

NELSON LUIZ COSMO

ECOLOGIA DO LENHO DE 19 ESPÉCIES NATIVAS DO ESTADO DO PARANÁ.

Tese 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 Doutor em Ciências Florestais.

Orientadores: Dr.^a Yoshiko Saito Kuniyoshi
Dr.^o Paulo César Botosso
Dr.^o Franklin Galvão

CURITIBA

2012

Ficha catalográfica elaborada por Denis Uezu – CRB 1720/PR

Cosmo, Nelson Luiz

Ecologia do lenho de 19 espécies nativas do estado do Paraná / Nelson Luiz

Cosmo. – 2012

55 f. : il.

Orientadores: Dr^a. Yoshiko Saito Kuniyoshi

Dr. Paulo César Botosso

Dr. Franklin Galvão

Tese (doutorado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal. Defesa: Curitiba, 31/08/2012.

Área de concentração: Conservação da Natureza.

1. Ecologia florestal. 2. Florestas - Paraná. 3. Sistema vascular de plantas. 4. Madeira - Anatomia. 5. Teses. I. Kuniyoshi, Yoshiko Saito. II. Botosso, Paulo César. III. Galvão, Franklin. IV. Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Agrárias. V. Título.

CDD – 574.5

CDU – 634.0.18

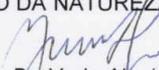


Universidade Federal do Paraná
Setor de Ciências Agrárias - Centro de Ciências Florestais e da Madeira
Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal

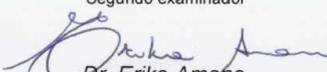
PARECER

Defesa nº. 942

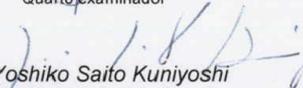
A banca examinadora, instituída pelo colegiado do Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, do Setor de Ciências Agrárias, da Universidade Federal do Paraná, após arguir o(a) doutorando(a) *Nelson Luiz Cosmo* em relação ao seu trabalho de tese intitulado "**ECOLOGIA DO LENHO DE 19 ESPÉCIES NATIVAS DO ESTADO DO PARANÁ**", é de parecer favorável à **APROVAÇÃO** do(a) acadêmico(a), habilitando-o(a) ao título de *Doutor* em Engenharia Florestal, área de concentração em **CONSERVAÇÃO DA NATUREZA**.


Dr. Yedo Alquini
Centro Universitário UNINTER
Primeiro examinador


Dr. Maria Regina Torres Boeger
Universidade Federal do Paraná
Segundo examinador

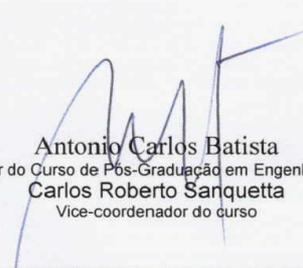

Dr. Erika Amano
Universidade Federal do Paraná
Terceiro examinador


Dr. Paulo Cesar Botosso
Embrapa Florestas
Quarto examinador


Dr. Yoshiko Saito Kuniyoshi
Universidade Federal do Paraná
Orientador e presidente da banca examinadora



Curitiba, 31 de agosto de 2012.


Antonio Carlos Batista
Coordenador do Curso de Pós-Graduação em Engenharia Florestal
Carlos Roberto Sarquetta
Vice-coordenador do curso

Av. Lothário Meissner, 3400 - Jardim Botânico - CAMPUS III - CEP 80210-170 - Curitiba - Paraná
Tel: (41) 360-4212 - Fax: (41) 360-4211 - <http://www.floresta.ufpr.br/pos-graduacao>

Com carinho
para minha esposa
Alessandra

AGRADECIMENTOS

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

Às professoras Erika Amano, Sandra Maria Alvarenga Gomes e Maria Regina Torres Boeger, dos Laboratórios de Botânica Estrutural e de Morfologia e Ecologia Funcional, do Setor de Ciências Biológicas da UFPR, pelo grande apoio.

À professora Silvana Nisgoski, do laboratório de Anatomia da Madeira do Centro de Ciências Florestais e da Madeira (CIFLOMA), pelo auxílio no preparo das amostras.

