada árvore foram calculadas as frequências relativas de cada classe de diâmetro, sendo obtidas posteriormente as frequências médias para as três áreas amostradas.

Foram medidos também o comprimento total e dos apêndices dos elementos

de vaso; altura e largura dos raios (em micrômetros e em número de células), e a frequência linear de raios/mm; e das fibras o comprimento, largura, e espessura das paredes. Todas estas foram realizadas em número de 30 por árvore, utilizando-se da ocular com escala graduada do microscópio óptico. Foi estimado também o índice de mesomorfia (diâmetro de vaso x comprimento de elementos de vaso / frequência de vasos), conforme proposto por CARLQUIST (2001).

As descrições anatômicas da madeira foram realizadas segundo a nomenclatura adotada pela Associação Internacional dos Anatomistas de Madeira (IAWA, 1989). As características mais relevantes foram fotografadas no Laboratório de Anatomia da Madeira, do Centro de Ciências Florestais e da Madeira (CIFLOMA), da UFPR. Diversos elementos anatômicos foram também ilustrados manualmente com o auxílio de câmara clara acoplada ao microscópio.

Foi também preparado material para microscopia eletrônica de varredura. Para isso, pequenos cubos de madeira foram seccionados, com cerca de 2 mm de lado, e levados ao ponto crítico no equipamento Balzers CPC 10. Posteriormente, as amostras foram aderidas a suportes metálicos com esmalte-grafite, e submetidas à metalização com ouro, no equipamento Balzers Sputtering SCD 030. Para a análise e registro eletromicrográfico, foi utilizado MEV Jeol JSM-6360LV. Todos esses procedimentos foram realizados no Laboratório de Microscopia Eletrônica da UFPR.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 MORFOLOGIA E CRESCIMENTO DAS ÁRVORES

4.1.1 Aspectos morfológicos

Algumas características qualitativas das áreas de coleta e das árvores de *S. commersoniana* serão brevemente discutidas, visando facilitar o entendimento do contexto ecológico em que a espécie está inserida e possibilitando uma discussão mais abrangente dos resultados obtidos na análise anatômica e de crescimento. Afinal, como destacam HINCKLEY & SCHULTE (1995), o pesquisador pode isolar o tema que está estudando, porém o tema sempre estará inserido em um sistema maior. Por isso, quando se estuda o crescimento e a estrutura de um determinado segmento de caule, por exemplo, devem-se conhecer as características do ambiente em que a árvore se desenvolve.

Em Guajuvira (Complexo Migmatítico-Granulítico) (FIGURA 2), na ponta da barra (Gleissolo Melânico), grande parte das árvores é inclinada em direção ao canal do rio e algumas, mais interiorizadas, em direção oposta. Nesta unidade, notou-se considerável instabilidade das árvores, evidente pela movimentação das mesmas durante a coleta das amostras e pela formação de gretas ao redor da base do tronco (FIGURA 3B). Considerando-se a pequena espessura do horizonte A (< 30 cm) neste local (CURCIO, 2006), as características adversas ao desenvolvimento de raízes do horizonte “Cg”, e a superficialidade do lençol freático (BARDDAL, 2006), é provável que as árvores encontrem maior dificuldade de fixação do sistema radicial nessa unidade pedológica.

Na barra de meandro (Neossolo Flúvico), por sua vez, as árvores localizadas na porção mais central tendem a ter troncos relativamente mais altos e retilíneos, enquanto aquelas localizadas nas margens da barra apresentam grau variável de inclinação e/ou curvatura dos troncos. Diferente do observado na ponta da barra, todas as árvores amostradas estavam fortemente fixadas ao substrato. Foi possível, além disso, observar raízes expostas, especialmente nas árvores crescendo nas bordas da barra (FIGURA 3C).

De acordo com BARDDAL (2006), em plantas jovens de *S. commersoniana*, submetidas à inundação do substrato, a razão entre biomassa da parte aérea e biomassa de raiz tende a ser elevada, contribuindo para o tombamento dos

indivíduos, o que poderia explicar a instabilidade das árvores nas situações de maior hidromorfia, como no caso do Gleissolo Melânico, na ponta da barra. No Neossolo Flúvico, por sua vez, a maior elevação da barra, bem como a maior permeabilidade do solo devida à textura mais grossa das camadas subsuperficiais, propiciam melhor drenagem (CURCIO, 2006), provavelmente criando condições mais favoráveis ao estabelecimento das raízes.

Além da instabilidade pedológica, a disponibilidade de luz deve exercer importante influência nos processos de inclinação das árvores, especialmente naquelas mais próximas ao canal do rio e nas bordas das barras de meandro. Nestas condições, a inclinação e/ou arqueamento das árvores deve ser entendido como um processo ativo, que as permitem competir pelos espaços com maior disponibilidade de luz.

Em Engenheiro Bley (Grupo Itararé) (FIGURA 4), no talude da barra, condição de maior instabilidade pedológica, as árvores são bastante inclinadas em direção ao rio, tendo em muitos casos posição praticamente horizontal. Em muitas delas o tronco e os galhos são arcados para baixo, especialmente na sua porção distal, provavelmente devido ao peso da copa. Nota-se, porém, uma leve inflexão na base do tronco no sentido contrário, indicando um movimento de reorientação, em resposta à inclinação. Mesmo na porção mais plana, no alto da barra, é freqüente a ocorrência de troncos inclinados e de algumas árvores tombadas (FIGURA 4C), que se mantêm vivas graças à emissão de brotações verticais (galhos epicórmicos).

De acordo com BROWN (1974a), os galhos epicórmicos são formados em diversas espécies que contêm gemas dormentes na periderme, dispersas por todo o tronco. Quando a árvore é tirada de sua posição vertical, várias das gemas suprimidas são liberadas ao longo da parte superior do tronco. Isso ocorre principalmente devido à perda de dominância apical da copa, processo esse mediado pela alteração na distribuição de auxina na planta.

Nas três áreas, além das árvores inclinadas, observa-se a presença de muitas árvores com ramificação a partir da base dos caules, sendo estes divididos em dois, três ou mais troncos. Tanto a inclinação das árvores, quanto a intensa ramificação na base do caule, são características muito freqüentes nas formações fluviais, especialmente em hidroseres, e refletem a grande dinâmica e instabilidade dos ambientes em que essas se desenvolvem.

Deve-se enfatizar que os processos de alteração na posição das árvores não são recebidos por elas de forma passiva. De acordo com WARDROP (1964), a existência de condições ambientais instáveis envolve uma contínua resposta da planta a tais variações, manifestadas nas árvores como uma mudança na direção ou extensão do crescimento do caule ou galhos. Em troncos inclinados sofrendo movimentos de reorientação, dois fatores principais podem ser reconhecidos: crescimento radial excêntrico e o desenvolvimento de um lenho de reação característico, sendo estas mudanças atribuídas a fatores intrínsecos.

Considerando a importância vital do tronco para a sobrevivência das árvores, a habilidade em manter suas funções como órgão de suporte, transporte e reserva, mesmo em condições adversas, propicia à espécie maiores vantagens competitivas e, conseqüentemente, a possibilidade de atingir expressividade em ambientes altamente seletivos, como ocorre com *S. commersoniana* nas planícies fluviais.

Apesar da considerável instabilidade pedológica, nas três áreas de estudo foi possível coletar as amostras para anatomia e análise de crescimento de árvores com troncos relativamente retilíneos, pouco inclinados e com ramificação bem acima do nível do solo, cujas medidas dendrométricas são apresentadas na TABELA 03.

TABELA 03 - Dados dendrométricos de árvores de *Sebastiania commersoniana* coletadas em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguazu-PR.

ARV	Gleissolo Melânico			Neossolo Flúvico			Depósito Psamítico		
	DAP(cm)	H (m)	PIM(m)	DAP(cm)	H (m)	PIM(m)	DAP(cm)	H (m)	PIM(m)
1	13,24	6,50	3,0	15,15	12,0	8,00	15,25	10,0	6,0
2	20,45	7,50	5,0	14,16	12,0	10,0	14,19	9,00	4,5
3	16,60	8,00	6,0	20,48	13,0	10,0	13,68	8,00	4,0
4	20,03	9,00	2,5	20,40	10,0	5,00	11,46	7,00	4,0
5	18,46	8,00	2,0	12,48	10,0	6,00	19,09	9,00	3,5
6	18,73	9,00	4,0	19,25	10,0	8,00	20,13	8,00	4,0
7	17,16	8,50	3,0	14,35	10,0	8,00	16,15	9,00	4,0

DAP - diâmetro a 1,30m de altura; H - altura; PIM - ponto de inversão morfológica; ARV - árvore.

Um fato que não poderia deixar de ser comentado é a presença de quantidade absurda de lixo urbano, que é transportado pelo rio e depositado sobre o solo, ou suspenso nas árvores, durante os eventos de cheia, especialmente em Guajuvira (FIGURA 3 D-G). Isto demonstra que, embora o discurso conservacionista tenha, nas últimas décadas, atingido proporções globais, com abordagens aparentemente “sofisticadas”, a questão da conservação dos recursos naturais ainda esbarra em problemas primários, tais como a falta de planejamento do uso e ocupação do solo e da destinação adequada do lixo. Conforme já comentado por

CURCIO (2006), a presença do lixo em grande quantidade deve intensificar a mortalidade de plântulas, devido aos danos mecânicos provocados durante o arraste deste material pelo rio, afetando a dinâmica da vegetação.

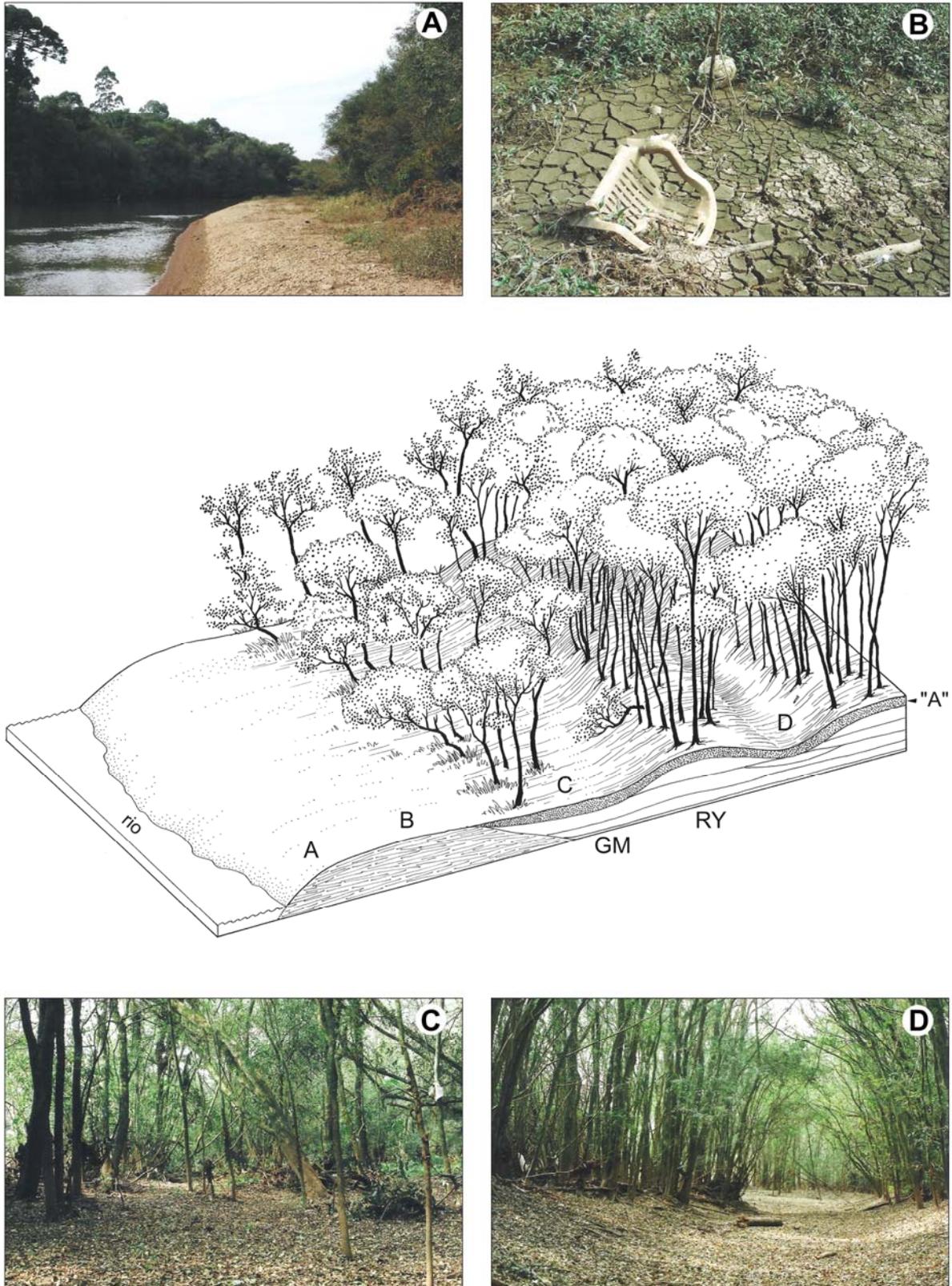


FIGURA 02 - Superfície de agradiação do rio Iguazu na localidade Guajuvira, município de Araucária-PR. A-B: ponta da barra, formada por depósitos sem evolução pedológica; C: Gleissolo Melânico (GM); RY: Neossolo Flúvico em barra de meandro; "A": horizonte A, evidenciando evolução pedológica. ILUSTRAÇÃO: O autor (unidades geomorfológicas e pedológicas adaptadas de CURCIO, 2006).

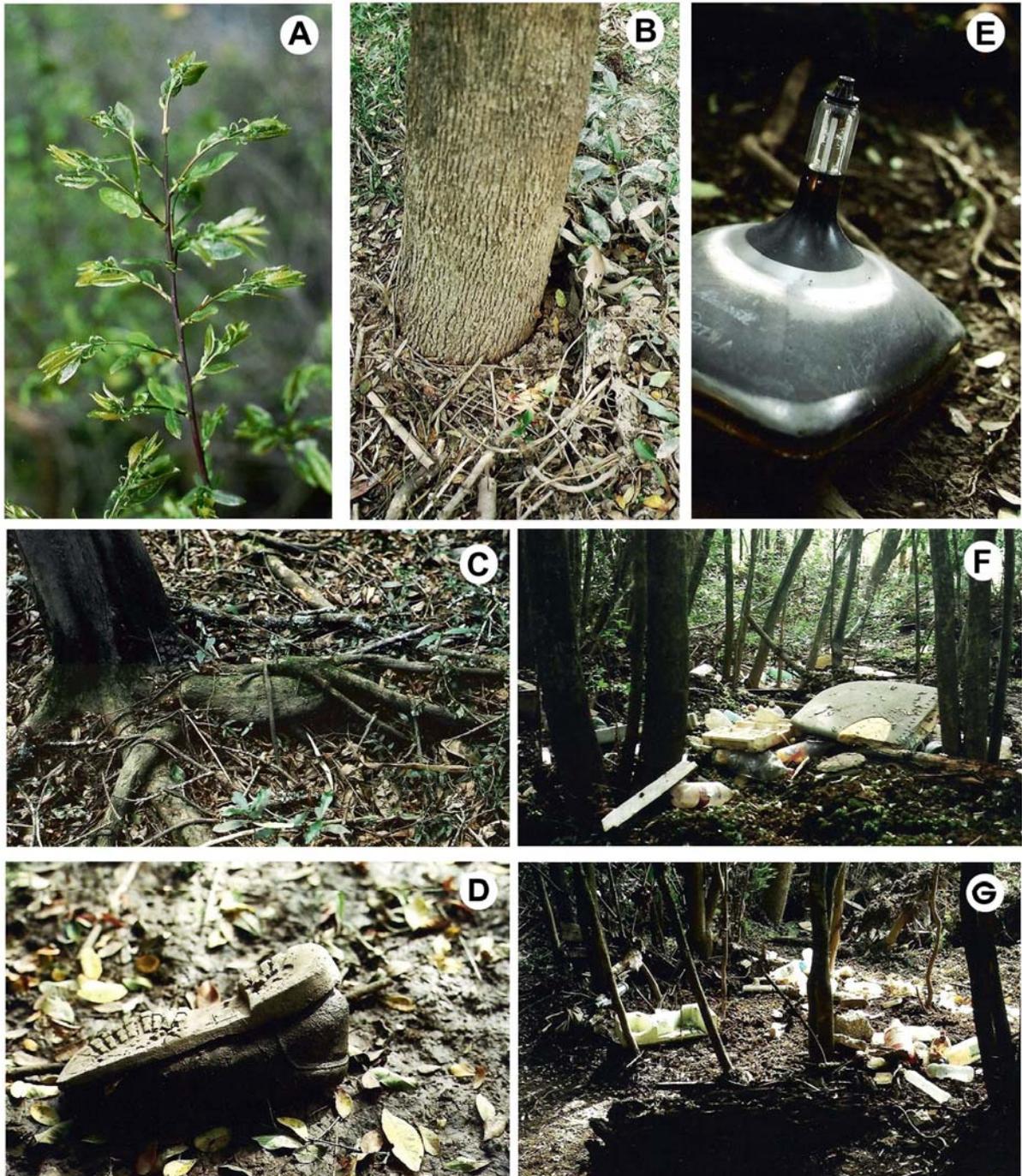


FIGURA 03 - Aspectos da vegetação e presença de lixo em superfície de agradação do rio Iguazu, na localidade Guajuvira, município de Araucária-PR. A: ramo de *S. commersoniana*; B: base do tronco evidenciando a instabilidade das árvores e a deposição de sedimentos em Gleissolo Melânico; C: base do tronco e raízes expostas em Neossolo Flúvico; D-G: grande quantidade de lixo depositado após os períodos de cheia do rio.

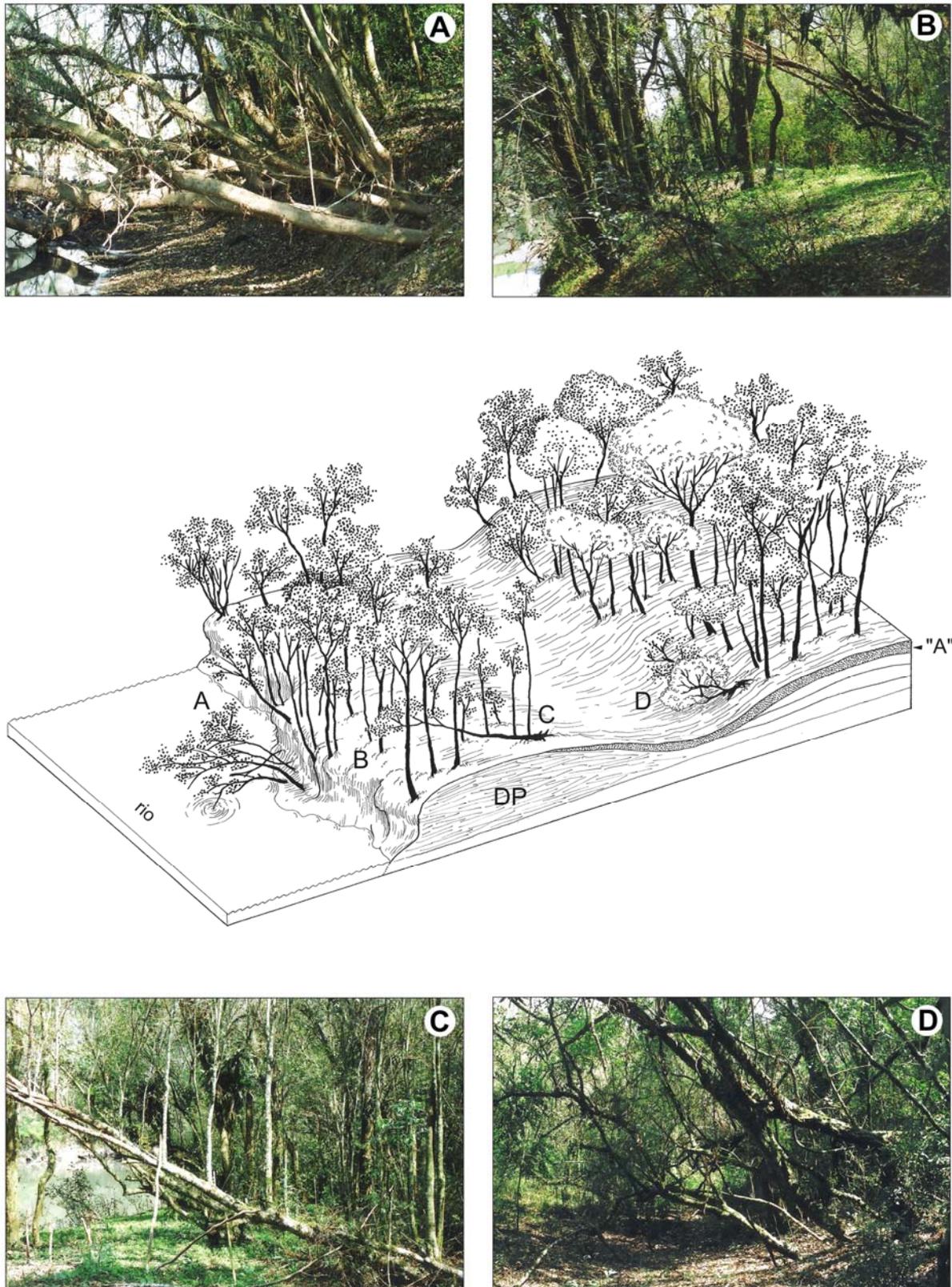


FIGURA 04 - Superfície de agradiação do rio Iguaçu na localidade Engenheiro Bley, município da Lapa-PR. A: ponta da barra; B: barra de meandro atual, formada por depósitos essencialmente arenosos, sem evolução pedológica; C: detalhe de árvore tombada com galhos epicórmicos; D: interbarra; DP: Depósito Psamítico; "A": horizonte A. ILUSTRAÇÃO: O autor (unidades geomorfológicas e pedológicas adaptadas de CURCIO, 2006).