Aos colegas e amigos das prefeituras municipais de Campo Largo e Curitiba, pelo incentivo.

Aos professores e colegas de graduação e pós-graduação que colaboraram para que este trabalho fosse realizado. Em especial aos amigos Tomaz Longhi Santos e Suelen Santos Rego.

Aos amigos Marcos Vinícius Martins Bassaco e Lucas Augusto Carlim, pela companhia e auxílio nas coletas.

Ao professor e amigo Antônio Carlos Nogueira, pela orientação e pelo apoio nos trabalhos de pesquisa e na prática de docência.

Ao pesquisador Paulo César Botosso e ao professor Franklin Galvão, pelo incentivo e orientação desde a graduação, possibilitando minha inserção na pesquisa científica.

À minha orientadora, Yoshiko Saito Kuniyoshi, pela liberdade concedida durante o trabalho e pelo grande incentivo.

Aos meus pais e a toda minha família, pelo incentivo e compreensão.

À minha querida esposa, Alessandra, presente em todos os momentos, dando sentido e motivação ao trabalho.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	IV
LISTA DE TABELAS	V
RESUMO	VI
ABSTRACT	VII
1 INTRODUÇÃO	1
1.1 OBJETIVO GERAL.....	2
1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	2
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	3
2.1 CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO DAS ÁRVORES.....	3
2.2 TRANSPORTE DE ÁGUA NO XILEMA.....	4
2.3 ANATOMIA DA MADEIRA.....	6
3 MATERIAL E MÉTODOS	10
3.1 UNIDADES FITOGEOGRÁFICAS.....	10
3.1.1 Floresta Ombrófila Mista.....	10
3.1.2 Floresta Ombrófila Mista Montana.....	10
3.1.3 Floresta Ombrófila Mista Aluvial.....	11
3.1.4 Floresta Ombrófila Densa.....	12
3.1.5 Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas.....	12
3.1.6 Floresta Ombrófila Densa Alto-montana.....	13
3.1.7 Formação Pioneira Fluvio-lacustre.....	14
3.2 ESPÉCIES AMOSTRADAS E LOCAIS DE COLETA.....	14
3.3 UNIDADES PEDOLÓGICAS.....	16
3.3.1 Neossolos Flúvicos.....	16
3.3.2 Gleissolos.....	16
3.3.3 Depósitos psamíticos.....	16
3.3.4 Organossolos.....	17
3.3.5 Cambissolos.....	17
3.3.6 Espodossolos.....	17
3.3.7 Neossolos litólicos.....	17
3.4 COLETA E PREPARO DAS AMOSTRAS.....	20
3.5 COLETA DE DADOS.....	20
3.6 ANÁLISE DE DADOS.....	21
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO	22
4.1 ANATOMIA COMPARATIVA INTERESPECÍFICA.....	22
4.1.1 Anéis de crescimento.....	22
4.1.2 Análise de componentes principais e de agrupamento.....	27
4.1.3 Índices de vulnerabilidade e mesomorfia.....	35
4.2 ANATOMIA COMPARATIVA INTRA-ESPECÍFICA.....	37
5 CONCLUSÃO	46
6 RECOMENDAÇÕES	47
REFERÊNCIAS	48

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 01 – Padrões das camadas de crescimento no xilema secundário de espécies arbóreas amostradas nas Florestas Ombrófilas Densa e Mista, no estado do Paraná.....	24
FIGURA 02 – Análise de Componentes Principais (A) e Análise de Agrupamento (B), utilizando variáveis anatômicas do xilema secundário de espécies amostradas nas Florestas Ombrófilas Densa e Mista, no estado do Paraná.	28
FIGURA 03 – Correlação entre diâmetro de vasos e frequência de vasos do xilema secundário de espécies amostradas nas Florestas Ombrófilas Densa e Mista, no estado do Paraná.	32
FIGURA 04 – Padrões de porosidade do xilema secundário de espécies amostradas nas Florestas Ombrófilas Densa e Mista, no estado do Paraná, em secção transversal.....	33
Figura 05 – Eixos de variação obtidos por Análise de Componentes Principais, a partir de características anatômicas do xilema secundário de <i>Tapirira guianensis</i> em dois tipos de solo (Organossolo e Espodossolo) na planície litorânea paranaense..	38
Figura 06 – Eixos de variação obtidos por Análise de Componentes Principais, a partir de características anatômicas do xilema secundário de <i>Calophyllum brasiliense</i> em dois tipos de solo (Organossolo e Espodossolo) na planície litorânea paranaense.	39
Figura 07 – Eixos de variação obtidos por Análise de Componentes Principais, a partir de características anatômicas do xilema secundário de <i>Ilex thezans</i> em dois tipos de solo (Espodossolo hidromórfico: Ehd; não-hidromórfico: Enh) na planície litorânea paranaense.....	41
Figura 08 – Eixos de variação obtidos por Análise de Componentes Principais, a partir de características anatômicas do xilema secundário de <i>Sebastiania commersoniana</i> em três unidades pedológicas (DP: Depósito Psamítico; GM: Gleissolo Melânico; RY: Neossolo Flúvico) na planície do rio Iguaçu.	42

LISTA DE TABELAS

TABELA 01 – Espécies arbóreas amostradas nas Florestas Ombrófilas Densa e Mista, no estado do Paraná; unidades fitogeográficas (UF); locais de coleta (LC); unidades pedológicas (UP); condição hídrica do solo (CH); número de árvores amostradas (NA).	18
TABELA 02 – Características morfológicas e ecológicas de espécies arbóreas amostradas nas Florestas Ombrófilas Densa e Mista, no estado do Paraná:	19
TABELA 03 – Características das camadas de crescimento do xilema secundário de espécies amostradas nas Florestas Ombrófilas Densa e Mista, no estado do Paraná.	23
TABELA 04 - Análise de Componentes Principais utilizando características anatômicas do xilema secundário de espécies amostradas nas Florestas Ombrófilas Densa e Mista, no estado do Paraná.	27
TABELA 05 – Variáveis anatômicas do xilema (média ± desvio padrão) de espécies amostradas em diferentes áreas do estado do Paraná.	29
TABELA 06 – Características dos elementos condutores do xilema secundário (média ± desvio padrão) de espécies amostradas em diferentes áreas do estado do Paraná.	31
TABELA 07 - Análise de Componentes Principais a partir de características anatômicas do xilema secundário de <i>Tapirira guianensis</i> em dois tipos de solo (Organossolo e Espodossolo) na planície litorânea paranaense.	37
TABELA 08 – Variáveis anatômicas do xilema de <i>Tapirira guianensis</i> , em dois tipos de solo (Organossolo e Espodossolo) na planície litorânea paranaense.	38
TABELA 09 - Análise de Componentes Principais a partir de características anatômicas do xilema secundário de <i>Calophyllum brasiliense</i> , em dois tipos de solo (Organossolo e Espodossolo) na planície litorânea paranaense.	39
TABELA 10 – Variáveis anatômicas do xilema de <i>Calophyllum brasiliense</i> , em dois tipos de solo (Organossolo e Espodossolo) na planície litorânea paranaense.	40
TABELA 11 - Análise de Componentes Principais a partir de características anatômicas do xilema secundário de <i>Ilex thezans</i> , em dois tipos de solo (Espodossolo hidromórfico e não-hidromórfico) na planície litorânea paranaense. ..	40
TABELA 12 – Variáveis anatômicas do xilema de <i>Ilex thezans</i> , em dois tipos de solo (Espodossolo hidromórfico e não-hidromórfico) na planície litorânea paranaense. ..	41
TABELA 13 - Análise de Componentes Principais a partir de características anatômicas do xilema secundário de <i>Sebastiania commersoniana</i>	42
TABELA 14 – Variáveis anatômicas do xilema de <i>Sebastiania commersoniana</i> , em três unidades pedológicas na planície do rio Iguaçu.	43