4.1.2 Anéis de crescimento

S. commersoniana tem lenho de coloração creme-amarelada, sem distinção entre cerne e alburno, com camadas de crescimento pouco distintas a olho nu, marcadas por uma camada estreita de fibras achatadas tangencialmente. Ocorrem faixas mais escuras de fibras gelatinosas (ver tópico sobre lenho de reação), que eventualmente dificultam a identificação das camadas de crescimento.

A ocorrência de anéis de crescimento distintos é comum em Euphorbiaceae (MENNEGA, 2005). Em *Alchornea triplinervea* e *A. sidifolia*, CALLADO *et al.* (2001) observaram camadas de crescimento distintas, em solo periodicamente inundável, e pouco distintas, em solo sob saturação hídrica permanente. Em *Pera glabrata*, por sua vez, não foi possível distinguir as camadas de crescimento em solo permanentemente inundado. Em *Croton urucurana*, LUCHI (2004) constatou a presença de camadas distintas apenas nas árvores crescendo em solo bem drenado, sendo indistintas em solos mais sujeitos à saturação hídrica. COSTENARO (2006) observou a ocorrência de anéis de crescimento distintos em *S. commersoniana*, em solo hidromórfico (Gleissolo Melânico), usando-os para avaliar o crescimento das árvores.

Em geral, houve grande variação entre as árvores quanto à nitidez na marcação das camadas, não sendo possível definir uma tendência clara para as diferenças entre as áreas de coleta. O número de camadas de crescimento contadas por árvore variou de 20 a 34. Em geral, os maiores valores foram encontrados em Neossolo Flúvico e os menores no Depósito psamítico, embora as médias dos três tratamentos não tenham diferido estatisticamente (TABELA 04).

É bastante provável que as camadas de crescimento em *S. commersoniana* representem incrementos anuais do xilema, considerando-se a sazonalidade climática da região do estudo, com baixas temperaturas e menor disponibilidade hídrica no inverno. Além disso, trata-se de uma espécie decídua, que passa por um período de dormência durante essa época do ano.

No entanto, não se deve descartar a hipótese de, eventualmente, ocorrer a formação de mais de um anel durante um ano, ou a ausência de anéis, em períodos cujas condições ambientais sejam mais restritivas. De acordo com KRAMER (1964), falsos anéis podem ser formados por fatores de estresse durante o período de maior crescimento do xilema, tais como déficit hídrico severo e perda de folhas por herbivoria, seguidos por condições favoráveis ao crescimento, antes do período de

dormência. Condições climáticas extremas podem também levar à ausência de formação de uma camada distinta entre dois anos consecutivos (FRITTS, 1976).

4.1.3 Idade e crescimento das árvores

Partindo do pressuposto de que as camadas de crescimento em *S. commersoniana* são anuais, pode-se ter uma idéia aproximada da idade das árvores, embora não seja possível estimá-la com precisão pelo fato de as amostras terem sido coletadas 1,30 m acima do solo, e por não se conhecer o ritmo de crescimento das árvores em altura.

COSTENARO (2006), analisando o crescimento de *S. commersoniana* no rio Bariguí, em Araucária-PR, constatou que a espécie atingia 1,30 m de altura em cerca de 5 anos. Considerando este ritmo de crescimento, a idade das árvores coletadas nas três áreas da planície do Iguaçu deve variar entre 25 e 39 anos. Porém, deve-se destacar que o crescimento das árvores analisadas por COSTENARO (2006) foi consideravelmente menor do que o observado no presente trabalho, considerando-se o incremento em diâmetro.

A partir da identificação e mensuração da largura dos anéis de crescimento foi calculado o incremento anual em diâmetro das árvores amostradas, obtendo-se as curvas médias de incremento representadas nas FIGURAS 5 e 6. Nota-se que as curvas têm comportamento semelhante, especialmente no período correspondente aos últimos 15 anos, reforçando a idéia de que as camadas de crescimento representam incrementos anuais. A correlação entre as curvas torna-se ainda mais nítida quando realizado o processo de filtragem dos dados utilizando a média móvel de três anos consecutivos, conforme descrito por FRITTS (1976), com pesos de 50% para o ano central e 25% para cada um dos dois anos adjacentes. Este processo, além de evidenciar as variações periódicas no incremento, permite a sincronização dos dados, minimizando o efeito de possíveis medições equivocadas (FIGURA 6 B), tais como a não consideração de um determinado anel ou a inclusão de alguma camada que não represente efetivamente um anel anual.

TABELA 04 - Número de camadas de crescimento contadas em *Sebastiania commersoniana*, em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.

Árvore	Gleissolo Melânico nº de anéis	Neossolo Flúvico nº de anéis	Depósito Psamítico nº de anéis
1	22	25	25
2	28	25	20
3	28	31	28
4	29	32	20
5	26	21	27
6	30	32	27
7	31	34	27
Média	28	29	25
S	3	5	3
CV	11	17	14

s - desvio padrão; CV - coeficiente de variação (%)

Para efeitos de comparação foram calculados os incrementos anuais médios de quatro períodos distintos (1987/2007; 1992/2007; 1997/2007; 2002/2007) e o incremento médio geral, correspondente à média de todos os anos de cada uma das árvores (TABELA 5).

TABELA 05 - Médias de incremento anual em diâmetro (cm/ano) de *Sebastiania commersoniana*, em diferentes intervalos de tempo, em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.

		Intervalos de tempo				
		1987-2007	1992-2007	1997-2007	2002-2007	Geral
GM	média	0,68 a	0,68 a	0,73 a	0,73 a	0,64 a
	S	0,09	0,09	0,10	0,09	0,07
	CV	12,76	13,55	13,03	12,18	10,89
RY	média	0,59 a	0,57 a	0,60 b	0,60 a	0,58 a
	S	0,09	0,09	0,11	0,14	0,08
	CV	15,43	16,29	18,63	23,40	13,30
DP	média	0,65 a	0,68 a	0,72 a	0,68 a	0,63 a
	S	0,09	0,09	0,08	0,07	0,09
	CV	13,85	12,91	11,82	10,32	13,90

GM - Gleissolo Melânico; RY - Neossolo Flúvico; DP - Depósito Psamítico; s - desvio padrão; CV - coeficiente de variação (%); médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan, à probabilidade de 0,05.

Foi constatada diferença estatística apenas no período compreendido entre os anos de 1997 e 2007, em que o incremento anual foi menor em Neossolo Flúvico do que nas outras áreas, não diferindo estatisticamente nos demais intervalos de tempo, apesar de a curva média de incremento em Neossolo Flúvico se manter abaixo das demais desde 1992 até 2007 (FIGURAS 5 e 6A). Foi também nesta unidade pedológica que ocorreu a maior variação no crescimento entre as diversas árvores amostradas, considerando os maiores valores de coeficiente de variação (TABELA 3).

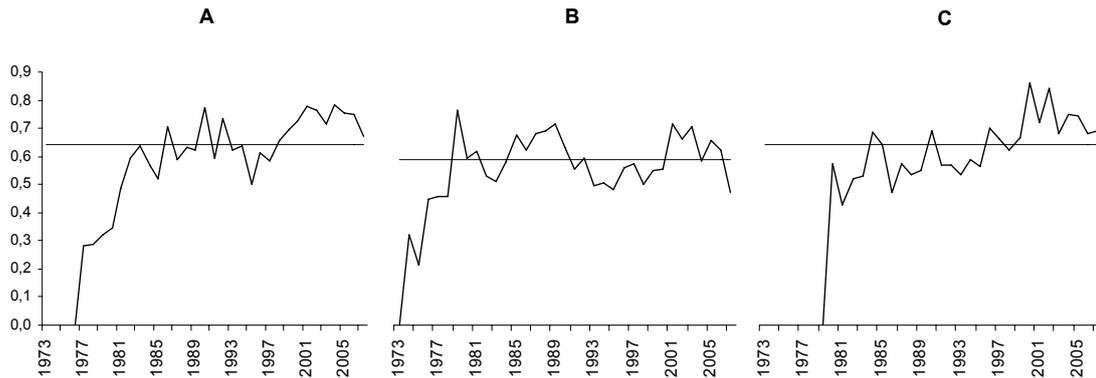


FIGURA 05 - Incremento anual em diâmetro (cm) de *Sebastiania commersoniana*, em três áreas pedologicamente distintas, na planície do Iguçu-PR. A: Gleissolo melânico; B - Neossolo flúvico; C - Depósito psamítico; as linhas horizontais representam o incremento médio para cada área.

É muito provável que o menor crescimento em Neossolo Flúvico esteja relacionado à competição entre as árvores, considerando-se os altos valores de densidade nesta unidade de solo, observados por CURCIO (2006). Apesar disso, não se descarta a possibilidade de alguma influência de variações na disponibilidade de luz, na temperatura, e na idade das árvores nestes resultados. Portanto, mesmo sendo a unidade mais favorável ao estabelecimento e desenvolvimento das árvores de *S. commersoniana*, dentre as três áreas avaliadas, ocorre em Neossolo Flúvico uma limitação no crescimento em diâmetro, que pode, em parte, estar sendo compensada pelo maior investimento na altura das árvores.

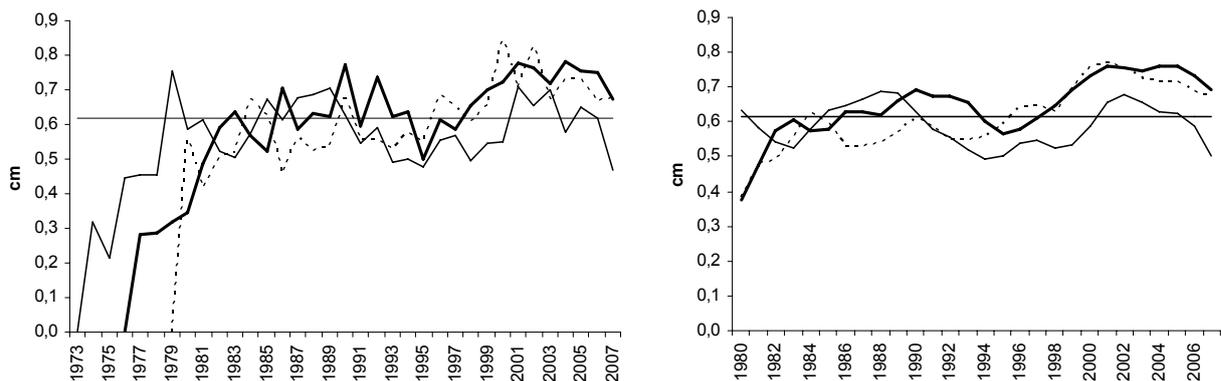


FIGURA 06 - Curvas de incremento anual em diâmetro de *Sebastiania commersoniana*, crescendo em três áreas pedologicamente distintas, na planície do Iguçu-PR. Curvas médias de incremento anual, à esquerda; curvas obtidas a partir da média móvel de três anos consecutivos, à direita; — Gleissolo Melânico, - - - Neossolo Flúvico, . . . Depósito Psamítico.

BARDDAL (2006) sugere que *S. commersoniana* é capaz de se estabelecer intensamente em ambientes de alta saturação hídrica, atingindo altos valores de importância graças ao grande número de indivíduos. Por outro lado, em locais onde o lençol freático é mais profundo o número de indivíduos desta espécie é menor, mas o valor de importância se mantém alto, compensado pelo maior crescimento em diâmetro nestas condições.

Esta lógica pode explicar o menor crescimento em Neossolo Flúvico quando comparado ao Depósito Psamítico, dadas as diferenças de densidade nas duas áreas, provavelmente em função da maior disponibilidade hídrica em Neossolo Flúvico. A diferença torna-se ainda mais relevante quando se considera que em Depósito Psamítico se esperaria um crescimento menor, devido a menor fertilidade desta área, considerando a textura mais arenosa e os valores mais baixos de soma de bases "S", e de saturação por bases "V" (TABELA 1).

Em Gleissolo Melânico, por sua vez, a superficialidade do lençol freático, causando saturação hídrica por grande parte do ano (mais de 35%, de acordo com BARDDAL (2006)), a proximidade do canal do rio, expondo as árvores a condições muito desfavoráveis durante as cheias, e a deposição de sedimentos devem dificultar muito o estabelecimento da espécie, causando a menor densidade de indivíduos (CURCIO, 2006). Porém, considerando os valores de incremento diamétrico, conclui-se que a espécie se desenvolve normalmente nesta unidade, e que possíveis efeitos dos períodos mais severos de inundação possam ser compensados, em parte, pela menor competição entre os indivíduos, quando comparado ao Neossolo Flúvico.

Esses resultados vêm confirmar não apenas a tolerância da espécie ao alagamento, mas também seu bom desempenho nas unidades hidromórficas da planície do Iguaçu, já destacadas por CURCIO (2006) e BARDDAL (2006).

Segundo LOBO & JOLY (1998), plantas jovens de *S. commersoniana*, mantidas em substrato inundado por 30 dias não sofrem inibição do crescimento da parte aérea. Isso demonstra a capacidade adaptativa da espécie, que responde à anoxia causada pela saturação hídrica com a difusão de oxigênio da copa para as raízes, com o aumento na atividade da enzima álcool-desidrogenase (ADH), e a aceleração da via fermentativa. Estes autores sugerem ainda que a espécie deva desenvolver mecanismos para difundir o etanol - produto da respiração anaeróbica - para o meio aquoso ao redor das raízes. Desta forma, nos ambientes em que a água

está em constante movimento, tais como os de ocorrência natural da espécie, esta substância é removida, evitando sua acumulação em níveis tóxicos.

COSTENARO (2006) obteve um incremento diamétrico médio de 0,37 cm/ano em árvores dominantes de *S. commersoniana* na planície do Barigui, crescendo em Gleissolo Melânico, considerando indivíduos de 27 a 43 anos. SOCHER (2004), na mesma área, relata incremento de 0,11 cm/ano entre 2001 e 2003. Considerando os dados aqui obtidos para mesmo tipo de solo em Guajuvira (Gleissolo Melânico), nota-se que a espécie atinge um incremento consideravelmente superior (0,64 cm/ano) ao observado pelos autores citados acima.

Estas diferenças indicam condições mais desfavoráveis ao crescimento da espécie no local estudado por SOCHER (2004) e COSTENARO (2006) que podem estar refletindo uma condição hídrica de maior estagnação. Além disso, deve-se considerar que em rios de grande porte, como no Iguaçu, a recorrência de cheias é muito menor do que nos seus tributários, caso do rio Barigui, em que a resposta do rio aos eventos de precipitação é muito mais dinâmica e, conseqüentemente, o regime hídrico dos solos mais instável.

CURCIO (comunicação pessoal) destaca que na área do Barigui o Gleissolo Melânico é distrófico, ao contrário do que ocorre em Guajuvira, onde este mesmo tipo de solo é eutrófico. Portanto, a questão fertilidade deve também ser um fator co-responsável pelas diferenças observadas no crescimento das árvores entre as duas áreas.

A correlação entre as curvas médias de incremento de Guajuvira e de Engenheiro Bley, locais relativamente distantes entre si, sugerem que as árvores dos dois locais estão respondendo de forma semelhante a fatores climáticos comuns e que, portanto, a espécie apresenta potencial para estudos climáticos e ecológicos (dendroecológicos). É possível que os eventos mais severos de cheias do rio estejam determinando períodos de incremento abaixo da média, tal como observado em Gleissolo Melânico e Neossolo Flúvico, em que o período de incremento abaixo da média se inicia em 1993 e 1992, respectivamente (FIGURA 5 A e B), sendo este o ano da última grande cheia do rio Iguaçu, segundo BARDDAL (2006).

BARDDAL (2006), estimou os períodos saturação hídrica após 1992 para vários pontos do Iguaçu, incluindo as localidades de Guajuvira e Engenheiro Bley. De acordo com seus resultados, o período mais longo de saturação na ponta da barra e na barra de meandro em Guajuvira ocorreu entre dezembro de 1995 e abril

de 2006, muito próximo do ponto de menor incremento nas duas áreas, que ocorre justamente no ano de 1995 (FIGURA 6).

Segundo SCHWEINGRUBER (1996), períodos de inundação podem resultar em redução do crescimento, tanto pela influência direta do período de saturação hídrica, quanto pelos efeitos mais prolongados, resultantes de danos causados às árvores. Este autor revisa uma série de trabalhos de dendrocronologia em ambientes fluviais (dendrohidrologia), demonstrando a grande potencialidade do uso deste tipo de estudo na interpretação dos processos de erosão e deposição de sedimentos, da reconstituição da dinâmica dos rios ao longo dos anos, dos efeitos das cheias e de alterações antrópicas.

Diante dessas evidências, novas amostras deverão ser analisadas e somadas aos resultados aqui discutidos, visando investigar a influência dos fatores macroclimáticos e ecológicos sobre o crescimento de *S. commersoniana*, bem como avaliar o potencial da espécie como fonte de dados dendroecológicos. Faz-se necessário, também, conhecer o padrão de crescimento do xilema ao longo do ano, para que se possa confirmar a periodicidade dos anéis de crescimento.

4.2 ANATOMIA ECOLÓGICA DO XILEMA

4.2.1 Anatomia Descritiva

S. commersoniana possui camadas de crescimento marcadas pelo achatamento das paredes das fibras e, em menor grau, pelo aumento na espessura das paredes dessas células no lenho tardio (FIGURA 13 A-C). Tais características coincidem com a tendência de diversas espécies de Euphorbiaceae (MENNEGA, 2005), tal como ocorre em *Alchornea triplinervea* e *A. sidifolia*, em solos sujeitos à inundação (CALLADO *et al.*, 2001), e em *Croton urucurana*, em solo bem drenado (LUCHI, 2004).

A porosidade é difusa, embora eventualmente possa ocorrer tendência para formação de anéis semi-porosos. Ocorrem tanto vasos solitários (42%), quanto múltiplos de dois a seis, organizados em arranjo radial; com placas de perfuração simples, pontoações intervasculares areoladas coalescentes, circulares, alternas, tais como as raio-vasculares; a espécie tem vasos pouco freqüentes (12-16-20/mm²), com diâmetro de 54-88-117 µm (lume), e elementos de vaso com 164-602-1025 µm de comprimento, com ou sem apêndices (16-74-393 µm) (FIGURA 7). Eventualmente ocorrem vasos com depósitos (provavelmente gomas) e tiloses.

As fibras libriformes possuem pontoações areoladas diminutas, têm comprimento 656-1222-2050 µm, com 10-26-42 µm de largura e paredes delgadas a espessas (1,0-2,8-5,1 µm). São freqüentes fibras com camada gelatinosa, preenchendo parcialmente ou completamente o lume, dispersas no lenho ou formando faixas no lenho inicial (FIGURA 13 A-C).

A espécie tem parênquima axial apotraqueal difuso em agregados, e paratraqueal escasso. O parênquima radial é unisseriado (embora raios bisseriados também ocorram com menor freqüência), com 3-15-52 células de altura (164-805-2787 µm); 12-22-35 µm de largura; e freqüência linear de 18-20-26 raios/mm. Os raios são formados por camadas alternadas de células procumbentes, quadradas e eretas (FIGURA 8). É relativamente comum a formação de raios em agregados, às vezes com alternância de porções unisseriadas e bisseriadas. Nas camadas de células quadradas e eretas ocorrem células perfuradas de raio, com pontoações areoladas e placas de perfuração simples, circundadas por uma aréola bem evidente. Nestas camadas também ocorrem monocristais romboédricos de oxalato de cálcio, compartimentados em câmaras, e corpos de sílica (FIGURA 14).

Além dessas características, é muito comum a ocorrência de máculas, formadas por células parenquimáticas de formato irregular, com paredes lignificadas e contendo grãos de amido. Estes também ocorrem em grande quantidade nas células parênquimáticas radiais e axiais.

A maioria dos caracteres observados em *S. commersoniana* está de acordo com a descrição feita por RODRIGUES (2005), para esta espécie, e por MENNEGA (2005), para o gênero *Sebastiania* sp. e para diversos outros da subfamília Euphorbioideae, à qual a espécie pertence.

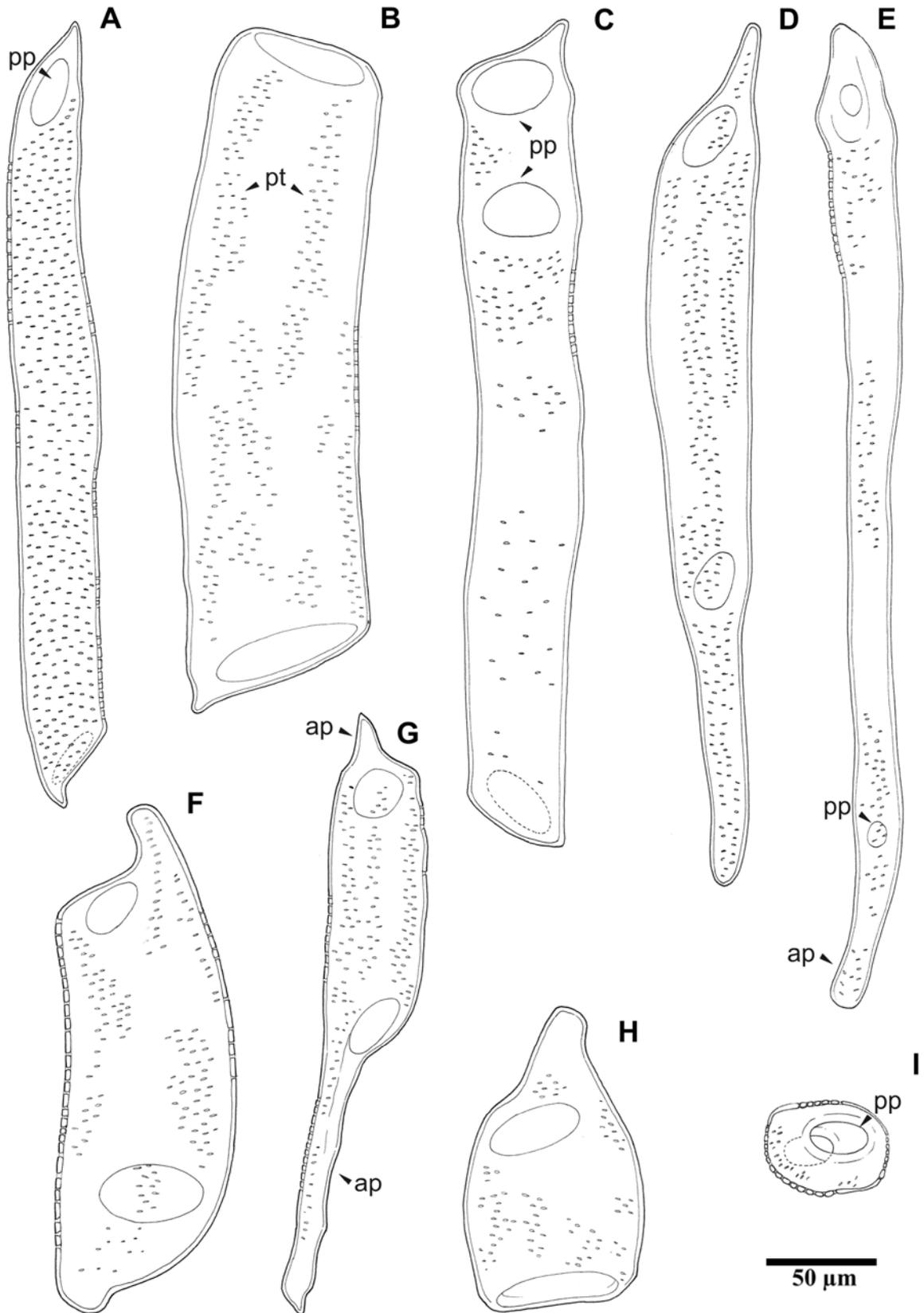


FIGURA 07 - Elementos de vaso (A-H) e célula perfurada de raio (I) do lenho de *Sebastiania commersoniana*; ap - apêndice; pp - placa de perfuração; pt - pontoações. ILUSTRAÇÃO: O autor (2007).