RESUMO

As relações ecológicas entre os elementos anatômicos da madeira e o ambiente foram objeto deste estudo, no qual foi analisado o lenho de espécies arbóreas nativas do estado do Paraná, considerando as características ecológicas dos ambientes em que estas ocorrem. Foram amostradas 19 espécies, de 14 famílias, em remanescentes de Florestas Ombrófilas Densa e Mista. Algumas das espécies têm considerável plasticidade ecológica (generalistas), enquanto outras são especialistas de nichos relativamente restritos, como as que ocorrem predominantemente em solos hidromórficos (hidrófilas), em ambientes altomontanos e/ou na planície litorânea. Para análise intra-específica, foram amostradas 16 árvores de *Calophyllum brasiliense* e 11 de *Tapirira guianensis*, em duas unidades pedológicas: Organossolo (O) e Espodossolo (E), e 13 indivíduos de *Ilex theezans* em Espodossolos (não-hidromórfico e hidromórfico), na planície litorânea paranaense. Também foram amostradas 21 árvores de *Sebastiania commersoniana*, em três unidades pedológicas (Depósito psamítico, Neossolo Flúvico e Gleissolo Melânico), na planície do rio Iguaçu. As amostras de madeira foram coletadas com sonda de incremento Pressler, com 12 mm de diâmetro, a 1,30 m acima do solo. Foram preparadas lâminas histológicas e material dissociado. Foram analisados o diâmetro (DV), a frequência (FV) e o agrupamento de vasos (AGV); a porcentagem de área do xilema ocupada por vasos (%AV); o comprimento de elementos de vaso (CEV); o comprimento (CF) e a largura das fibras (LF); a espessura da parede das fibras (EPF); a altura (AR) e a largura dos raios (LR), e calculados os índices de vulnerabilidade (VN) e mesomorfia (MS). Os dados foram submetidos à análise de componentes principais e análise de agrupamento. Para a comparação de médias utilizaram-se os testes “t” e Duncan. Entre as espécies estudadas, predomina a ocorrência de porosidade difusa, com camadas de crescimento distintas, principalmente marcadas pelo achatamento radial das fibras e espessamento de suas paredes. Em algumas espécies notou-se a tendência de formação de porosidade em anel semicircular, com variações no diâmetro e na frequência de vasos no lenho inicial e/ou tardio. Considerando a análise de componentes principais (ACP), 72% da variação nos dados é explicada pelos três primeiros eixos. Nota-se que as variações nas características das fibras (CF, LF e EPF) e dos vasos (DV e FV) tendem a ser ortogonais, considerando os dois primeiros eixos da ACP. Portanto, em termos funcionais, pode-se admitir que o primeiro eixo relaciona-se aos fatores biomecânicos do xilema secundário, e o segundo e terceiro eixos aos aspectos mais diretamente ligados à condução hídrica. Na análise de agrupamento, formaram-se dois grupos principais: o primeiro com as espécies que ocorrem principalmente nos solos não-hidromórficos da Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas, e/ou na Floresta Ombrófila Densa Altomontana e o segundo grupo com as espécies de solos hidromórficos da Formação Pioneira Fluvio-lacustre e da Floresta Ombrófila Mista Aluvial. Na análise intra-específica foram identificados diferentes padrões de variação das características anatômicas nas espécies estudadas. Os resultados são discutidos com base na literatura, considerando as particularidades dos ambientes amostrados e a auto-ecologia das espécies.

Palavras-chave: anatomia ecológica, ecologia florestal, morfologia funcional, xilema secundário.

ABSTRACT

(*Ecological wood anatomy of 19 native tree species of Paraná state, Brazil*) In order to investigate the ecological relationships between the anatomical elements of the secondary xylem and environment, in this study was evaluated the wood of native tree species from the Paraná state, considering the environmental peculiarities in which they occur. Were sampled 19 species, of 14 families, in dense and mixed rain forests. Some species have great ecological plasticity (generalists), while others are specialists in relatively narrow niches, such as those that occur predominantly in waterlogged soils (hydrophilous), high-montane environments and/or coastal plain. For intraspecific analysis were sampled 16 trees of *Calophyllum brasiliense*, 11 of *Tapirira guianensis*, from two soil: Organosol (O) and Spodosol (E) and 13 individuals of *Ilex theezans* in Spodosols (non-hydromorphic and hydromorphic) in the coastal plain of Paraná state. Were also sampled 21 trees of *Sebastiania commersoniana* in three soil units (Psamitic Sediment, Melanic Gleysol and Fluvic Neosol) in the Iguaçu river plain. The wood samples were collected with a Pressler increment borer with 12 mm diameter, 1.30 m above the ground. Histological slides were prepared with 18-22 mm thick sections and dissociated material. We analyzed the vessel diameter (DV), vessel frequency (FV), vessel grouping (AV), the percentage of area occupied by the xylem vessels (% AV), the vessel elements length (CEV), the fiber length (CF), the fiber width (LF), the fiber wall thickness (EPF) and the height (AR) and width of the rays (LR). Were calculated the vulnerability (VN) and mesomorphic (MS) index. The data were subjected to principal component analysis (ACP) and cluster analysis. To compare the averages we used the Duncan test and "t" test. Most of studied species have diffuse porosity, with distinct growth layers, especially marked by radial flattening of the fiber walls and walls thickening. In some species it was observed a tendency for semicircular porosity formation, with variations in diameter and frequency of vessels in earlywood and/or latewood. Considering the principal component analysis, 72% of the variation in the data is explained by the first three axes. The variation in fiber (CF, LF, EPF) and vessels (FV, DV) characteristics tend to be orthogonal in the first two axes of the ACP. Therefore, in functional terms, it can be assumed that the first axis is related to biomechanical factors of the secondary xylem, and the second and third axis are more directly related to hydraulic conductance. In cluster analysis, were formed two main groups: the first with the species that occur mainly in non-hydromorphic soils of the Lowland Dense Rain Forest and High-Montane Dense Rain Forest; the second group with the species of hydromorphic soils of the Fluvio-lacustrine Pioneer Formation and Alluvial Mixed Rain Forest. In the intra-specific analysis were identified different patterns of anatomical variation of the studied species. The results are discussed based on the literature, considering the characteristics of the study sites and auto-ecology of the species.

Key words: ecological anatomy, forest ecology, functional morphology, secondary xylem.

1 INTRODUÇÃO

Diversos estudos têm demonstrado que vários caracteres anatômicos da madeira têm forte correlação com as condições ambientais em que as espécies se desenvolvem (BAAS, 1982; BAAS *et al.* 1983; ALVES & ANGYALOSSY-ALFONSO, 2000; CARLQUIST, 2001; HACKE & SPERRY, 2001; FICHTLER & WORBES, 2012). Em função disso, as características anatômicas do xilema secundário são frequentemente estudadas sob o enfoque da anatomia ecológica. Tal abordagem considera a estrutura do xilema em termos funcionais, uma vez que este é responsável pela sustentação e pelo transporte hídrico nas espécies lenhosas. Sua estrutura está, portanto, intimamente relacionada à maior ou menor capacidade de absorção e transporte hídrico, que, por sua vez, influencia o crescimento e o desenvolvimento das espécies arbóreas.

Em geral, nos estudos de anatomia ecológica, são identificados caracteres anatômicos a partir de grande número de espécies lenhosas de determinada flora ou bioma, que possam estar correlacionados à latitude e/ou condições macroclimáticas. Apesar do grande valor de tais trabalhos para a identificação das tendências gerais do xilema em resposta às condições ambientais, há necessidade de análises que contemplem aspectos mais específicos, como as condições físico-químicas do solo (drenagem, nutrição, textura etc.) e as demais peculiaridades dos ecossistemas em que as espécies ocorrem.

É essencial considerar que os biomas são unidades complexas, em que as condições ambientais podem variar consideravelmente em nível local, e que as espécies vegetais se distribuem sob a influência de tais condições. Portanto, diferenças anatômicas entre espécies de um mesmo local podem refletir diferenças ambientais que não seriam detectadas em uma análise que considere apenas a latitude e as condições macroclimáticas.

BASS (1982) destaca que a pesquisa em anatomia da madeira deveria contemplar, entre outros aspectos, estudos contínuos da variação na anatomia entre grupos definidos de espécies, tanto em bases ecológicas amplas, quanto em enfoques mais específicos. Tal abordagem permitiria 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. Este tipo de abordagem contribui para o entendimento de padrões de

distribuição das espécies lenhosas e pode incrementar pesquisas voltadas à conservação e recuperação dos ecossistemas em que essas ocorrem.