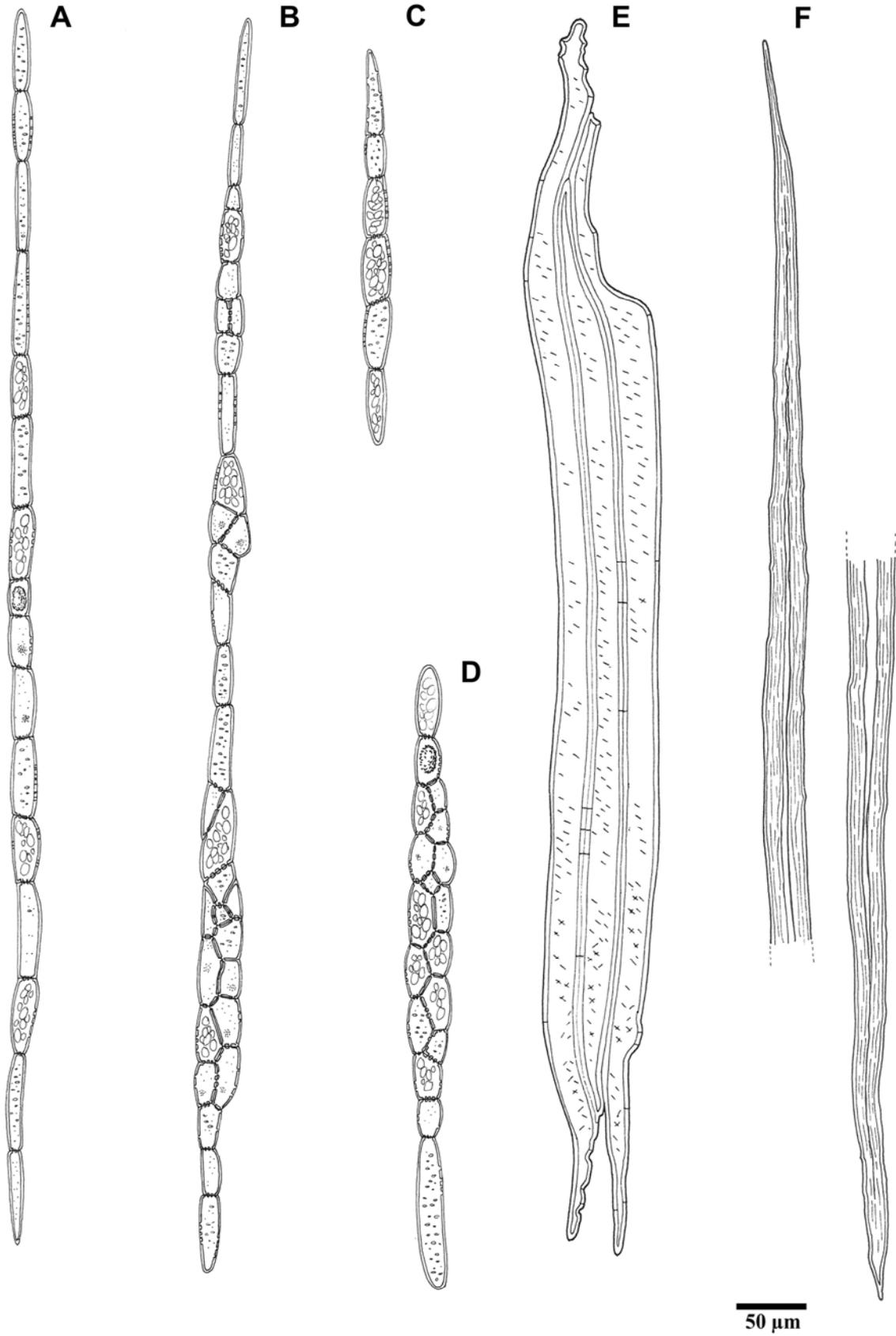


FIGURA 08 - Parênquima radial (A-D) e fibras (E: fibras libriformes; F: Fibra gelatinosa) do lenho de *Sebastiania commersoniana*. ILUSTRAÇÃO: O autor (2007).

4.2.2 Células perfuradas de raio

Em todas as árvores observou-se a ocorrência de células perfuradas de raio, característica bastante comum em Euphorbiaceae (MENNEGA, 2005). Estas são mais facilmente visualizadas no plano radial, conectando tangencialmente dois vasos (FIGURA 9 C,F) e/ou conectando-se a outras células de mesma natureza (FIGURA 10 A,B,D), por placas de perfuração simples circundadas por uma aréola bem evidente. Além disso, também se comunicam com as demais células de raio, de parênquima axial, e com elementos de vaso, através de pontoações areoladas.

As células perfuradas ocorrem tanto nas camadas de células quadradas (FIGURA 10 A,B), quanto nas de células eretas (FIGURA 10 D), e sua origem nas iniciais radiais é bastante clara, considerando sua disposição em relação ao conjunto de células que compõem o raio. Apesar disso, apresentam tamanho um pouco maior que as demais células de raio e, diferente destas, são mortas na maturidade.

Observando o plano transversal nota-se que geralmente as células perfuradas de raio conectam um vaso a outro se dispendo levemente inclinadas em relação à direção do raio a que pertencem. No plano tangencial, podem ser identificadas como um elemento elíptico seccionado transversalmente, em contato com um ou dois elementos de vaso (FIGURA 9 E).

Embora de ocorrência não muito comum, estas células têm sido descritas por diversos autores e sua presença observada em vários táxons. BOTOSSO & GOMES (1982) relatam a presença de séries de células perfuradas de raio e de conexões radiais curtas entre dois segmentos de vaso (denominadas pelos autores como vasos radiais) em diversas espécies de Annonaceae do Sul do Brasil. CECCANTINI & ANGYALOSSY-AFONSO (2000) descrevem as células perfuradas de raio presentes em *Bathysa meridionalis* nas camadas de células quadradas e eretas. Essa característica também ocorre em *Tabebuia cassinoides*, espécie típica de ambientes hidromórficos (KUNIYOSHI, 1993) e em *Casearia sylvestris* (CECCANTINI, 1996). JOFFILY *et al.* (2007) relatam a ocorrência de células perfuradas de raio em nove espécies de *Maytenus* sp, presentes inclusive na raiz de *M. brasiliensis* e *M. obtusifolia*, sugerindo que esta característica tenha valor taxonômico para o gênero. TERRAZAZ (2000) analisou células perfuradas de raio em Cactáceas (Pachycereae), e MEREV *et al.* (2005) constataram a ocorrência deste tipo de células em diversas espécies da Turquia.

De acordo com CARLQUIST (2001), as células perfuradas de raio podem ocorrer tanto em raios estreitos, quanto em raios mais largos, tais como descrito por BOTOSSO & GOMES (1982). No caso de *S. commersoniana*, essas foram observadas apenas em raios unisseriados. Porém, a pequena frequência de raios bisseriados nas amostras analisadas não permite identificar uma tendência para a espécie.

Devido à carência de dados na literatura sobre as implicações funcionais deste tipo de célula, torna-se difícil interpretar sua influência em termos de eficiência e segurança do sistema condutivo. Porém, algumas hipóteses podem ser levantadas com base nos fatores que implicam em maior ou menor capacidade de condução.

A presença das células perfuradas de raio deve representar um incremento no transporte da água no sentido tangencial, bem como propiciar maior interação entre vasos e raios, tanto do ponto de vista do transporte de água quanto de assimilados presentes no xilema. Além disso, se cada vaso possuir pelo menos duas células perfuradas de raios ao longo de seu comprimento, conectando-o com outros dois vasos, imagina-se que se forme um sistema virtualmente contínuo de vasos ao longo do xilema, conectados por células perfuradas de raio. Isto certamente representa eficiência condutiva, uma vez que a água passaria livremente de um vaso a outro pelas placas de perfuração das células de raio.

CECCANTINI & ANGYALOSSY-AFONSO (2000) observaram que as placas de perfuração das células perfuradas de raio de *Bathysa meridionalis* são maiores que a dos elementos de vaso, sugerindo que essas propiciam maior condutividade hidráulica quando comparadas às placas de perfuração dos vasos. Porém, a largura das células perfuradas é menor que a dos vasos, representando maior resistência ao fluxo. Os autores não fazem referência às possíveis implicações dessas células na segurança do sistema condutivo, destacando a necessidade de estabelecer o papel das células perfuradas de raio, em termos funcionais.

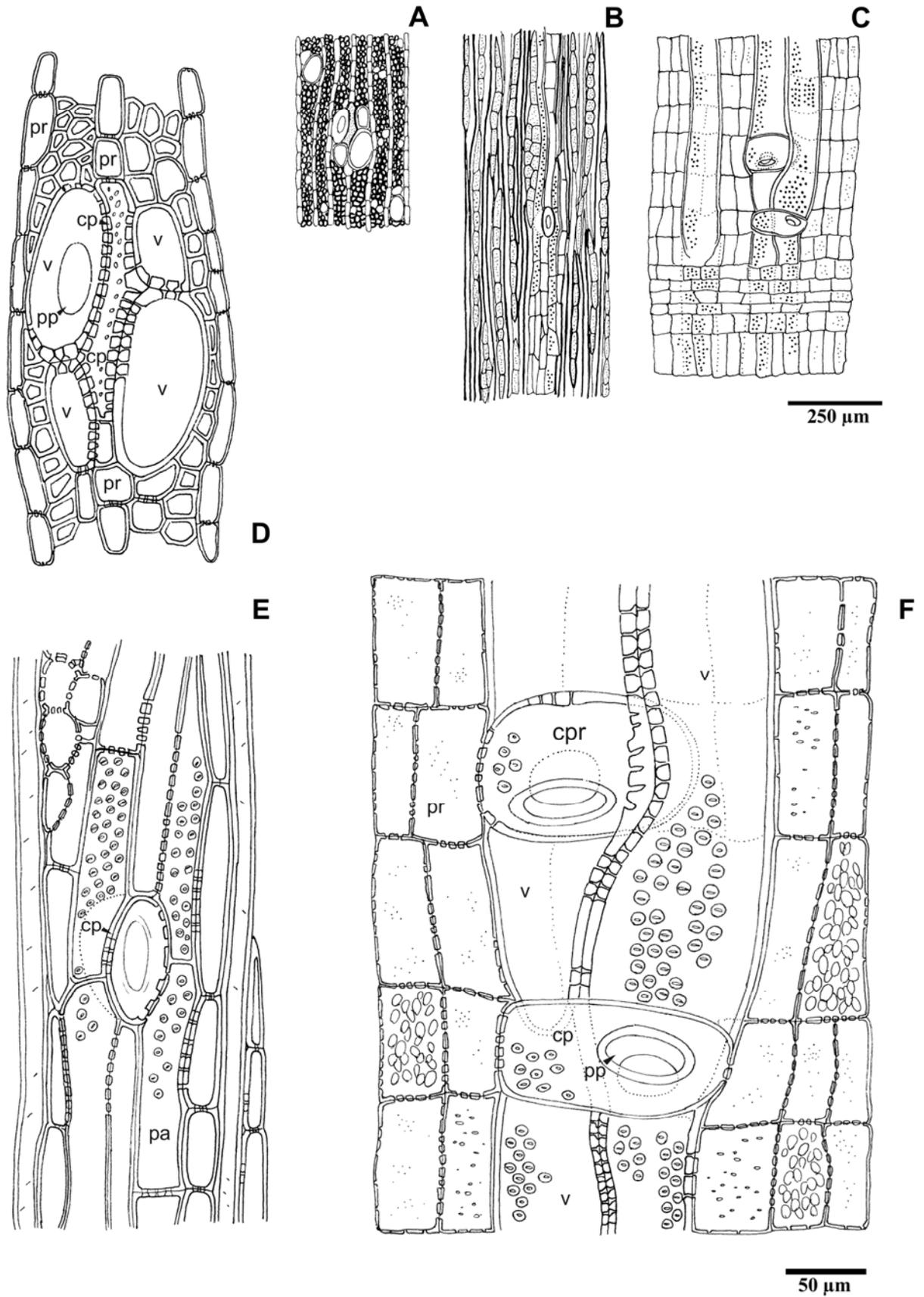


FIGURA 09 - Células perfuradas de raio no lenho de *Sebastiania commersoniana*. A: plano transversal (X); B: plano tangencial (T); C: plano radial (R); D-F detalhes de X, T e R, respectivamente; cp - célula perfurada de raio; pa - parênquima axial; pr - parênquima radial; v - vaso. ILUSTRAÇÃO: O autor (2007).

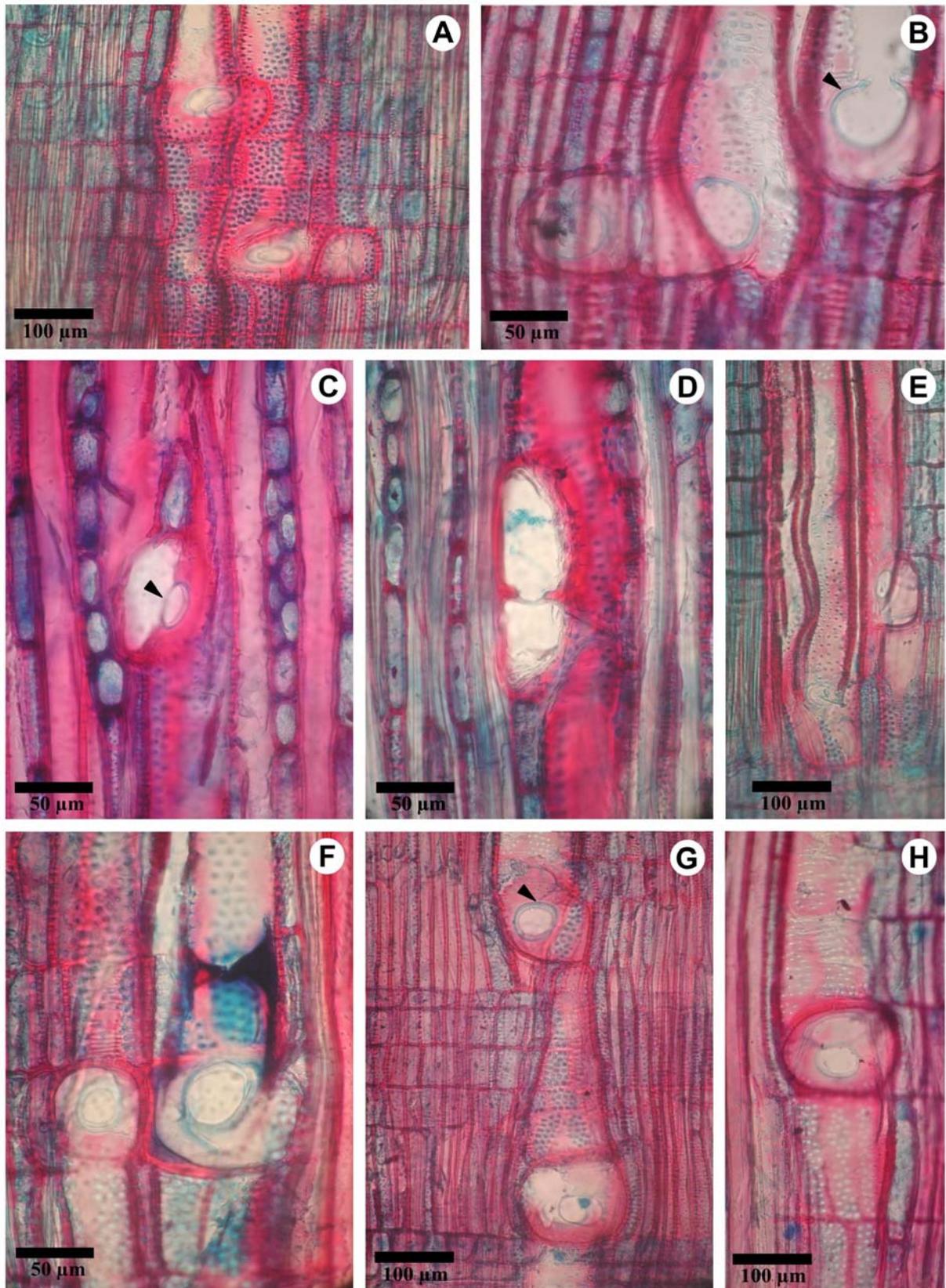


FIGURA 10 - Células perfuradas de raio no lenho de *Sebastiania commersoniana*. As setas indicam a presença de aréola ao redor das placas de perfuração.

4.2.3 Máculas

No lenho de *S. commersoniana* é bastante freqüente a presença de máculas, constituídas de células parenquimáticas irregulares, isodiamétricas, com paredes de espessura bastante variável (FIGURA 11). No plano transversal, as máculas têm formato elíptico e, no plano radial, nota-se que possuem altura considerável, sendo freqüente ocuparem toda a extensão da amostra. RODRIGUES (2005) também constatou a ocorrência de máculas nessa espécie, destacando a grande quantidade de amido e a presença de compostos fenólicos no interior das células. Este autor também relata a maior lignificação das paredes das células, tanto nas máculas, quanto em sua periferia.

As máculas no xilema são formadas em resposta a injúrias na região cambial causadas por danos de natureza biótica (insetos broqueadores; perda de folhas por herbivoria) ou abiótica (déficit hídrico, frio intenso, danos mecânicos, inundações). Tais estruturas são muito freqüentes em espécies de planícies fluviais, dadas as condições adversas enfrentadas pelas árvores nesses locais (SCHWEINGRUBER, 1996).

A natureza longa do caule nas árvores implica na necessidade de inúmeros mecanismos de segurança, essenciais para a manutenção de suas funções. Dentre eles estão: a capacidade de prevenção de danos; a habilidade de regeneração; e mecanismos de compartimentação de injúrias (HINCKLEY & SCHULTE, 1995). Em geral, as árvores têm uma marcante capacidade de regeneração de partes danificadas e sua potencialidade inerente pode ser verificada na habilidade em proliferar células parenquimáticas em vários tecidos secundários, especialmente aquelas da zona cambial e suas derivativas imediatas (BROWN, 1974b).

Embora a origem do tecido de cicatrização possa variar consideravelmente entre espécies, na maioria das plantas lenhosas os raios normalmente são os principais responsáveis por esse processo, embora outros componentes da zona cambial possam contribuir de forma variável em determinadas espécies (KOZLOWSKI, 1971). Essa tendência é observada em *S. commersoniana*, uma vez que as células de raio parecem contribuir em grande parte, se não totalmente, para a formação das máculas (FIGURA 12 F,G)

Na espécie estudada, as máculas ocorreram com maior freqüência a partir da porção mediana do anel de crescimento até a região equivalente ao lenho tardio, diversas delas muito próximas ao limite entre um anel e outro (FIGURA 12 A,D,E).

Isto pode indicar que a causa mais comum das injúrias seja algum fator que ocorra mais frequentemente no período final de crescimento. CECCANTINI (1996) observou a mesma tendência em máculas de *Casearia sylvestris*, muito semelhantes em sua morfologia às de *S. commersoniana*. Este autor associa a presença desta característica à ocorrência de geadas, evento comum também na região do presente estudo. Outras possíveis explicações para a origem das máculas em *S. commersoniana* seriam os efeitos da saturação hídrica prolongada ou mesmo de déficit hídrico. Nos dois casos a deficiência na absorção de água pelas raízes poderia ocasionar injúrias em determinados pontos da região cambial.

Embora a ocorrência de geadas possa ser uma explicação plausível para a origem das injúrias em *S. commersoniana*, é provável que esse fator causaria a formação das máculas no início dos anéis de crescimento, especialmente no caso de geadas tardias. O fato de essas estruturas ocorrerem com maior frequência a partir da porção intermediária dos anéis sugere que as variações no regime hídrico dos solos, durante a estação de crescimento, possam ser mais importantes na formação das máculas. Danos mecânicos e a ocorrência de geadas, por sua vez, podem ser fatores secundários nesse processo.

Dentre as árvores analisadas, todas as amostras (sete) provenientes do Depósito Psamítico continham máculas. Em Neossolo Flúvico cinco amostras tinham essa característica, e apenas quatro em Gleissolo Melânico, o que pode estar indicando a influência do regime hídrico dos solos sobre a formação dessas estruturas, uma vez que o Depósito Psamítico é, teoricamente, a área mais sujeita ao déficit, dadas suas características texturais, e a posição mais elevada da barra de meandro (CURCIO, 2006). Porém, não se pode afirmar com precisão qual a natureza das máculas, sem uma análise mais aprofundada.