O estado do Paraná, em função de sua diversidade fisiográfica, geológica e climática, contempla em seu território porções representativas das principais unidades fitogeográficas do país (MAACK, 1968; RODERJAN *et al.*, 2002). Em cada uma destas unidades, as variações pedológicas e microclimáticas possibilitam grande diferenciação de nichos ecológicos. Tal diversidade ambiental, certamente resulta em padrões diferenciados de respostas ecofisiológicas e adaptativas das espécies arbóreas às condições locais, que podem ser parcialmente interpretadas em termos funcionais, a partir da análise da estrutura anatômica do xilema secundário.

1.1 OBJETIVO GERAL

Diante da necessidade de entender mais profundamente as relações ecológicas entre os elementos anatômicos do xilema secundário e o ambiente, este estudo teve como objetivo analisar o lenho de espécies arbóreas nativas do estado do Paraná, em diferentes unidades fitogeográficas, considerando as peculiaridades ambientais em que elas ocorrem. Enfocaram-se, de forma especial, as condições hídricas do solo em que cada espécie se desenvolve.

1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Foi realizada a análise anatômica do xilema de 19 espécies arbóreas, que ocorrem em áreas remanescentes das Florestas Ombrófilas Densa e Mista, a fim de investigar se:

- i. nas espécies estudadas formam-se camadas de crescimento distintas;
- ii. existem padrões anatômicos que permitem a classificação das espécies em grupos distintos, relacionados às diferentes condições ambientais de ocorrência dessas;
- iii. ocorrem variações intra-específicas no xilema secundário de *Calophyllum brasiliense* Cambess. (Clusiaceae); *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae); *Ilex theezans* Mart. (Aquifoliaceae), *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae), nas diferentes unidades pedológicas amostradas.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 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 dos recursos e fatores abióticos com características de espécies arbóreas, em condições naturais ou em experimentos controlados, nota-se 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 o 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, quando presentes, devem estar abaixo dos níveis que impeçam o crescimento (RENDIG & TAYLOR, 1989). Esses fatores irão interagir e influenciar, direta ou indiretamente, 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.

Segundo 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,

pode-se supor que a vegetação, em estado de equilíbrio com o ambiente, proporciona uma expressão integrada do efeito de tais fatores ambientais, que podem determinar mudanças qualitativas ou quantitativas na vegetação.

Segundo KRAMER & KOZLOWSKI (1960), BROWN (1974^a), 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.

2.2 TRANSPORTE DE ÁGUA NO XILEMA

O xilema, juntamente com o floema, tem sido identificado como 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 & KOZLOWSKI, 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 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 das paredes celulares. 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 pelos canais estreitos das paredes celulares 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 pelo 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 for invertido (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 pelos poros pode ser comparado com o fluxo em capilares, investigado por HAGEN & 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 (vasos e traqueídes) no fluxo hídrico do xilema. No entanto, é importante lembrar que os vasos diferem de capilares ideais, pois suas paredes não são perfeitamente lisas e têm comprimento finito. Além disso, a água precisa periodicamente passar de um elemento a outro, representando uma resistência adicional ao fluxo.

Para que o transporte de 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 pontoações 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.

2.3 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 entenda 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).

BAAS (1982) destaca que a anatomia da madeira pode ser estudada sob três enfoques principais: sistemático, filogenético e ecológico. Ressalta ainda a necessidade de uma síntese destes três aspectos, uma vez que têm uma profunda significância um para o outro. Além disso, a pesquisa em anatomia da madeira deveria 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, definindo as bases para o entendimento das tendências evolutivas do xilema. Este autor demonstra a importância de se buscar dados 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 à taxa de transpiração; à sazonalidade hídrica; e à necessidade de investimento em resistência mecânica. Deve-se enfatizar que, mesmo localmente, essas 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 pode ser transportada ininterruptamente 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, associada a mecanismos eficientes de absorção da água pelas raízes e controle da transpiração pelas folhas. O diâmetro e o comprimento dos elementos de vasos são parâmetros que determinam a eficiência e a segurança na condução hídrica. Vasos curtos e de pequeno diâmetro são condutores mais seguros de água, enquanto os mais longos e largos são mais eficientes (maior condutividade). Considerando-se 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 *Acer* 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 os de *Acer* sp. Para