4.2.4 Tiloses, gomas e canal traumático.

Em apenas uma das amostras foi observada a ocorrência de um canal traumático (FIGURA 12 H), indicando a pequena frequência dessa característica nas árvores estudadas. Mais comum, por outro lado, é a presença de conteúdos densos, provavelmente gomas (FIGURA 12 A-D), e tiloses em vasos (FIGURA 12 B-C), especialmente naqueles próximos a máculas, sugerindo que os mesmos fatores estão causando a formação destes caracteres.

Tilose é o crescimento de células parênquimáticas para o interior do lume de vasos através das pontoações, ocorrendo em elementos que sofreram cavitação (CUTTER, 1971). ZIMMERMANN (1983) afirma que em diversos estudos têm-se observado a formação de tiloses em vasos da periferia de lesões, representando um isolamento efetivo dos tecidos vivos contra injúrias. A formação de tilose é, portanto, um dos meios de defesa da planta contra a entrada de infecções. Entre outros mecanismos de isolamento estariam a formação de gomas no lume dos vasos e processos de lignificação da parede de células do xilema que tenham sofrido injúria (ZIMMERMANN, 1983), características essas observadas no lenho de *S. commersoniana*.

Normalmente os vasos com conteúdos e/ou tiloses foram observados nas porções iniciais das máculas. Nota-se, além disso, que a lignificação das paredes da periferia das máculas também ocorre com maior intensidade em sua porção inicial, reforçando a idéia de que esses processos colaborem para o isolamento do tecido lesionado e com a minimização dos efeitos da cavitação.

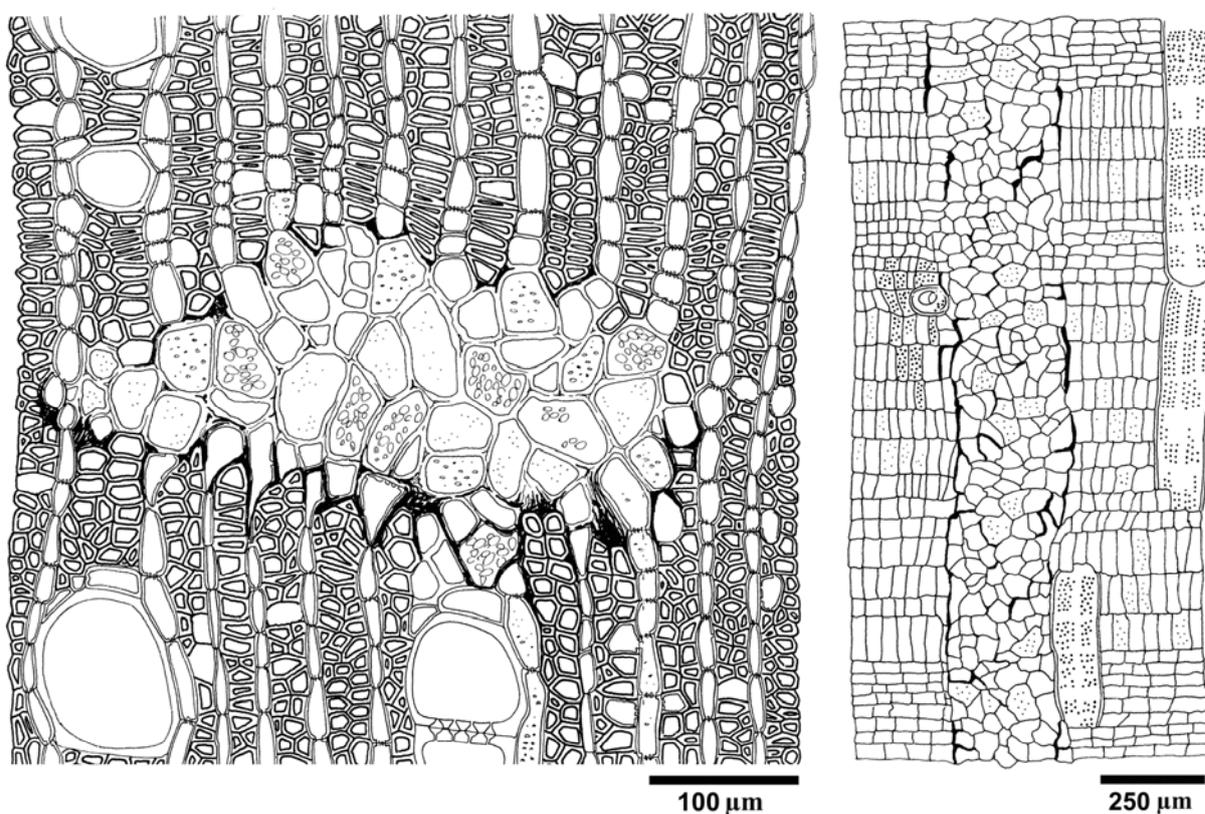


FIGURA 11 - Máculas no lenho de *Sebastiania commersoniana*. A - plano transversal; B - plano radial. ILUSTRAÇÃO: O autor (2007).

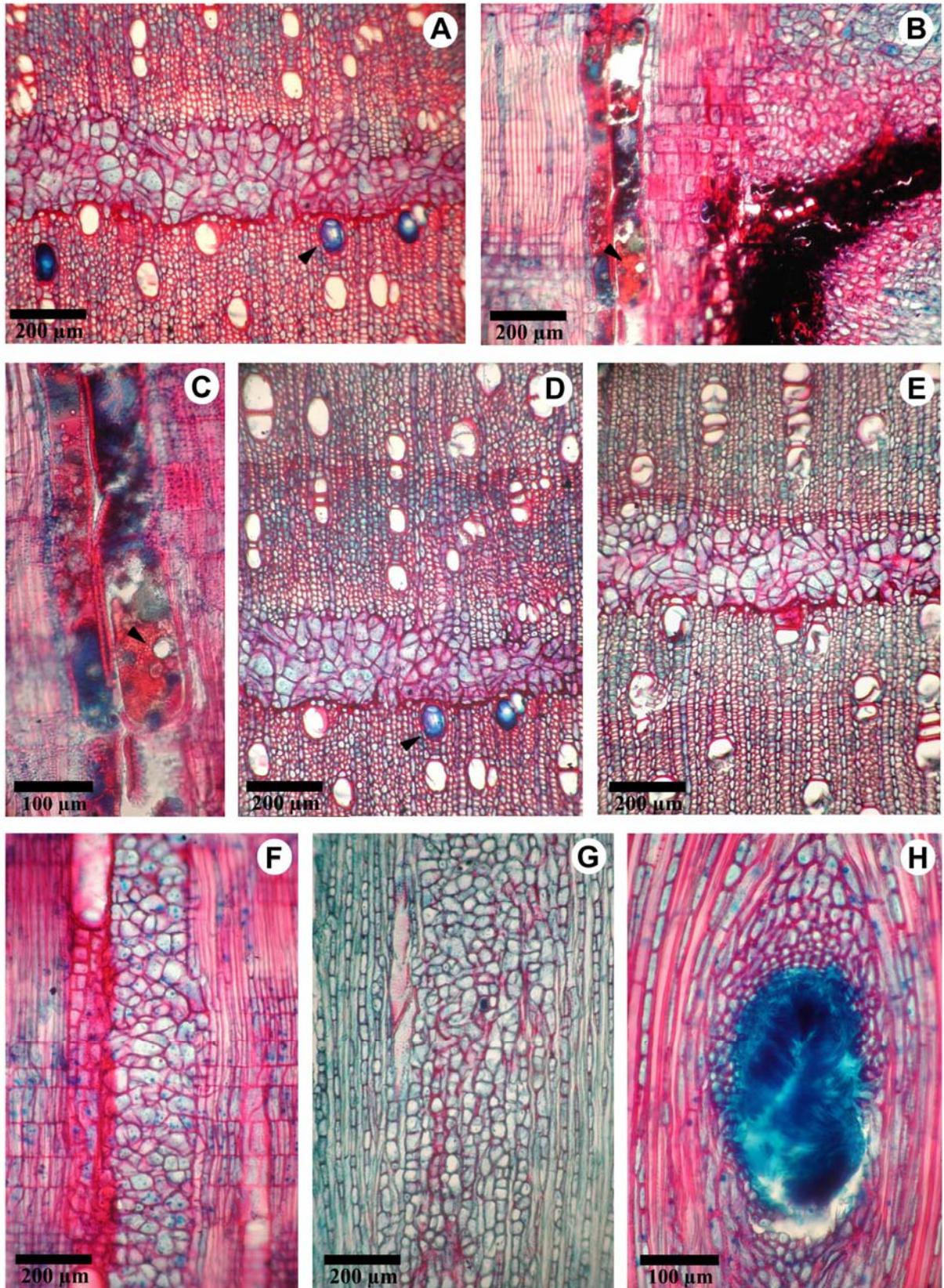


FIGURA 12 - Máculas, tiloses, vasos com conteúdos, e canal traumático, no lenho de *Sebastiania commersoniana*. A, D, E - plano transversal evidenciando a presença de máculas com paredes mais lignificadas na porção inicial, e vasos com conteúdo em sua periferia. B: mácula em plano radial e tilose nos vasos adjacentes; C: tilose em detalhe; F: mácula em plano radial; G: mácula em plano tangencial, H: canal traumático em plano tangencial.

4.2.5 Amido

Em todas as amostras analisadas foi observada grande quantidade de grãos de amido nas células parenquimáticas radiais e, especialmente, no parênquima axial, onde praticamente ocupam completamente as células (FIGURA 14 G,H).

Os caules de espécies lenhosas em muitos casos funcionam como estoque de uma série de substâncias de reserva de longo ou curto prazo. As células de parênquima radial e axial são os principais locais de estocagem, que é governada pela proporção do volume que estas células representam, em oposição aos outros tipos de tecido (PATE & JESCHKE, 1995). É provável que o amido estocado em *S. commersoniana* seja de grande valor no período de retomada de crescimento após o inverno, uma vez que nessa época são emitidas as novas folhas, juntamente com as inflorescências. Além disso, a espécie normalmente produz grande quantidade de frutos e sementes, sendo comum, inclusive, ocorrer redução na quantidade de folhas durante a maturação dos mesmos.

Os carboidratos no xilema estão intimamente relacionados à atividade cambial, especialmente no início da estação de crescimento (WILCOX, 1962), e com o desenvolvimento das fases fenológicas (ZIEGLER, 1964). A ocorrência de amido no xilema, no entanto, não indica apenas reserva. Segundo CARLQUIST (2001), outras implicações da presença dessa substância no xilema vêm sendo investigadas recentemente, como, por exemplo, nas pesquisas de BRAUN (1984).

De acordo com este autor, nos tecidos acessórios (células de parênquima radial e/ou axial diretamente associadas aos vasos) de árvores decíduas, em zonas temperadas, o amido estocado é quebrado durante a fase de mobilização, no início da primavera. Este processo libera substâncias osmoticamente ativas nos vasos do xilema, gerando alta pressão osmótica e, conseqüentemente, absorção e transporte de água sob pressão positiva. Por outro lado, em espécies tropicais, sujeitas à condição de alta umidade, a absorção osmótica de água deve ser um princípio essencial de transporte, que funciona constantemente, alternando com a transpiração.

Ainda segundo BRAUN (1984), esta pressão pode operar em direção ao ápice da planta graças ao processo de gutação, em que as folhas funcionam passivamente como válvulas, contendo ou não hidatódios. A produção de amido neste processo, segundo o autor, poderia ser uma forma de “tirar de circulação” o excedente de açúcares produzidos - uma vez que se trata de uma substância

osmoticamente inativa - não representando, necessariamente, uma reserva energética.

De acordo com LOBO & JOLY (1998), a presença de grande quantidade de amido nas raízes de *S. commersoniana* permite a esta espécie manter altos níveis de metabolismo anaeróbico em situações de inundação, como observado em plântulas submetidas à saturação hídrica por 30 dias. Analisando uma amostra de raiz de *S. commersoniana*, coletada de uma das árvores em Neossolo Flúvico, foi possível confirmar que ocorre grande quantidade de amido neste órgão também em plantas adultas.

Considerando essas informações, é provável que o estoque de grande quantidade de amido em *S. commersoniana* esteja relacionado tanto aos processos fenológicos, quanto ao crescimento das árvores. Deve-se também considerar a possibilidade do amido estar envolvido no transporte de água e nutrientes, e nos processos metabólicos que permitem à espécie tolerar períodos de inundação.

Estudos mais detalhados poderiam determinar quais as funções principais do amido no xilema desta espécie e suas implicações fisiológicas, bem como, a partir de análises quantitativas, investigar possíveis variações sazonais deste componente.

4.2.6 Lenho de Reação

No lenho de *S. commersoniana* observa-se considerável ocorrência de fibras gelatinosas, facilmente identificáveis no material submetido à dupla coloração, destacando-se a coloração azul brilhante da camada gelatinosa. Tais células ocorrem tanto dispersas entre as fibras normais, quanto concentradas em pequenos grupos, ou, como observado em algumas amostras, formando faixas contínuas no lenho inicial (FIGURA 13).

As fibras gelatinosas possuem uma camada interna espessa de parede celular, constituída de celulose altamente cristalina (camada gelatinosa "S(G)"), na qual a orientação das microfibrilas é aproximadamente paralela ao eixo da fibra (DU & YAMAMOTO (2007)). No caso de *S. commersoniana* ocorrem fibras gelatinosas com camada S(G) convoluta, ou normal. Com frequência S(G) preenche completamente o lume, como observado no material submetido à Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) (FIGURA 15).

MENNEGA (2005) relata a ocorrência desse tipo de fibra em muitos gêneros de Euphorbiaceae, inclusive em *Sebastiania* (*S. brasiliensis* e *S. argutidens*), cuja camada gelatinosa pode também preencher expressivamente ou até completamente o lume. CALLADO *et al.* (2001) constataram a ocorrência de fibras gelatinosas em duas outras espécies dessa família (*Alchornea triplinervea* e *A. sidifolia*), observando que, em solo periodicamente inundado, este tipo de fibra forma faixas no lenho inicial, enquanto que, em solos permanentemente inundados, formam-se zonas irregulares de fibras gelatinosas no anel de crescimento. Em *Croton urucurana*, LUCHI (2004) observou a presença de camada gelatinosa apenas nas fibras de amostras provenientes de solo bem drenado, quando comparado às áreas úmidas e inundadas.

Nas amostras de *Sebastiania commersoniana*, porém, não foi observada uma relação clara entre a distribuição das fibras gelatinosas e as diferentes áreas amostradas. Se tal relação existe, provavelmente poderia ser detectada amostrando-se condições pedológicas ainda mais contrastantes em termos hídricos.

Embora possa haver influência do regime hídrico sobre a formação dessas células, as fibras gelatinosas são típicas de lenho de tensão das angiospermas dicotiledôneas arbóreas, desenvolvido na parte superior de um tronco inclinado (CUTTER, 1971). Os primeiros pesquisadores a investigarem a formação do lenho de reação em angiospermas acreditavam que este resultava do estresse de tensão na parte superior de galhos e de troncos inclinados, daí a adoção do termo “lenho de tensão” (WARDROP, 1964; CUTTER, 1971; BROWN, 1974b). Pesquisas posteriores, no entanto, indicaram que o maior fator responsável pela formação de lenho de reação seria a gravidade (WARDROP, 1964). Segundo BROWN (1974b), o mecanismo fisiológico que explica a formação do lenho de reação é de natureza hormonal e está diretamente relacionado à quantidade relativa ou ao balanço de auxina entre as partes superior e inferior do caule. A gravidade, de alguma forma, afeta a distribuição de auxina causando um maior acúmulo nos lado inferior de galhos ou troncos inclinados, promovendo a formação de lenho de compressão, em gimnospermas, e de tensão, em angiospermas.

Observando as amostras coletadas em duas árvores inclinadas no Depósito Psamítico, nota-se que, em contraste com as amostras coletadas na face inferior do tronco (lado interno ao ângulo de inclinação) - que possuem poucas fibras gelatinosas, com camadas S(G) pouco expressivas (FIGURA 13 F) - nas amostras

coletadas no lado externo à inclinação, as fibras gelatinosas são muito abundantes. Nestas, a camada S(G) é bastante evidente, estando presente inclusive nas últimas camadas de fibras do lenho tardio (FIGURA 13 G,H), diferente do que ocorre nas amostras coletadas para a anatomia comparativa. Estes resultados sugerem que ocorre formação de lenho de tensão em *S. commersoniana* e que uma das características desse é a formação mais intensa de fibras gelatinosas.

Considerando as amostras coletadas para análise de crescimento do tronco, também parece haver correspondência entre camadas de crescimento com expressiva quantidade de fibras gelatinosas (evidentes pela coloração pouco mais escura que o normal) e a inclinação do tronco, uma vez que são mais freqüentes nos raios externos à inclinação das árvores. Nota-se também, considerando tais amostras, que a ocorrência de lenho de tensão está frequentemente associada ao crescimento excêntrico do tronco, tal como ocorre em grande número de espécies, de acordo com WARDROP (1964).

Por outro lado, as amostras com fibras gelatinosas em faixas estreitas no lenho inicial, ou dispersas no xilema, não indicam necessariamente a presença de lenho de reação, uma vez que essa é uma característica muito comum em Euphorbiaceae que, de acordo com MENNEGA (2005), não tem necessariamente correlação com a curvatura ou inclinação do tronco nessa família.

Segundo DU & YAMAMOTO (2007), o lenho de reação é formado em resposta a orientações não ótimas do tronco ou galhos (causadas pelo peso ou assimetria da copa ou por fatores ambientais), sendo por ele conduzida a manutenção dos padrões dos caules e dos galhos. Por isso, o ambiente sob alteração que resulta na formação do lenho de reação deve ser interpretado como uma condição de quebra de equilíbrio. Conseqüentemente, o lenho de reação é sempre formado no lado onde irá servir para restabelecer a posição de equilíbrio.

O desenvolvimento do lenho de reação em *S. commersoniana* pode ser entendido como uma importante resposta da espécie às diversas variações ambientais a que está sujeita nos ambientes dinâmicos das planícies fluviais, especialmente quanto à instabilidade pedológica, conjugada a ocorrência de períodos de cheias, a danos nas raízes e na copa, e aos processos de deposição de sedimentos.

Observando as árvores de *S. commersoniana* em campo, nota-se que a espécie normalmente não desenvolve inflexão acentuada do tronco como resposta a

inclinação, diferente do que ocorre com outras espécies da planície fluvial, tais como *Luehea divaricata* e *Schinus terebhintifolius*. Quando tem seu tronco significativamente inclinado, a espécie responde com a emissão de galhos epicórmicos como estratégia de sobrevivência, enquanto o tronco principal se mantém relativamente retilíneo. Seria interessante investigar em trabalhos futuros possíveis implicações do lenho de reação neste processo e o valor adaptativo desta característica em *S. commersoniana*, considerando as condições limitantes dos ambientes em que a espécie ocorre.

Outro enfoque importante, em se tratando do lenho de reação, é o entendimento das variações na estrutura anatômica a ele associadas. A anatomia do lenho de tensão pode variar não somente pela presença das fibras gelatinosas, mas também quanto às dimensões dos demais elementos anatômicos. Os vasos em lenho de tensão tendem a ser menores e menos numerosos, quando comparados ao lenho do lado oposto ou adjacente, enquanto que as fibras são normalmente maiores no lenho de tensão (WARDROP, 1964). As células de parênquima, por sua vez, não parecem sofrer modificações significativas no lenho de reação (WARDROP, 1964).

Portanto, deve-se considerar que, apesar dos cuidados tomados na amostragem, a estrutura anatômica da espécie analisada pode estar, em maior ou menor grau, refletindo características de lenho de tensão, sendo difícil avaliar a magnitude de tal influência. Por isso, os resultados de anatomia foram cuidadosamente analisados, considerando a abundância de fibras gelatinosas em cada amostra. Não foram observados valores discrepantes para nenhuma das variáveis mensuradas nas amostras com porções contínuas de fibras gelatinosas. Além disso, são poucas as amostras com essa característica, que se distribuem de forma mais ou menos homogênea entre as três áreas de coleta, minimizando possíveis efeitos sobre a anatomia em termos comparativos.

De acordo com WARDROP (1964), a extensão em que a anatomia é modificada em lenhos de reação de caules e galhos é extremamente variável. Portanto, são necessários estudos mais detalhados com *S. commersoniana*, para que se investiguem possíveis alterações na estrutura do xilema no lenho de tensão.

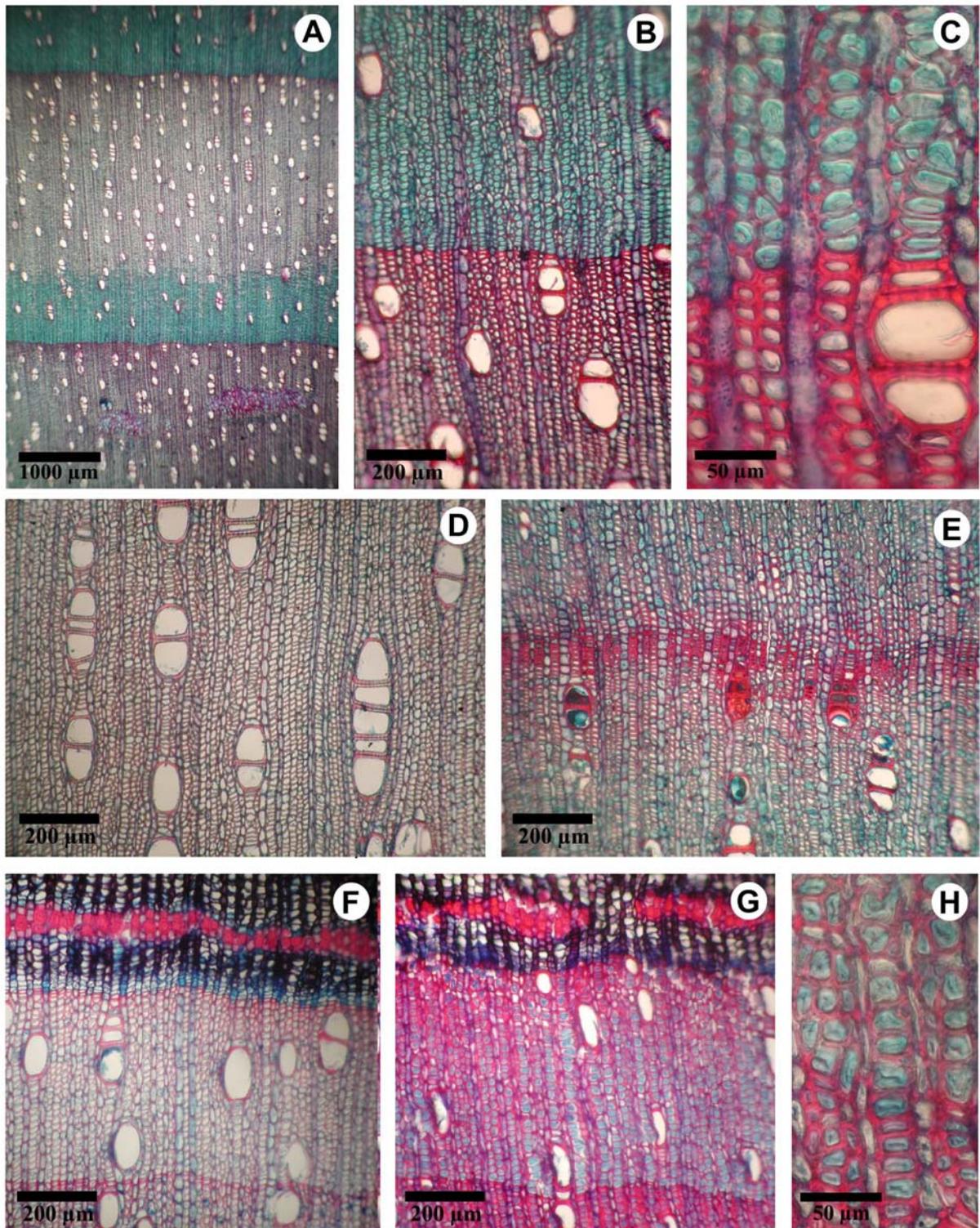


FIGURA 13 - Xilema secundário de *Sebastiania commersoniana* em plano transversal. A: plano geral evidenciando faixas de fibras gelatinosas no lenho inicial; B-C: detalhe; D: presença de diferentes agrupamentos radiais de vaso; E: vasos com conteúdo na periferia de anel de crescimento; F: porção mais externa do lenho em tronco inclinado (face interna à inclinação); G: lenho de reação na face externa de um tronco inclinado; H: detalhe de G mostrando as fibras gelatinosas no limite do anel de crescimento.

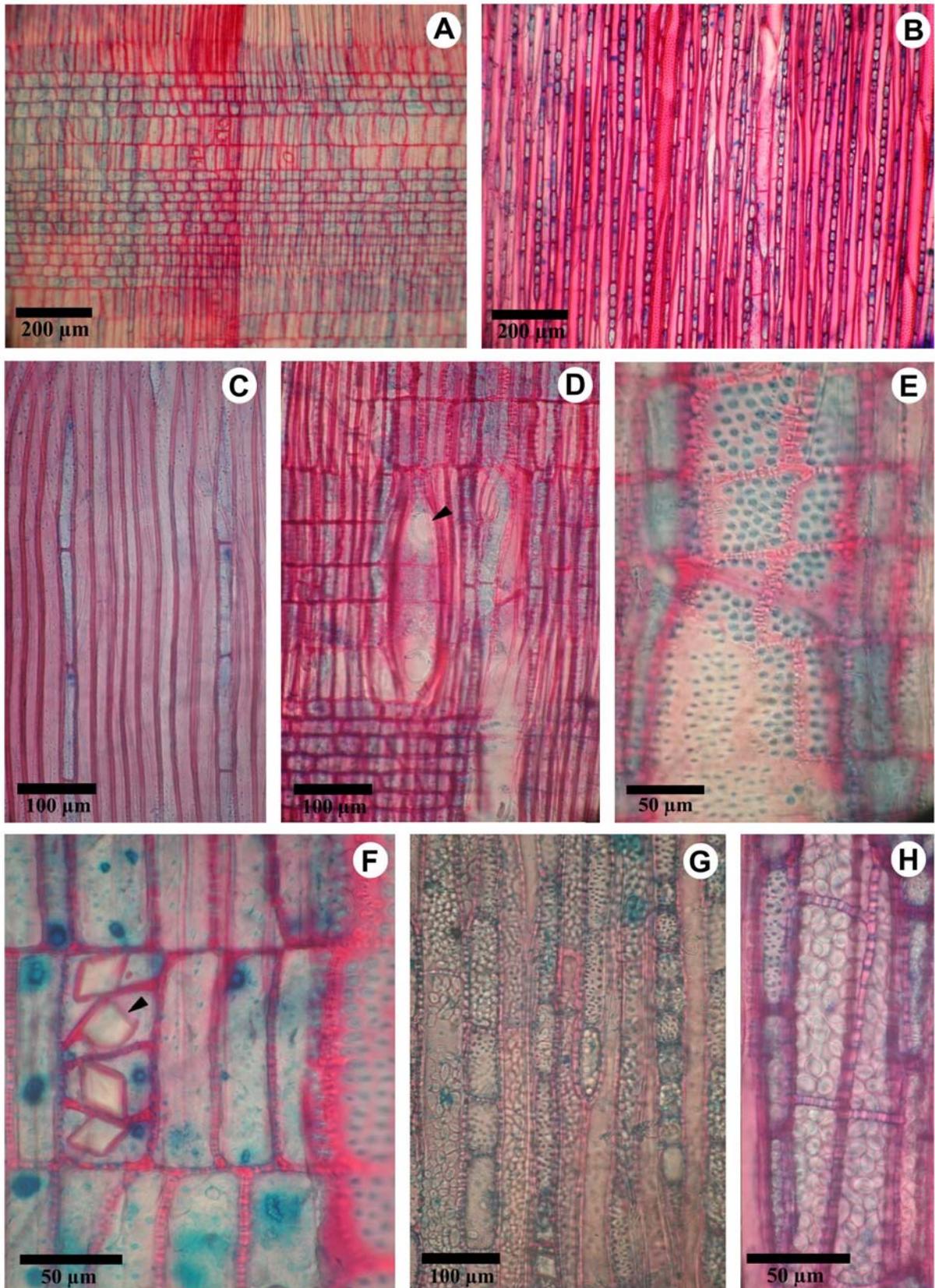


FIGURA 14 - Xilema secundário de *Sebastiania commersoniana*. A: plano radial (R) em limite de anel de crescimento; B: plano tangencial (T); C: fibras e parênquima axial (R); D: elemento de vaso com placas de perfuração simples (R); E: pontoações raio-vasculares (R); D: cristais em células eretas de raio compartimentadas (R); G: abundante quantidade de grãos de amido em células de parênquima radial e axial (T); H: o mesmo, em detalhe.

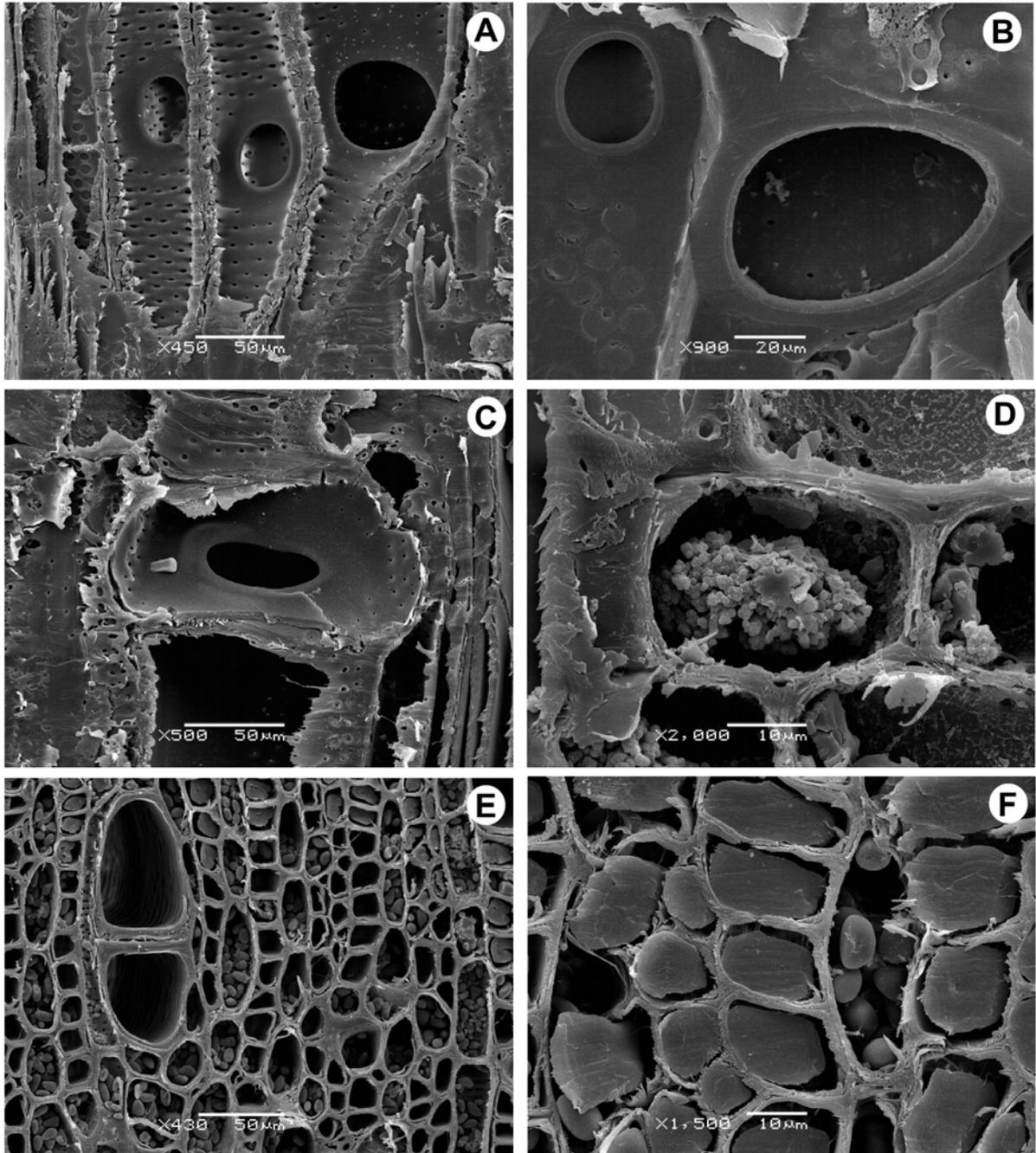


FIGURA 15 - Fotomicrografias em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) do xilema secundário de *Sebastiania commersoniana*. A-B: placas de perfuração simples em vasos múltiplos (R); C: célula perfurada de raio com placa de perfuração simples; D: corpos de sílica em célula de raio; E: vasos em plano transversal, presença de fibras com camada gelatinosa, grãos de amido em células parenquimáticas; F: fibras com camada gelatinosa preenchendo completamente o lume.

4.3 ANATOMIA COMPARATIVA

4.3.1 Freqüência de vasos

A freqüência de vasos por mm² variou de 12 a 20, sendo observados os maiores valores em Gleissolo Melânico e Neossolo Flúvico, ambos diferindo estatisticamente da média do Depósito Psamítico (TABELA 6)

TABELA 06 - Valores de freqüência de vasos/mm² de *Sebastiania commersoniana*, em três áreas pedologicamente distintas na planície do rio Iguaçu-PR.

	Mínimo	Média ± s	Máximo	CV
GM	13,10	17,04 ± 2,6 a	20,03	15,0
RY	15,40	16,92 ± 0,9 a	18,23	05,5
DP	11,83	14,07 ± 2,3 b	18,73	16,7

GM - Gleissolo Melânico; RY - Neossolo Flúvico; DP - Depósito Psamítico; s - desvio padrão; CV - coeficiente de variação (%); médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan, à probabilidade de 0,05.

A freqüência de vasos é uma característica importante na interpretação do sistema condutivo, em termos funcionais, sendo, por isso, normalmente discutida em trabalhos de anatomia ecológica. De acordo com CARLQUIST (2001), esta é uma medida extremamente sensível de mesomorfia e xeromorfia. Valores acima de 100 vasos/mm², considerados altos, são típicos de espécies xerófilas, enquanto que baixas freqüências normalmente ocorrem em espécies de florestas tropicais úmidas.

Isso ocorre porque maior quantidade de vasos resulta em maior segurança do xilema, pois se trata de um importante fator de redundância do sistema condutivo, tendo, portanto, valor adaptativo para plantas sujeitas ao déficit hídrico (ZIMMERMANN, 1974, 1982, 1983).

MENNEGA (2005) observou freqüências de 40-60 vasos por mm² em *S. brasiliensis*, espécie que também ocorre na planície Iguaçu, porém com distribuição pontual, quando comparada à de *S. commersoniana*. Esta diferença na freqüência de vasos entre as duas espécies pode estar refletindo diferentes preferências quanto ao ambiente, embora isto deva ser discutido com ressalvas, uma vez que não se tem conhecimento do contexto ecológico em que as amostras analisadas por MENNEGA (2005) estão inseridas.

Tal como ocorre em *S. commersoniana*, diversas espécies de ambientes hidromórficos possuem baixos valores de freqüência de vaso, tais como: *Tabebuia cassinoides* (KUNIYOSHI, 1993), com média de 12 vasos/mm²; *Calophyllum brasiliense*, com cinco a nove vasos/mm² (BARROS & CALLADO, 1997); *Tapirira*

guianensis, com seis a dez vasos/mm²; *Croton urucurana*, com menos de 10 vasos/mm² (LUCHI, 2004); e *Annona glabra*, com um a sete vasos/mm² (YÁÑEZ-ESPINOSA & TERRAZAS, 2001).

RODRIGUES (2005) verificou aumento na freqüência de vasos em plântulas de *S. commersoniana* crescendo em substrato adubado, em comparação com testemunhas não adubadas. O fator nutricional pode, portanto, ter influência sobre a diferença de freqüência de vasos nas árvores do Depósito Psamítico, uma vez que esta área é mais restritiva em termos de fertilidade do que as demais, considerando as características físicas e químicas do solo, tais como a textura arenosa e a menor soma de bases "S" (TABELA 1).

O que chama a atenção nos resultados obtidos para *S. commersoniana* é o fato de que as menores médias de freqüência de vaso ocorrem nas árvores crescendo no Depósito Psamítico, quando se esperaria o contrário, uma vez que nesta área há menor disponibilidade hídrica e maior possibilidade de déficit durante períodos de pouca precipitação. Portanto, um aumento do número de vasos poderia ser uma estratégia interessante em termos de segurança para as árvores deste ambiente, quando comparadas àquelas do Neossolo Flúvico e do Gleissolo Melânico.

LUCHI (2004) observou, em *Croton urucurana*, uma tendência semelhante ao que ocorre com *S. commersoniana*, em ambiente fluvial. Os menores valores de freqüência de vaso foram observados nas árvores coletadas em solo sujeito ao déficit hídrico, e os maiores valores em solo sujeito ao alagamento, sendo intermediários os valores das árvores coletadas em solo úmido. O autor, no entanto não discute as possíveis causas destas variações.

É possível que as diferentes condições de disponibilidade hídrica e de oxigênio nas três áreas amostradas estejam interferindo, de alguma forma, na atividade cambial. No entanto, não se deve descartar a influência de diferenças genéticas entre as árvores crescendo em Guajuvira e Engenheiro Bley, uma vez que são locais relativamente distantes entre si, tratando-se, inclusive, de duas unidades geológicas distintas (Complexo Migmatítico-Granulítico e Grupo Itararé, respectivamente).

Deve-se ainda destacar que o Depósito Psamítico, apesar da condição de melhor drenagem, não é um ambiente xérico. Além disso, nas demais áreas, especialmente em Gleissolo Melânico, as árvores podem sofrer seca fisiológica

durante os períodos mais longos de saturação hídrica. Portanto, torna-se difícil estabelecer uma tendência definitiva para a frequência de vasos analisando apenas estas três condições pedológicas, especialmente devido à carência de dados na literatura sobre as variações desta característica em ambientes hidromórficos.

4.3.2 Agrupamento de vasos

Embora grande parte dos vasos de *S. commersoniana* sejam solitários (V1), somando em torno de 40%, há um considerável quantidade de vasos agrupados em arranjo radial, especialmente geminados (V2), que perfazem 25% do total, e múltiplos de três (V3), constituindo 20% dos vasos. Essas três categorias representam, portanto, praticamente 90% do total de vasos nesta espécie (FIGURA 16).

Não foi observada diferença significativa nos percentuais médios de cada categoria entre as três áreas amostradas, embora ocorram variações entre as árvores dentro de cada uma delas, o que sugere que o arranjo dos vasos seja uma característica relativamente variável na espécie.

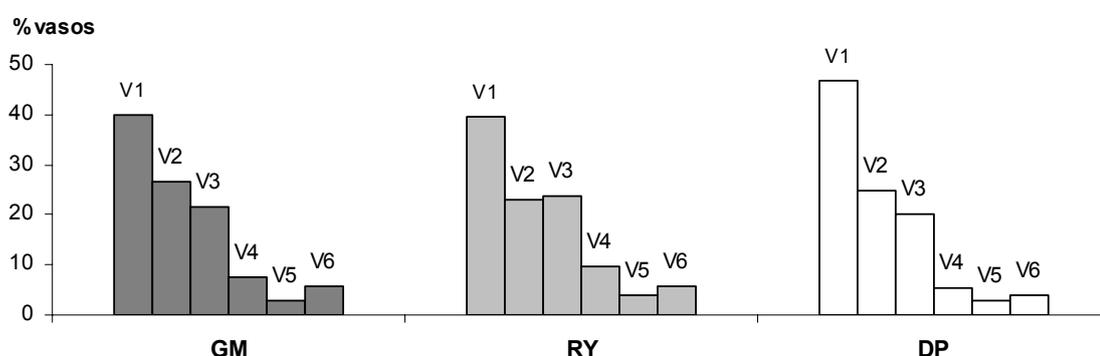


FIGURA 16 - Porcentagem de vasos por categoria de agrupamento, de *Sebastiania commersoniana*, em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR: GM - Gleissolo Melânico; RY - Neossolo Flúvico; DP - Depósito Psamítico. V1: vasos solitários; V2: vasos geminados; V3...V6: vasos múltiplos, de três a seis.

A presença de vasos múltiplos representa um fator de segurança do sistema de condução, uma vez que possibilita maior quantidade de vias alternativas à passagem da água, nos casos em que alguns vasos sejam perdidos por cavitação (ZIMMERMANN, 1983; BAAS *et al.*, 1983). Por isso, esta é uma característica bastante freqüente em espécies sujeitas ao déficit hídrico, especialmente naquelas em que não há, ao redor dos vasos, elementos traqueais imperfurados que sejam condutores, tais como traqueídes (CARLQUIST, 2001).

Porém, de acordo com BAAS *et al.* (1983), este efeito positivo irá depender da ocorrência e da distribuição de terminações de vasos capazes de promover isolamento de bolhas, com apêndices ou extensões imperfuradas acima das placas de perfuração. Nos casos em que isso não ocorre, pode-se esperar que vasos múltiplos sejam menos seguros devido à possibilidade de expansão das bolhas de um vaso para outro em caso de cavitação.

A grande freqüência de vasos múltiplos no lenho de *S. commersoniana*, em adição a presença de células perfuradas de raio, já discutida anteriormente, certamente promove um eficiente transporte de água e solutos no sentido radial. É difícil prever, no entanto, suas conseqüências em termos de segurança contra a cavitação, especialmente por não haver trabalhos que abordem possíveis interferências das células perfuradas de raio neste processo.

As implicações funcionais e ecológicas dos vasos múltiplos, em *S. commersoniana*, poderiam ser melhor compreendidas comparando-a com espécies do mesmo gênero, ou mesmo de outros táxons, com preferências ecológicas diversas. Porém não há dados suficientes para que isto seja feito. Em *S. brasiliensis*, de acordo com MENNEGA (2005), os vasos solitários constituem apenas 25% do total, valor consideravelmente menor do que os de *S. commersoniana*. Porém, como já mencionado, não se conhece suficientemente o material analisado por esse autor para que se faça uma discussão mais aprofundada da diferença entre as duas espécies.

4.3.3 Porcentagem de área transversal ocupada por vasos

A área transversal de xilema ocupada por vasos em *S. commersoniana* variou de 6 a 12%, sendo os maiores valores referentes ao Neossolo Flúvico, que diferiu estatisticamente do Depósito Psamítico. Gleissolo Melânico, por sua vez, apresentou condição intermediária, não diferindo estatisticamente para essa característica de nenhuma das demais áreas (TABELA 7).

TABELA 07 - Valores percentuais de área do xilema ocupada por vasos de *Sebastiania commersoniana*, em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.

	Mínimo	Média \pm s	Máximo	CV
GM	5,52	8,05 \pm 2,2 ab	8,05	27,67
RY	8,80	9,77 \pm 1,2 a	12,20	12,65
DP	5,64	7,34 \pm 1,6 b	10,25	21,52

GM - Gleissolo Melânico; RY - Neossolo Flúvico; DP - Depósito Psamítico; s - desvio padrão; CV - coeficiente de variação; médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan, à probabilidade de 0,05.

Com base na área transversal dos vasos separados por categoria, foi estimada a porcentagem que cada uma delas representa na área do xilema ocupada por vasos. É importante lembrar, porém, que esses valores referem-se apenas à área do lume dos vasos, excluindo-se a espessura das paredes dos mesmos. Nota-se que os vasos solitários são responsáveis por cerca de 50% da área, os duplos 25%, e os múltiplos de três 20%, totalizando em torno de 95% da área ocupada por vasos (FIGURA 17).

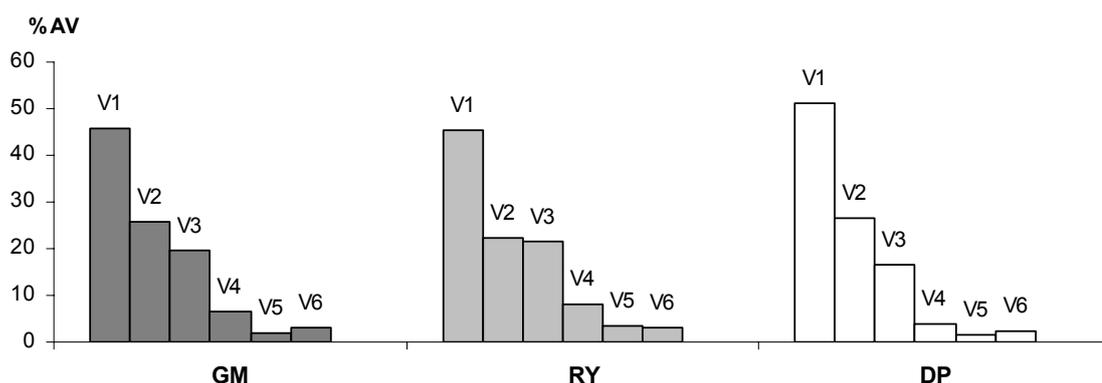


FIGURA 17 - Porcentagem de área do xilema ocupada por vasos para diferentes categorias de agrupamento em *Sebastiania commersoniana*, em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguçu-PR: GM - Gleissolo Melânico; RY - Neossolo Flúvico; DP - Depósito Psamítico. V1: vasos solitários; V2: vasos geminados; V3...V6: vasos múltiplos, de três a seis.

CARLQUIST (1975) fornece dados de área transversal para diversas categorias de dicotiledôneas. De acordo com seus resultados, arbustos de deserto têm em média 18% da área transversal do xilema ocupada por vasos e espécies de sítios méxicos em torno de 25%. O autor não fornece, no entanto, dados para espécies higrófilas ou hidrófilas.

KUNIYOSHI (1993) relaciona valores de 6 a 9 % em *Tabebuia cassinoides*, espécie ocorrente no Paraná, típica de solos hidromórficos, tal como *Calophyllum brasiliense*, cujos valores variam de 8 a 15%. Para *C. urucurana*, em solo saturado, os valores também giram em torno de 10% considerando os resultados de LUCHI (2004). Os valores relativamente baixos de área de vaso em *S. commersoniana*, quando comparados aos dados fornecidos por CARLQUIST (1975) para espécies xerófilas e mesófilas, podem, portanto, serem típicos de espécies higrófilas e hidrófilas, que, apesar de possuírem diâmetros de vaso relativamente grandes, têm normalmente baixa frequência dos mesmos.

Deve-se destacar, no entanto, que de acordo com ZIMMERMANN (1983), a área de vasos isoladamente não representa muito em termos funcionais, uma vez

que, para uma mesma porcentagem de área ocupada por vasos, a capacidade de condução do xilema pode variar muito, em função do diâmetro desses elementos.

4.3.4 Diâmetro de vasos

O diâmetro médio dos vasos, quando considerado independente das categorias de agrupamento, não diferiu estatisticamente entre as três áreas amostradas. Os vasos solitários em *S. commersoniana* têm, em média, os maiores diâmetros e áreas transversais, sendo estas medidas gradativamente menores quando se consideram as demais categorias (FIGURA 18). Como os diâmetros e respectivas áreas são correlacionados, os resultados para ambas as variáveis representam basicamente as mesmas tendências, sendo discutidos mais detalhadamente apenas os resultados obtidos a partir do diâmetro médio de vaso (média entre o eixo maior e o eixo menor).

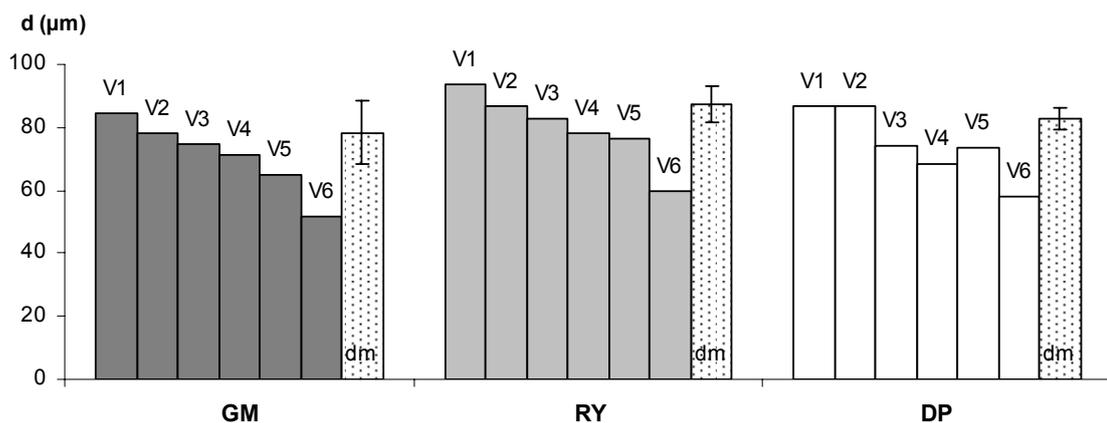


FIGURA 18 - Diâmetros de vasos de diferentes categorias de agrupamento em *Sebastiania commersoniana*, em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR: GM - Gleissolo Melânico; RY - Neossolo Flúvico; DP - Depósito Psamítico. V1: vasos solitários; V2: vasos geminados; V3...V6: vasos múltiplos, de três a seis, dm: diâmetro médio geral.

Com os dados separados por categoria observa-se que o diâmetro dos vasos solitários (V1) é maior em Neossolo Flúvico quando comparado ao Gleissolo Melânico, sendo intermediário no Depósito Psamítico. Considerando a área média dos vasos solitários, tanto o Depósito Psamítico quanto o Gleissolo Melânico diferem estatisticamente do Neossolo Flúvico, que possui a maior média também para esta variável. O diâmetro de vasos geminados (V2), por outro lado, não diferiu estatisticamente entre as três áreas amostradas, embora a maior dispersão dos valores na amostra do Gleissolo Melânico possa ter ocultado possíveis diferenças.

Para o diâmetro de vasos múltiplos de três (V3), não foi possível aplicar o teste de comparação de médias, devido a não homogeneidade das variâncias, provavelmente em função da pequena quantidade de dados obtidos para esta variável, e da grande dispersão nos diâmetros dos vasos que compõe os agrupamentos. É possível observar, porém, que existe uma tendência semelhante em V3 àquela que ocorre com os vasos solitários (TABELA 8).

TABELA 08 - Diâmetros do lume de vasos (μm) em *Sebastiania commersoniana*, em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.

	Vasos solitários (V1)				Vasos geminados (V2)				Vasos múltiplos de três (V3)			
	min.	média \pm s	máx.	CV	min.	médias	máx.	CV	min.	média \pm s	máx.	CV
GM	54	84 \pm 9 b	112	10	38	78 \pm 11 ns	105	15	41	75 \pm 10	110	13
RY	65	94 \pm 5 a	114	05	44	87 \pm 06 ns	111	07	47	83 \pm 07	114	08
DP	54	87 \pm 4 ab	117	05	44	87 \pm 06 ns	111	07	37	74 \pm 02	110	03

GM - Gleissolo Melânico; RY - Neossolo Flúvico; DP - Depósito Psamítico; s - desvio padrão; CV - coeficiente de variação; médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan, à probabilidade de 0,05.

Considerando as curvas médias de freqüências de vasos por classe de diâmetro, é possível visualizar melhor as diferenças entre as áreas amostradas para esta variável (FIGURA 19). As curvas de freqüência - por classe de diâmetro - dos vasos solitários (V1), têm tendência semelhante no Gleissolo Melânico e no Depósito Psamítico, ambas à esquerda da curva do Neossolo Flúvico. Nesta unidade de solo ocorre, portanto, maior quantidade de vasos de grande diâmetro, e menor freqüência de vasos com pequeno diâmetro, quando comparada às demais áreas.

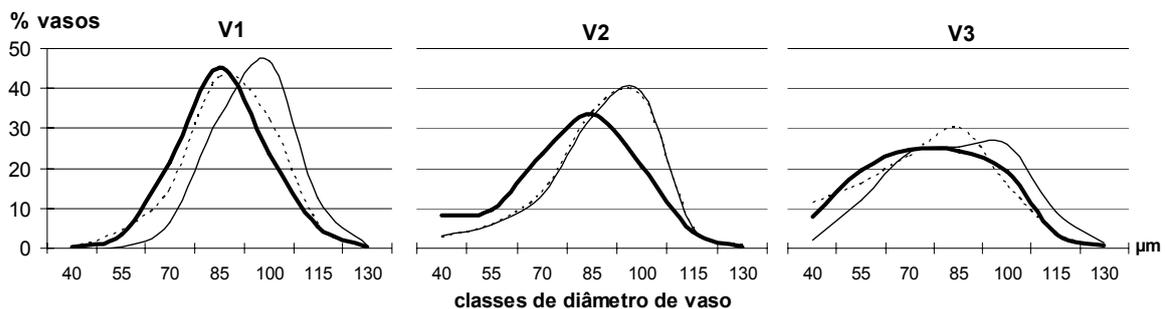


FIGURA 19 - Curvas de freqüências de diferentes classes de diâmetro de vasos em *Sebastiania commersoniana*, em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR: GM - Gleissolo Melânico; RY - Neossolo Flúvico; DP - Depósito Psamítico. V1: vasos solitários; V2: vasos geminados; V3 vasos múltiplos de três. — GM; - - RY; . . DP.

Para os vasos geminados (V2), no Depósito Psamítico e no Neossolo Flúvico as curvas são idênticas, enquanto no Gleissolo Melânico ocorre menor freqüência de vasos entre 85 e 115 μm e maior percentual de vasos abaixo de 85 μm de diâmetro.

Os dados dos vasos múltiplos de três (V3) fogem muito da distribuição normal, tornando difícil a comparação. Porém, tal como observado anteriormente, parece haver uma tendência semelhante ao que ocorre com os vasos solitários, apesar das diferenças no padrão de distribuições dos dados nas duas categorias.

As variações no diâmetro de vasos são de grande interesse em estudos de anatomia ecológica, pois esta característica é relativamente independente do comprimento das iniciais cambiais, uma vez que os vasos podem sofrer maior expansão depois da derivação das iniciais, diferente do que ocorre com o comprimento dos elementos axiais (CARLQUIST, 1975). Além disso, tais variações têm implicações no transporte da água e solutos. Vasos de maior diâmetro têm maior capacidade de condução, sendo, porém, mais vulneráveis à cavitação. (ZIMMERMANN, 1983; MAUSETH & STEVENSON, 2004; SPERRY, 2003).

No caso de *S. commersoniana*, considerando em conjunto a porcentagem de área ocupada por vasos, e os diâmetros destes nas várias categorias, conclui-se que no Neossolo Flúvico a espécie provavelmente desenvolve um sistema com maior capacidade de condução, quando comparada às demais áreas de coleta. Apesar das diferenças entre as médias serem relativamente pequenas ($< 10 \mu\text{m}$), suas conseqüências em termos funcionais devem ser muito relevantes, pois a condutância é proporcional à quarta potência do raio dos vasos (ZIMMERMANN, 1983)

Nas árvores em Gleissolo Melânico, por outro lado, deve haver maior resistência ao fluxo, devido aos menores diâmetros, especialmente quando comparado ao Neossolo Flúvico. No Depósito Psamítico, por sua vez, parece ocorrer uma situação intermediária, tendo os vasos simples (V1) distribuição semelhante ao Gleissolo Melânico, e vasos geminados (V2) com mesma tendência do Neossolo Flúvico.

A maior capacidade de condução dos vasos com maior diâmetro tem, no entanto, um preço em termos funcionais. Sistemas condutores com maior frequência de vasos largos - tal como ocorre em Neossolo Flúvico - embora menos resistentes ao fluxo hídrico, são mais susceptíveis à cavitação, quando comparados aos sistemas com maior percentual de vasos de pequeno diâmetro (MAUSETH & STEVENSON, 2004), como ocorre no Gleissolo Melânico e no Depósito Psamítico. STEVENSON & MAUSETH (2004) analisaram os efeitos da deficiência hídrica sobre a anatomia do xilema de Cactáceas, constatando que as plantas respondem ao déficit aumentando

a frequência de vasos de menor diâmetro, e diminuindo a quantidade de vasos de grande diâmetro.

As variações no diâmetro de vasos em resposta à disponibilidade hídrica e suas implicações são amplamente discutidas nos trabalhos de anatomia ecológica da madeira, normalmente a partir da análise comparativa entre plantas em condições xerofíticas e métricas. Porém, as respostas anatômicas do xilema às condições de hidromorfia são raramente discutidas na literatura.

KOLB *et al.* (1998) observaram redução no diâmetro dos vasos em raízes principais e secundárias de plantas jovens de *S. commersoniana* submetidas ao alagamento por 60 dias, quando comparadas às plantas crescendo em substrato mantido sob capacidade de campo. A mesma tendência ocorreu na base de caules de *Chorisia speciosa*, submetidas ao alagamento por 45 dias (BIANCHINI *et al.*, 2000). Nesses trabalhos os autores sugerem que o menor diâmetro dos vasos poderia proporcionar maior segurança contra a cavitação, considerando que sob inundação a absorção de água do solo pela planta é reduzida, devido à anoxia, podendo levar a estresse hídrico. Segundo SCHWEINGRUBER (1996), em espécies arbóreas crescendo em locais sujeitos à inundação pode ocorrer diminuição tanto no diâmetro, quanto na frequência dos vasos nos períodos mais longos de saturação hídrica.

Diferente do que se ocorre em *S. commersoniana*, LUCHI (2004) observou que o diâmetro de vaso em *C. urucurana* não diferiu entre as amostras provenientes de solo úmido e inundado, sendo ambos maiores do que o diâmetro de vaso das árvores crescendo em solo com menor disponibilidade hídrica. Houve também, em *C. urucurana*, diminuição na frequência de vasos no solo inundado, quando comparado ao solo úmido, o que não se observou em *S. commersoniana*. Isto indica que ocorrem respostas diferenciadas das duas espécies à condição de saturação hídrica.

Apesar de frequentemente ocorrer congruência no comportamento ecofisiológico e funcional de espécies com preferências ecológicas semelhantes (ACKERLY *et al.*, 2000), os vegetais exibem enorme diversidade nesses aspectos. As variações podem ocorrer mesmo entre espécies crescendo em condições muito parecidas, dada a grande diversidade de estratégias adaptativas desenvolvidas ao longo da evolução. As respostas anatômicas do xilema às condições ecológicas

podem, portanto, variar consideravelmente mesmo entre espécies que ocupam ambientes similares (CARLQUIST, 2001).

4.3.5 Comprimento de elementos de vaso

As médias de comprimento de elementos de vaso foram maiores em Neossolo Flúvico e no Depósito Psamítico, não diferindo estatisticamente entre si, mas ambas diferindo da média do Gleissolo Melânico, tanto para o comprimento total do elemento de vaso, quanto para o comprimento entre as duas placas de perfuração (TABELA 9). As médias de comprimento de apêndice não foram submetidas aos testes estatísticos, devido à pequena quantidade de medições e a grande variação no número destas entre as árvores.

TABELA 09 - Comprimento de elementos de vasos (μm) em *Sebastiania commersoniana*, em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.

	Comprimento total				Comp. entre placas de perf.				Comprimento de apêndices			
	Min	Média \pm s	Máx	CV	Min	Média \pm s	Máx	CV	Min	Média \pm s	Máx	CV
GM	406	544 \pm 88 b	651	16	366	477 \pm 64 b	557	14	50	70 \pm 17	98	24
RY	553	634 \pm 54 a	704	09	508	571 \pm 37 a	607	06	54	76 \pm 13	93	17
DP	550	629 \pm 39 a	662	06	493	562 \pm 38 a	614	07	54	75 \pm 13	91	17

GM - Gleissolo Melânico; RY - Neossolo Flúvico; DP - Depósito Psamítico; s - desvio padrão; CV - coeficiente de variação; médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan, à probabilidade de 0,05.

De acordo com CARLQUIST (2001), elementos de vaso mais curtos podem isolar melhor bolhas de ar em caso de cavitação, tendo, portanto, valor adaptativo em situações de aridez. Elementos de vaso mais longos, por outro lado, são correlacionados com sítios méxicos (CARLQUIST, 2001) e com espécies higrófilas (BAAS *et al.*, 1983).

O comprimento do elemento de vaso é ditado pelo comprimento da célula inicial cambial da qual ele provém. Embora possa ocorrer crescimento intrusivo durante a maturação das células derivativas, este processo não é significativo no caso dos elementos de vaso. Por isso, o comprimento do elemento de vaso é, em muitos casos, um bom indicativo do comprimento das iniciais cambiais (CARLQUIST, 2001).

É provável que o menor comprimento dos vasos em Gleissolo Melânico esteja refletindo a influência dos fatores ambientais sobre o desenvolvimento das iniciais cambiais. Os mesmos fatores podem, portanto, estar sendo expressos em outras características da madeira, tais como a altura dos raios e o comprimento das fibras.

4.3.6 Índice de mesomorfia

Os valores de mesomorfia foram, em média, menores no Gleissolo Melânico, quando comparados aos do Neossolo Flúvico e do Depósito Psamítico, que não diferiram estatisticamente entre si (TABELA 10).

TABELA 10 - Valores de mesomorfia para *Sebastiania commersoniana*, em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR.

	Mínimo	Média \pm s	Máximo	CV
GM	1527	2587 \pm 812 b	4026	31
RY	2843	3326 \pm 397 a	3791	12
DP	2787	3782 \pm 630 a	4384	17

GM - Gleissolo Melânico; RY - Neossolo Flúvico; DP - Depósito Psamítico; s - desvio padrão; CV - coeficiente de variação (%); médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan, à probabilidade de 0,05.

O índice de mesomorfia conjuga os valores de diâmetro e freqüência de vasos com o comprimento dos elementos de vaso, já que as três características têm implicações funcionais na eficiência de condução e segurança do xilema (CARLQUIST, 2001). Em espécies xerófilas este índice tende a ser baixo, uma vez que estas geralmente têm vasos muito abundantes, com elementos curtos e de pequeno diâmetro, com menor condutância, porém mais seguros. Em ambientes méxicos a tendência é oposta (CARLQUIST, 1975).

Portanto, os valores de mesomorfia são normalmente maiores para espécies mesófilas, como o próprio nome do índice sugere. Infelizmente, são poucos os trabalhos de anatomia ecológica com espécies higrófilas e hidrófilas, impedindo que se trace uma tendência para o índice de mesomorfia.

Nota-se que as árvores de *S. commersoniana* crescendo em condições de maior hidromorfia (Gleissolo Melânico) possuem os menores valores de mesomorfia, ou seja, desenvolvem um xilema com maior resistência ao fluxo hídrico e maior segurança contra a cavitação. Tais características seriam esperadas para as árvores crescendo num meio com menor disponibilidade hídrica, com no caso do Depósito Psamítico, embora se deva deixar claro que este não chega a ser um ambiente xérico.

Os menores valores de mesomorfia em Gleissolo Melânico são devidos à menor dimensão dos elementos de vaso, que, por sua vez, devem estar refletindo a influencia de fatores ambientais sobre os processos de divisão, crescimento e diferenciação celular. Estes processos dependem do equilíbrio hormonal, nutricional

e, especialmente, do suprimento adequado e contínuo de água (KRAMER, 1962, 1964).

A primeira e mais significativa resposta ao déficit hídrico é a diminuição da turgescência celular, e a conseqüente diminuição do processo de crescimento (LARCHER, 2000). Segundo KRAMER & KOSLOWSKI (1960), a deficiência hídrica reduz mais o crescimento das células do que a sua divisão ou diferenciação e, portanto, a absorção permanente de água é essencial à contínua expansão da célula, uma vez que o crescimento pode ser interrompido mesmo quando as células estejam apenas ligeiramente plasmolisadas.

O déficit hídrico inibe diversos aspectos do crescimento cambial, incluindo a divisão das iniciais fusiformes e das células-mãe do xilema e floema, tanto quanto o aumento e diferenciação das derivadas cambiais (KOZLOWSKI & PALLARDY, 1997). Além disso, a disponibilidade hídrica, tal como outros fatores externos (luz, temperatura, oxigênio), exercem também influência indireta sobre a atividade cambial, a partir de seus efeitos no equilíbrio bioquímico da planta, e especialmente na produção de auxina (WAREING, 1964).

É possível que as árvores de *S. commersoniana* em Gleissolo Melânico, durante os períodos de maior saturação hídrica, sofram uma diminuição no processo de absorção de água, em resposta à hipoxia ou anoxia, e que isto afete o processo de crescimento das células do xilema, resultando em elementos de vaso mais curtos e estreitos. O mesmo fator (disponibilidade hídrica) pode estar influenciando o diâmetro dos vasos no Depósito Psamítico, porém com natureza oposta, ou seja, a partir da menor quantidade de água no substrato. Nesta última área, os valores mais baixos de frequência, e mais altos de comprimento de vasos, compensaram o menor diâmetro destes, resultando em valores maiores do índice de mesomorfia, em comparação ao Gleissolo Melânico.

Deve-se destacar que, tanto o Depósito Psamítico pode sofrer eventuais períodos de saturação hídrica, quanto o Gleissolo Melânico passar por períodos mais secos, especialmente em seu horizonte superficial, onde se estabelece provavelmente a maior parte do sistema radicial das árvores. Em Neossolo Flúvico, por sua vez, ocorre provavelmente uma situação intermediária, pela sua posição na paisagem e características pedológicas. Por isso, a alternância de períodos com diferentes graus de disponibilidade hídrica em cada uma das áreas dificulta a interpretação das variações na anatomia, observadas em *S. commersoniana*.

Além do regime hídrico, diversos outros fatores interagem na formação do xilema, tais como a disponibilidade de luz, a temperatura atmosférica e do solo, e fatores intrínsecos, relacionados ao estado hormonal e/ou nutricional das árvores (KOZLOWSKI & PALLARDY, 1997).

S. commersoniana pode sofrer senescência e abscisão foliar, em períodos prolongados de inundação. Existem evidências de que isto ocorra em função de alterações no equilíbrio bioquímico, levando à queda dos níveis de citocinina e ao aumento nos níveis de etileno e ácido abscísico na folhagem (PIMENTA *et al.*, 1998). Tais processos podem também, em certa medida, estar interferindo na atividade cambial e, conseqüentemente, nas dimensões de suas derivativas.

Outro aspecto que não deve ser ignorado é a possibilidade de ocorrerem diferenças genéticas significativas entre as árvores das diferentes áreas amostradas, especialmente entre Guajuvira e Engenheiro Bley. De acordo com CALLAHAM (1962), mesmo entre indivíduos de uma mesma espécie, ocorrem diferenças genéticas quanto à exigência dos vários fatores ambientais que afetam o seu crescimento e desenvolvimento.

4.3.7 Fibras

Houve diferença quanto ao comprimento das fibras, com maiores valores em Neossolo Flúvico, seguidos pelo Depósito Psamítico, e menores valores, tal como o no comprimento dos elementos de vaso, em Gleissolo Melânico. A largura total das fibras é maior em Neossolo Flúvico e no Depósito Psamítico, quando comparados com o Gleissolo Melânico, porém não ocorre diferença na largura do lume entre as três áreas. A espessura da parede desses elementos, por sua vez, é maior no Depósito Psamítico do que em Gleissolo Melânico, enquanto em Neossolo Flúvico essa característica não difere em relação às demais unidades (TABELA 11).

TABELA 11 - Dimensões de fibras (μm) em *Sebastiania commersoniana*, em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguçu-PR.

	Comprimento				Largura total				Espessura da parede			
	Min	Média \pm s	Máx	CV	Min	Média \pm s	Máx	CV	Min	Média \pm s	Máx	CV
GM	965	1104 \pm 119 b	1272	11	18	23 \pm 2,8 b	26	12	2,0	2,5 \pm 0,4 b	3,1	16
RY	1223	1337 \pm 98 a	1519	07	22	28 \pm 4,1 a	35	14	2,4	2,6 \pm 0,2 ab	3,0	09
DP	1158	1225 \pm 51 c	1309	04	24	27 \pm 2,6 a	31	10	2,6	3,0 \pm 0,4 a	3,7	13

GM - Gleissolo Melânico; RY - Neossolo Flúvico; DP - Depósito Psamítico; s - desvio padrão; CV - coeficiente de variação; médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan, à probabilidade de 0,05.

De acordo com LUCHI (2004), em *Croton urucurana* os maiores valores de espessura de parede das fibras ocorrem nas árvores em solo com menor disponibilidade hídrica, quando comparado aos solos úmido e sujeito ao alagamento, tal como observado para *S. commersoniana*. Quanto ao comprimento e à largura das fibras, no entanto, as espécies têm diferentes tendências. LUCHI (2004) observou a ocorrência de fibras mais longas em solo sujeito à inundação e maior largura das mesmas nas condições de solo úmido e inundado, quando comparados a solo sujeito ao déficit hídrico.

As variações nas características das fibras de *S. commersoniana* certamente têm implicações funcionais, especialmente quanto à resistência mecânica do caule. Fibras mais longas normalmente propiciam maior resistência, porém esta característica não deve ser considerada isoladamente, uma vez que a largura das fibras e a espessura das paredes também influem em sua resistência (CARLQUIST, 2001).

Parece haver uma correlação positiva entre comprimento de fibras e o comprimento dos vasos em *S. commersoniana*. Embora o valor de R^2 seja alto apenas no Depósito Psamítico (FIGURA 20 A), observando em conjunto os dados das três áreas de coleta, após eliminar apenas dois pontos discrepantes (marcados no gráfico por triângulos), essa tendência torna-se mais nítida (FIGURA 20 B). De acordo com GIRAUD (1980) *apud* CARLQUIST (2001), em determinadas espécies, tanto o comprimento, quanto a largura das fibras podem estar relacionados com o comprimento dos elementos de vaso.

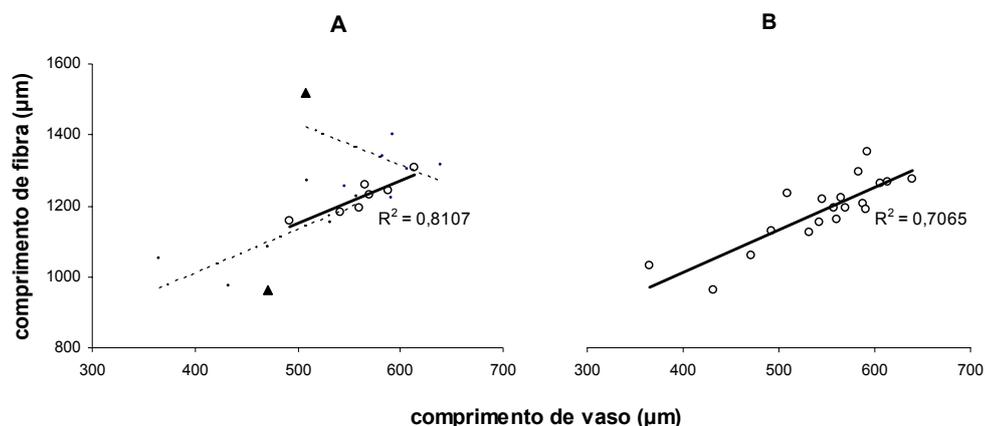


FIGURA 20 - Correlação entre o comprimento de elementos de vaso e de fibras em *Sebastiania commersoniana*, em áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçú-PR. A linha contínua e os círculos em "A" representam a tendência no Depósito psamítico ($R^2 = 0,8107$) e as linhas tracejadas as demais áreas. Em "B" observa-se a tendência considerando todas as árvores amostradas exceto duas, com valores discrepantes, marcadas por triângulos em "A".

Também parece haver correlação positiva entre o comprimento das fibras e a área média de vasos solitários e geminados, em Neossolo Flúvico (FIGURA 21 A,B), e da largura das fibras com a área de vasos solitários, no Gleissolo Melânico (FIGURA 21 C).

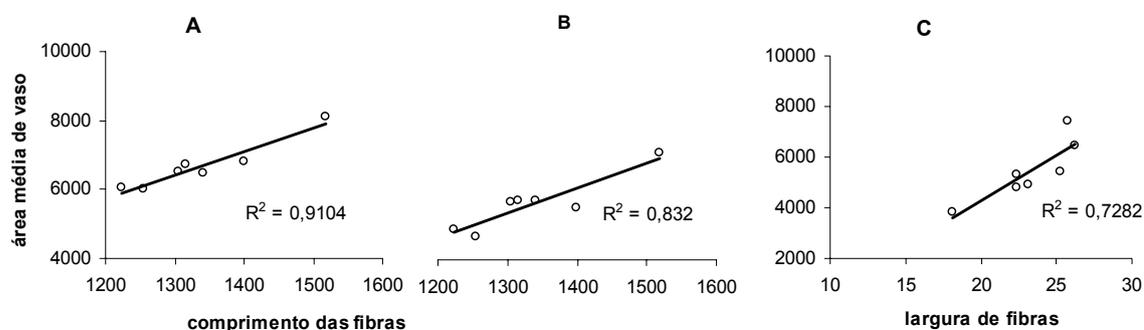


FIGURA 21 - Correlação do comprimento e da largura de fibras com a área média de vasos em *Sebastiania commersoniana*, em áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguazu-PR. Em "A" observa-se a correlação do comprimento das fibras com a área média de vasos solitários e, em "B", com a área média de vasos geminados, ambas em Neossolo flúvico; "C" representa a correlação entre largura de fibras e área média dos vasos solitários, em Gleissolo melânico.

As correlações observadas sugerem que fatores ambientais comuns podem estar atuando sobre as diversas variáveis anatômicas, a partir da influência no processo de crescimento das iniciais cambiais. Por outro lado, as correlações podem, em parte, refletir padrões intrínsecos da estrutura do xilema.

4.3.8 Raios

A frequência média de raios/mm variou de 18 a 23, não havendo diferença significativa entre as áreas amostradas para esta variável e para largura dos raios. Houve, no entanto, diferença entre as áreas quanto à altura média de raios, que foi maior em Neossolo Flúvico, quando comparado às demais áreas (TABELA 12).

TABELA 12 - Dimensões de raios do xilema em *Sebastiania commersoniana*, em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguazu-PR.

	Altura (μm)				Altura (n ^o células)				Largura (μm)			
	Min	Média \pm s	Máx	CV	Min	Média \pm s	Máx	CV	Min	Média \pm s	Máx	CV
GM	608	727 \pm 70 b	807	10	12	14 \pm 2,3 b	18	16	18	21 \pm 1,8 a	23	09
RY	797	963 \pm 125 a	1073	13	14	17 \pm 1,5 a	19	09	19	22 \pm 1,4 a	24	07
DP	599	725 \pm 95 b	878	13	11	14 \pm 2,1 b	17	15	19	23 \pm 1,9 a	24	09

GM - Gleissolo Melânico; RY - Neossolo Flúvico; DP - Depósito Psamítico; s - desvio padrão; CV - coeficiente de variação (%); médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan, à probabilidade de 0,05.

YÁÑEZ-ESPINOSA & TERRAZAS (2001) observaram aumento na altura e na largura de raios do xilema, em árvores de *Annona glabra*, sob regime permanente de inundação, em comparação com árvores crescendo em áreas periodicamente inundáveis. KUNIYOSHI (1983) constatou variações na largura dos raios entre árvores de *Tabebuia cassinoides* crescendo em Organossolos com características pedológicas distintas. LUCHI (2004) observou, em *Croton urucurana*, maior porcentagem de raios nas árvores crescendo em solo inundado.

De acordo com CARLQUIST (2001), os raios devem ser discutidos com cuidado em trabalhos comparativos devido à complexidade de processos envolvidos em sua ontogenia, e à significativa influência que alguns fatores, como idade da planta, por exemplo, podem exercer sobre suas características.

Porém, as diferenças observadas na altura dos raios em *S. commersoniana* não devem ser subestimadas, uma vez que pode trazer importantes implicações funcionais, considerando a relevância dos raios na estocagem de substâncias, na interação do xilema com o floema, e no transporte radial de água e solutos. A maior altura dos raios em Neossolo Flúvico, em comparação com as demais áreas, deve resultar em um incremento nos contatos entre os sistemas radial e axial do xilema, aumentando a eficiência do transporte de água e solutos e a capacidade de estoque de assimilados, tais como o amido.

De acordo com ZIEGLER (1964), nas células eretas das margens de raios heterogêneos, com relativamente pequeno conteúdo de reserva e numerosas pontoações raio-vasculares, pode ocorrer considerável transporte de água e minerais. Isto pode ocorrer mesmo em células mortas. Além disso, os raios são as vias centrípetas de translocação de assimilados do floema para as partes internas do xilema e, provavelmente, também do transporte centrífugo de materiais orgânicos.

4.3.9 Considerações gerais sobre a anatomia

Analisando em conjunto os resultados obtidos (FIGURA 22), observa-se que, de modo geral, nas árvores do Gleissolo Melânico ocorre a formação de células com menores dimensões, em comparação às demais áreas amostradas. Esta tendência é nítida especialmente no diâmetro e no comprimento de vasos, e na espessura da parede e largura das fibras. Provavelmente, isto se deva à superficialidade do lençol freático, levando à diminuição da absorção de água pelas raízes, sob o efeito de

hipoxia e/ou anoxia, nos períodos mais prolongados de inundação. É provável que a textura mais argilosa do solo intensifique essa tendência. Como resultado, nas árvores desta unidade pedológica, o xilema deve ter menor capacidade de condução, considerando o menor diâmetro e comprimento dos elementos de vaso. Tais características, por outro lado, tornam o xilema mais seguro contra a cavitação.

Nas árvores de Neossolo Flúvico a tendência é oposta, provavelmente em decorrência de uma condição mais favorável ao crescimento, especialmente quanto ao regime hídrico do solo. Esta unidade pedológica é menos susceptível a períodos longos de saturação e déficit hídrico, quando comparada às demais áreas de coleta. Considerando as dimensões dos elementos de vaso, esta unidade propicia, teoricamente, o desenvolvimento de um xilema com maior capacidade condutiva, porém mais susceptível à cavitação.

No Depósito Psamítico, de forma geral, ocorre uma tendência intermediária (FIGURA 23). O menor diâmetro dos vasos solitários, quando comparados aos do Neossolo Flúvico, indica um comportamento semelhante ao que ocorre no Gleissolo Melânico, provavelmente em função da melhor drenagem do substrato, levando à uma condição de menor disponibilidade hídrica. Algumas características das árvores nesta condição deveriam ser investigadas com mais detalhe, tais como a menor frequência de vasos, o maior espessamento das fibras, e a aparente maior frequência de máculas.

Observando mais detalhadamente os dados, percebe-se que ocorrem também diferenças entre as árvores de uma mesma área de coleta, certamente devidas não apenas à variação genética e à idade dos indivíduos, mas também à influência da competição e da formação de microsítios diferenciados. Destaca-se que a maior variação ocorre em Gleissolo Melânico (>CV na maioria das variáveis). É justamente nesta área que as cheias são mais recorrentes e que, portanto, as árvores estão mais susceptíveis às variações no regime hídrico e aos processos de deposição de sedimentos (FIGURA 4 B), resultando em maior amplitude nas respostas anatômicas. Em Neossolo Flúvico, por sua vez, ocorre a menor variação entre as árvores (<CV), indicando condições de crescimento mais homogêneas.

Avaliando em conjunto os resultados obtidos, nota-se que a espécie possui considerável variação fenotípica, evidente principalmente pelas diferenças observadas entre as árvores do Neossolo Flúvico e do Gleissolo Melânico, unidades

pedológicas muito próximas entre si, tratando-se, provavelmente, de uma mesma população.

A plasticidade fenotípica pode ser definida como “a expressão de diferentes fenótipos pelo mesmo genótipo, em resposta a variações ambientais”, alterando as funções e o desempenho das espécies em contextos ecológicos diversos (ACKERLY, 2000). Em ambientes muito seletivos, em que poucas espécies se estabelecem, a diminuição da competição interespecífica e o conseqüente aumento da competição intraespecífica ampliam o nicho das espécies. Isto ocorre justamente a partir do desenvolvimento de uma maior plasticidade fenotípica que, por sua vez, propicia maior flexibilidade fisiológica para responder às variações ambientais (GILLER, 1984). Este parece ser o caso de *S. commersoniana*, considerando os resultados aqui descritos e a amplitude de ocorrência da espécie.

Além das respostas quantitativas, diversas características anatômicas observadas no lenho de *S. commersoniana* devem ter valor adaptativo nos ambientes dinâmicos das planícies. Dentre elas, destacam-se: o desenvolvimento de lenho de reação; a presença de células perfuradas de raio; as respostas a injúrias, com mecanismos de compartimentação, evidentes nas máculas; e a grande quantidade de amido estocado nas células de parênquima, entre outras.

Em estudos futuros, poder-se-ia ainda investigar as variações fenotípicas de raízes e folhas de *S. commersoniana*, considerando-se a plasticidade de tais órgãos em relação às variações ambientais. Tal enfoque poderia, portanto, contribuir ainda mais para o entendimento das respostas ecofisiológicas e morfo-anatômicas da espécie.

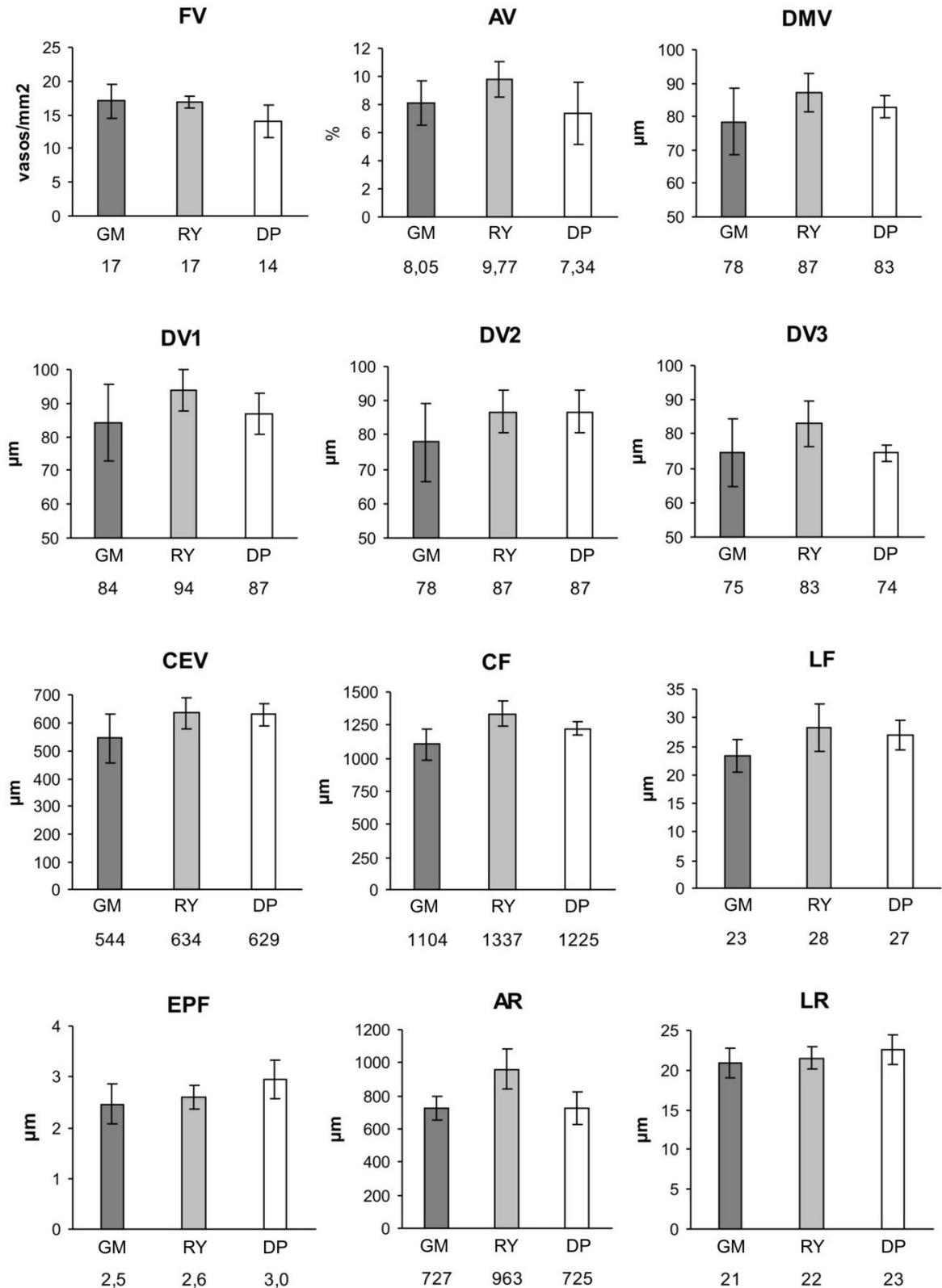


FIGURA 22 - Anatomia comparativa do lenho de *Sebastiana commersoniana*, em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguçu-PR: Gleissolo Melânico (GM); Neossolo Flúvico (RY) e Depósito Psamítico (DP). **FV**: freqüência de vasos; **AV**: área ocupada por vasos; **DMV**: diâmetro médio de vasos; **DV1**, **DV2**, **DV3**: diâmetro de vasos simples, geminados e múltiplos de três, respectivamente; **CEV**: comprimento de elementos de vaso; **CF**: comprimento de fibras; **LF**: largura de fibras; **EPF**: espessura de parede das fibras; **AR**: altura dos raios; **LR**: largura dos raios. Os valores abaixo das colunas representam as médias e as barras, no alto, o desvio padrão; médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan, à probabilidade de 0,05.

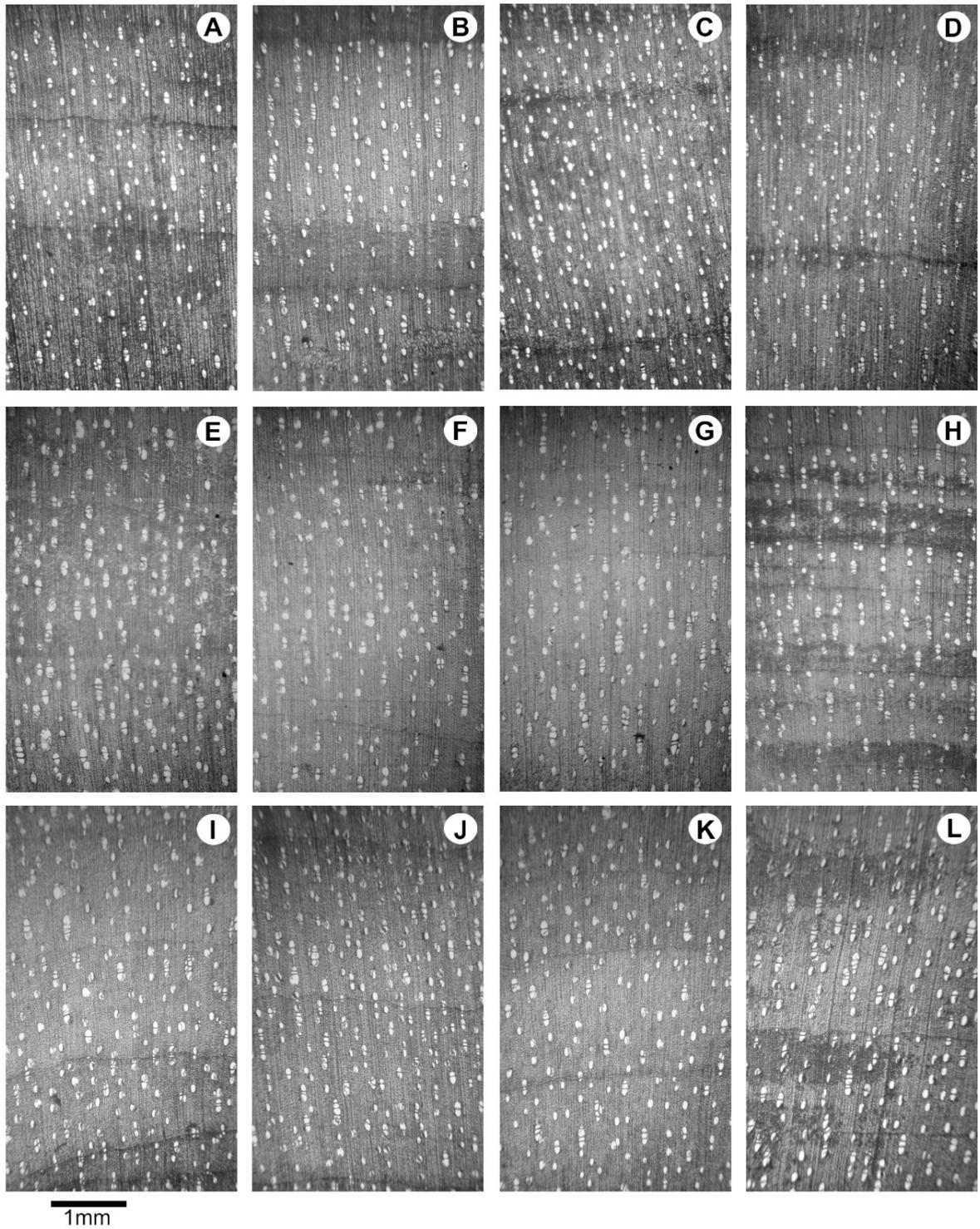


FIGURA 23 - Planos transversais do xilema secundário de *Sebastiania commersoniana* em três áreas pedologicamente distintas, na planície do rio Iguaçu-PR: Gleissolo Melânico (A-D); Neossolo Flúvico (E-H) e Depósito Psamítico (I-L).

5 CONCLUSÃO

Sebastiania commersoniana responde anatomicamente às condições dinâmicas das planícies fluviais, pois foram observadas variações entre as áreas amostradas, em quase todos os caracteres anatômicos avaliados. Em Gleissolo Melânico, a espécie tende a desenvolver células do xilema com menores dimensões, do que nas demais áreas, resultando em um sistema com menor capacidade condutiva e, teoricamente, mais seguro contra a cavitação. Em Neossolo Flúvico ocorre o contrário, e no Depósito Psamítico uma condição intermediária.

Tais variações devem estar ocorrendo em resposta às diferenças no regime hídrico dos solos, embora outros fatores devam interagir nesse processo. As menores dimensões dos elementos do xilema, em Gleissolo Melânico e no Depósito Psamítico, são devidas, provavelmente, à menor absorção de água pelas raízes, seja pelos efeitos da saturação hídrica, no primeiro caso, ou pela maior drenagem do substrato, no segundo. Em Neossolo Flúvico, as condições de crescimento são mais estáveis, permitindo maior expansão das células do xilema durante os processos de crescimento e diferenciação.

Em termos de crescimento em diâmetro, as árvores do Neossolo Flúvico tiveram menor incremento em relação às demais entre 1997 a 2007, mesmo sendo a unidade com condições pedológicas mais favoráveis ao crescimento. Provavelmente, isso se deva à maior densidade populacional, levando à maior competição entre os indivíduos, em comparação com as demais áreas amostradas. Nestas, por outro lado, a menor competição pode ter compensado possíveis efeitos negativos da instabilidade pedológica sobre o crescimento, especialmente em Gleissolo Melânico.

As variações no crescimento e na anatomia do lenho de *Sebastiania commersoniana* confirmam sua condição de espécie com grande plasticidade ecológica, capaz não apenas de se distribuir amplamente nas planícies fluviais, como também de se desenvolver plenamente em locais em que poucas espécies se estabelecem, tal como nos solos sujeitos a períodos relativamente longos de saturação hídrica. Além disso, tais evidências demonstram seu potencial como bioindicadora das condições ambientais e fazem dela uma espécie chave para o entendimento dos processos ecológicos das planícies fluviais, e, portanto, dos impactos humanos sobre estes ambientes.

6 RECOMENDAÇÕES

- O estabelecimento de plantios experimentais, em áreas degradadas da planície, permitiria a análise de alguns fatores difíceis de serem avaliados em condições de ocorrência natural da espécie, tais como os efeitos da competição sobre o crescimento e desenvolvimento das árvores.

- É provável que estudos mais detalhados do crescimento, voltados inclusive à investigação da periodicidade de formação das camadas (anéis) de crescimento, permitam o estabelecimento de cronologias regionais para *S. commersoniana*. Caso isso seja possível, a aplicabilidade desta espécie para estudos dendroecológicos é bastante ampla, desde o entendimento da dinâmica dos ambientes e das respectivas formações vegetais em que está presente, até a avaliação de impactos de atividades humanas, tais como a retificação e dragagem de canais fluviais, construção de hidrelétricas, supressão da vegetação, e mineração.

- Muitas das características anatômicas, tais como células perfuradas de raio, lenho de reação, máculas, e a presença de amido no xilema, poderiam ser estudadas com mais detalhe em trabalhos futuros, especialmente quanto aos aspectos ontogenéticos e fisiológicos do xilema secundário. Além disso, seria muito produtiva a investigação das respostas morfoanatômicas das raízes e das folhas desta espécie e a análise de amostras provenientes de outras áreas, inclusive de solos de encosta, sob condições diversas de luminosidade e disponibilidade hídrica.

- Considerando as variações na frequência e diâmetro de vasos, e nas dimensões de fibras e raios, é provável que haja diferença na densidade da madeira entre as áreas amostradas, podendo ser essa uma característica importante a ser considerada em trabalhos futuros. A utilização desta variável é interessante não apenas pela relativa facilidade de obtenção de dados, mas, especialmente, por suas implicações em termos biomecânicos e funcionais.

- A integração dos estudos de Anatomia Vegetal com outras áreas do conhecimento, como a Fitossociologia, Geomorfologia, Pedologia, Fisiologia Vegetal e Fenologia, permitiria um entendimento mais amplo das respostas ecofisiológicas das espécies arbóreas às condições das planícies fluviais. Tal abordagem possibilitaria a aplicação da Anatomia Vegetal como uma importante ferramenta de interpretação dos processos ecológicos.

REFERÊNCIAS

- ACKERLY, D. D.; DUDLEY, S. A.; SULTAN, S. E.; SCHMITT, J.; COLEMAN, J. S.; LINDER, C. R.; SANQUIST D. R.; GEBER, M. A.; EVANS, A. S.; DAWSON, T. E.; LECHOWICZ, A. M. J. The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. **Bioscience**, v.50, n.11, 2000.
- BACH, A. M. **Vapores**. Ponta Grossa: Ed. UEPG, 2006. 493p.
- BARDDAL, M. L. **Aspectos florísticos e fitossociológicos do componente arbóreo-arbustivo de uma floresta ombrófila mista aluvial - Araucária, PR**. 91 f. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná. Curitiba, 2002.
- BARDDAL, M. L. Fitossociologia do componente arbóreo de um trecho da planície do rio Iraizinho, Piraquara, Paraná, Brasil. **Revista Estudos de Biologia**, v.25, n.53, p.17-28, 2003.
- BARDDAL, M. L.; RODERJAN, C. V.; GALVÃO, F.; CURCIO, G. R. Caracterização florística e fitossociológica de um trecho sazonalmente inundável de floresta aluvial, em Araucária, PR. **Ciência Florestal**. Santa Maria, v. 14, n. 2, p. 37-50, 2004.
- BARDDAL, M. L. **A influência da saturação hídrica na distribuição de oito espécies arbóreas da Floresta Ombrófila Mista Aluvial do rio Iguaçu, Paraná, Brasil**. 115 f. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná. Curitiba, 2006.
- BARRICHELO, L.E.G.; FOELKEL, C.E.B. **Processo nítrico-acético para maceração de madeira**. In: CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO (4.: 1982: Belo Horizonte). Anais. São Paulo: Sociedade Brasileira de Silvicultura, 1983. p.732-733.
- BARROS, C.F. & CALLADO, C.H. **Madeiras da Mata Atlântica. Anatomia do Lenho de Espécies Ocorrentes nos Remanescentes Florestais do Estado do Rio de Janeiro – Brasil**. Vol 1, Rio de Janeiro, 1997
- BASS, P. Systematic, phylogenetic, and ecological wood anatomy: history and perspectives. P.23-58. In: BASS, P. **New Perspectives in Wood Anatomy**. Boston: Martinus Nijhoff/Dr. Junk Publishers, 1982. 252p.
- BAAS, P.; WERKER, E.; FAHN, A. Some ecological trends in vessel characters. **IAWA Bulletin n. s. v. 4 (2-3)**, 1983.
- BIANCHINI, E.; MEDRI, M. E.; PIMENTA, J. A.; GILONI, C. P. P.; KOLB, R. M.; CORREA, G. T. Anatomical alterations in plants of *Chorisia speciosa* A. St.- Hil. submitted to flooding. **Interciencia**, Venezuela, v. 25, n. 9, p. 436-441, 2000.
- BONNET, A. **Caracterização fitossociológica das bromeliáceas epifíticas e suas relações com os fatores geomorfológicos e pedológicos da planície do rio**

Iguaçu, Paraná, Brasil. 359 f. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná. Curitiba, 2006.

BOTOSSO, P. C. & GOMES, A. V. Radial vessels and series of perforated ray cells in Annonaceae. **IAWA Bulletin**, v. 3(1), 1982.

BRAUN, H. J. The significance of the accessory tissues of the hydrosystem for osmotic water shifting as the second principle of water ascent, with some thoughts concerning the evolution of trees. **IAWA Bulletin n. s.**, v. 5, n. 4, 1984.

BROWN, C.L. Growth and form. P125-168. In: ZIMMERMANN, M.H. & BROWN, C.L. **Trees structure and function**. New York: Springer-Verlag, 1974 a. 336p.

BROWN, C.L. Secondary growth. P67-123. In: ZIMMERMANN, M.H. & BROWN, C.L. **Trees structure and function**. New York: Springer-Verlag, 1974 b. 336p.

BURGER, L. M.; RICHTER, H. G. **Anatomia da madeira**. São Paulo, Nobel, 1991. 154p.

BURLEY J., Genetic variation in wood properties P151-169 In: BASS, P. **New Perspectives in Wood Anatomy**. Martinus Nijhoff/Dr. Junk Publishers, Boston, 1982. 252p

CALLADO, C. H.; NETO, S. J. da S.; SCARANO, F. R.; BARROS, C. E.; COSTA, C. G. Anatomical features of growth rings in flood-prone trees of the Atlantic Rain Forest in Rio de Janeiro, Brazil. **IAWA Journal**, v. 22(1). P. 29-42, 2001.

CALLAHAM, R. Z. Geographic variability in growth of forest trees. P311-325. In: KOZLOWSKI, T. T. **Tree growth**. New York: The Ronald Press Company, 1962. 561p.

CARLQUIST, S. **Ecological strategies of xylem evolution**. Berkeley, Los Angeles: University of California Press, 1975. 259 p.

CARLQUIST, S. **Comparative wood anatomy: systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood**. New York: Springer-Verlag, 2001. 446p.

CARVALHO, P. E. R. **Espécies arbóreas brasileiras**. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica; Colombo: Embrapa Florestas, 2003. v. 1 1039 p.

CECCANTINI, G. **Anatomia ecológica do lenho de espécies de cerrado e mata: *Casearia sylvestris* Sw. e *Machaerium villosum* Vog.** 117 f. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Setor de Ciências Biológicas, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1996.

CECCANTINI, G & ANGYALOSSY-AFONSO, V. Perforated ray cells in *Bathysa meridionalis* (Rubiaceae). **IAWA Journal**, v. 21(1), p. 77-82, 2000.

COSTENARO, G. A. R. **Análise de crescimento de uma população de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) L.B. Sm & R. J. Downs (Euphorbiaceae) em uma Floresta Ombrófila Mista Aluvial.** 29 f. Relatório (Iniciação Científica -

Engenharia Florestal) Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná. Curitiba, 2006.

CURCIO, G. R. **Relações entre Geologia, Geomorfologia, Pedologia e Fitossociologia nas planícies fluviais do rio Iguaçu, Paraná, Brasil**. 488 f. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná. Curitiba, 2006.

ISERNHAGEN, I. **A fitossociologia florestal no Paraná e os programas de recuperação de áreas degradadas: uma avaliação**. 219 f. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, 2001.

CURCIO, G. R.; GALVÃO, F.; BONNET, A.; BARDDAL, M. L.; DEDECEK, R. A. A floresta fluvial em dois compartimentos do rio Iguaçu, Paraná, Brasil. **Revista Floresta**, Curitiba, v. 37, n. 2, 2007.

CUTTER, E. G. **Plant anatomy: experiment and interpretation**. Reading: Addison-Wesley Publishing Company, 1971. 343p.

DU, S.; YAMAMOTO, F. An overview of biology of reaction wood formation. **Journal of Integrative Plant Biology**. v. 49(2), p. 131-143, 2007.

EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Brasília: Embrapa Produção de Informações; Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 1999. 412p.

FRITTS, H. C. **Tree rings and climate**. London: Academic Press Inc. 1976. 567p.

GILLER, P. S. **Community structure and niche**. London; New York: Chapman & Hall, 1984, 176 p.

HACKE U. & SPERRY, J.S. Functional and ecological xylem anatomy. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**. Urban & Fischer Verlag, v.4/2, p. 97-115, 2001.

HINCKLEY, T. M. & SCHULTE, P. J. Stems in de Biology of the tissue, organism, stand, and ecosystem. P.409-428. In: GARTNER, B. L. **Plant stems: physiology and functional morphology**. San Diego: Academic Press, 1995. 440p.

IAWA. International Association of Wood Anatomists. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. **IAWA Committee**, 1989. 332 p.

JOFFILY, A.; DOMINGUES, D. F.; VIEIRA, R. C. Perforated ray cells in the root and stem of Maytenus (Celastraceae) **IAWA Journal**, v. 28(3), p. 311-314, 2007.

KERSTEN, R de A. **Epifitismo vascular na bacia do alto Iguaçu, Paraná**. 218 f. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná. Curitiba, 2006.

KOLB, R.M.; MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J.A.; GILONI P.C., CORREA G.T. Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, vol. 21 n. 3, 1998.

KOZLOWSKI, T. T. Photosynthesis, climate, and tree growth. P149-163. In: KOZLOWSKI, T. T. **Tree growth**. New York: The Ronald Press Company, 1962. 561p.

KOZLOWSKI, T. T. & PALLARDY S.G. **Growth Control in Wood Plants**. Academic Press, San Diego, 1997. 640 p.

KRAMER J.P. & KOSLOWSKI T. **Fisiologia das árvores**. Fundação Calouste Gulbenkian, Lisboa, 1960, 745p.

KRAMER P. J. The role of water in tree growth. P171-182. In: KOZLOWSKI, T. T. **Tree growth**. New York: The Ronald Press Company, 1962. 561p.

KRAMER, P. J. The role of water in wood formation. P519-532. In: ZIMMERMANN M. H. **The formation of wood in forest trees**. New York: Academic Press, 1964. 562p.

KUNIYOSHI, Y.S. **Aspectos morfo-anatômicos do caule, raiz e folha de *Tabebuia cassinoides* (Lam.) DC (BIGNONIACEAE) em diferentes fases sucessionais no litoral do Paraná**. 131 f. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 1993.

LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos: Rima Artes e Textos, 2000. 531p.

LOBO, P. C. & JOLY, C. A. Tolerance to hypoxia and anoxia in neotropical tree species. P.137-156. In: SCARANO, F. R. & FRANCO, A. C. Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics. **Series Oecologia Brasiliensis**, Rio de Janeiro, v. 4, p. 137-156, 1998.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Nova Odessa: Plantarum, 1992.

LUCHI, A. E. Anatomia do lenho de *Croton urucurana* Baill. (Euphorbiaceae) de solos com diferentes níveis de umidade. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, n. 2, p. 271-280, 2004.

MAACK, R. **Geografia Física do Estado do Paraná**. Curitiba: BADEP/UFPR/IBPT., 1968. 350 p.

MARANHO, L.T. **Efeitos da poluição por petróleo na estrutura da folha e lenho de *Podocarpus lambertii* KLOTZSCH EX ENDL. (PODOCAEPACEAE)**. Curitiba, 2004. 201 f. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná.

MAUSETH, J. D. & STEVENSON J. F. Theoretical considerations of vessel diameter and conductive safety in populations of vessels. **Int. J. Plant Sci.**, Chicago, v. 165(3), p. 359-368, 2004.

MARCHIORI, J.N.C. **Anatomia das madeiras do gênero Acacia, nativas e cultivadas no Estado do Rio Grande do Sul.** Curitiba, 1990. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná.

MENNEGA, A. M. W. Wood anatomy of the subfamily Euphorbioideae: a comparison with subfamilies Crotonoideae and Acalyphoideae and the implications for circumscription of the Euphorbiaceae. **IAWA Journal**, v. 26(1), p. 1-68, 2005.

MEREV, N.; GERÇEK, Z.; SERDAR, B. Wood anatomy of some turkish plants with special reference to perforated ray cells. **Turk J. Bot.**, v. 29, p. 269-281, 2005.

MINEROPAR - Minerais do Paraná SA. **Atlas Geológico do Estado do Paraná.** Curitiba, 2001. CD-ROM.

NIKLAS, K.J. **Plant allometry: the scaling of form and process.** Chicago: The University of Chicago Press, 1994. 395p.

PASDIORA A. L. **Florística e fitossociologia de um trecho de floresta ripária em dois compartimentos ambientais do rio Iguçu, Paraná, Brasil.** Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná. Curitiba, 2003.

PIMENTA, J. A.; BIANCHINI, E.; MEDRI, M. E. Adaptations to flooding by tropical trees: morphological and anatomical modifications. **Oecologia Brasiliensis**, Rio de Janeiro. In: Scarano, F. R.; FRANCO, A. C. Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics. Series Oecologia Brasiliensis, v. 4, p. 157-176, PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, Brasil, 1998.

PATE, S. P. & JESCHKE, W. D. Role of stems in transport, storage, and circulation of ions and metabolites by the whole plant. P.177-204. In: GARTNER, B. L. **Plant stems: physiology and functional morphology.** San Diego: Academic Press, 1995. 440p.

REITZ, R., KLEIN, R. M., REIS, A. 1983. **Projeto Madeira do Rio Grande do Sul.** Itajaí: H.B.R., SUDESUL, DRNR. 525p.

RENDIG, V. V. & TAYLOR, H. M. **Principles of Soil-Plant Interrelationships.** McGraw-Hill, 1989, p.275.

RODRIGUES, T. T. **Os efeitos do solo contaminado com petróleo na estrutura anatômica e estado nutricional do lenho jovem de *Campomanesia xanthocarpa* Berg (Myrtaceae) e *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae).** 154 f. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2005.

SCHWEINGRUBER, F. H. **Tree rings and environment dendroecology**. Birmensdorf, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research. Berne, Stuttgart, Viena, Haupt, 1996. 609p.

SOCHER, L. G. **Dinâmica e biomassa aérea de um trecho de Floresta Ombrófila Mista Aluvial no município de Araucária, Paraná**. 101 f. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná. Curitiba, 2004.

SOUSA, L. P. de. **Anatomia ecológica do lenho de *Psidium cattleianum* Sabine (Myrtaceae) e sua relação com a morfologia foliar e a cor dos frutos**. Curitiba, 2000. 76 f. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Universidade Federal do Paraná.

SOUZA, V.C. & LORENZI H. **Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APGII**. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2005.

SPERRY, J. S. Evolution of water transport and xylem structure. **Int. J. Plant Sci.**, Chicago, v. 164(3), p. 115-127, 2003.

STEVENSON J. F. & MAUSETH, J. D. Effects of environment on vessel characters in Cactus wood. **Int. J. Plant Sci.**, Chicago, v. 165(3), p. 347-357, 2004.

SUGUIO, K.; BIGARELLA, J. J. **Ambientes Fluviais**. Florianópolis: Editora da UFSC: Editora da UFPR, 1990. 67p.

TERRAZAS, T. Occurrence of perforated ray cells in genera of Pachyceraceae (Cactaceae) **IAWA Journal**, v. 21(4), p. 457-462, 2000.

WALTER, H. **Vegetação e zonas climáticas: tratado de ecologia global**, São Paulo : EPU, 1986. 326p.

WARDROP, A. B. The reaction anatomy of arborescent angiosperms. P405-456. In: ZIMMERMANN M. H. **The formation of wood in forest trees**. New York: Academic Press, 1964. 562p.

WAREING, P. F.; HANNEY, C. E. A.; DIGBY, J. The role of endogenous hormones in cambial activity and xylem differentiation. P323-344. In: ZIMMERMANN M. H. **The formation of wood in forest trees**. New York: Academic Press, 1964. 562p.

WILCOX, H. Cambial growth characteristics. P57-88. In: KOZLOWSKI, T. T. **Tree growth**. New York: The Ronald Press Company, 1962. 561p.

YÁÑEZ-ESPINOSA, L. & TERRAZAS, T. Wood and bark anatomy of *Annona glabra* L. under flooding. **Agrociencia**, v. 35, n.1, 2001.

ZIEGLER H. Storage, mobilization and distribution of reserve material in trees. P303-320. In: ZIMMERMANN M. H. **The formation of wood in forest trees**. New York: Academic Press, 1964. 562p.

ZIMMERMANN M. H. Transport in the xylem. P169-220. In: ZIMMERMANN, M.H. & BROWN, C.L. **Trees structure and function**. New York: Spring-Verlag, 1974. 336p.

ZIMMERMANN, M. H. Functional xylem anatomy of angiosperm trees. p 59-70. In: BASS, P. **New Perspectives in Wood Anatomy**. Boston: Martinus Nijhoff/Dr. Junk Publishers, 1982. 252p.

ZIMMERMANN M. H. **Xylem structure and the ascent of sap**. Berlin: Springer Series in Wood Science. Springer-Verlag, 1983. 142p.