dar conta da mesma quantidade de água, em um dado gradiente de pressão, *Acer* sp. necessita cerca de 7000 vezes a quantidade de vasos de *Quercus* sp. Assim, nota-se quanto uma árvore com vasos largos é mais vulnerável. Supondo que um único vaso seja perdido por um acidente qualquer, o dano em *Quercus* sp. será 7000 vezes mais grave do que em *Acer* 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. Tendências semelhantes foram identificadas por esse autor também na flora do sudoeste da Austrália (CARLQUIST, 1977).

São cada vez mais freqüentes na literatura os trabalhos que abordam o xylema sob o enfoque da anatomia ecológica. Alguns trabalhos têm investigado as relações das características anatômicas com variações latitudinais, altitudinais e/ou climáticas, em nível de espécie (LIU & NOSHIRO, 2003; CHOAT *et al.*, 2007; FISHER *et al.*, 2007) ou gênero (BAAS, 1973; VILLAR-SALVADOR *et al.*, 1997; NOSHIRO & BAAS, 2000). Outros contribuem para a identificação de padrões gerais de respostas ecológicas da madeira, a partir da análise de floras diversas (CARLQUIST, 1977; BAAS *et al.*, 1983; LINDORF, 1994; JACOBSEN *et al.*, 2007; MICCO *et al.*, 2008; BALTZER *et al.*, 2009; POORTER *et al.*, 2010; McCULLOH *et al.*, 2011; FICHTLER & WORBES, 2012), alguns deles contemplando um grande número de espécies (WEELER *et al.*, 2007; MARTINEZ-CABRERA *et al.*, 2009; ZANNE *et al.*, 2010).

No Brasil, diversos trabalhos têm também investigado as características anatômicas da madeira sob o enfoque funcional. ALVES & ANGYALOSSY-ALFONSO (2000) analisaram o lenho de espécies nativas de diferentes regiões do país, identificando padrões de porosidade e de formação de anéis de crescimento relacionados ao clima, tipo de vegetação e altitude. Cerca de 80% das espécies analisadas por estes autores possuem porosidade difusa e 95% possuem placas de perfuração simples. Além disso, foi constatada correlação positiva entre a ocorrência de vasos múltiplos com a região sudeste e com floresta semidecídua e negativa com a região norte.

Diversos trabalhos têm também investigado variações intra-específicas do xilema em resposta às condições ambientais (climáticas, pedológicas, fitossociológicas etc). São exemplos os estudos de DENARDI & MARCHIORI (2005), com *Blepharocalix salicifolius* em diferentes regiões do Rio Grande do Sul, VOIGT (2010), com *Caryocar brasiliense*, em diferentes fitofisionomias de Cerrado, CARRERA (2008), com *Tabebuia cassinoides*, em diferentes condições pedológicas. LUCHI (2004) estudou *Croton urucurana* em solos com diferentes níveis de hidromorfia e *Cedrella odorata* (2011) em diferentes condições fitossociológicas. RODRIGUES *et al.* (2009) compararam o lenho de *Enterolobium contortisiliquum* em Caatinga e Floresta Estacional Semidecidual. LONGHI *et al.* (2009) estudaram *Piptadenia gonocantha* em Floresta Ombrófila Densa e Floresta Estacional Semidecidual e RIBEIRO & BARROS (2006) analisaram o lenho de *Pseudopiptadenia contorta* em Floresta Atlântica.

No Paraná, alguns estudos também foram realizados sob este enfoque. KUNIYOSHI (1993) analisou o lenho do caule e das raízes, além das folhas, de *Tabebuia cassinoides* na planície litorânea, em caxetais com diferentes características pedológicas. COSMO (2008) constatou variações intra-específicas no lenho de *Sebastiania commersonia*, amostrando diferentes unidades geopedológicas na planície do rio Iguaçu. BOSIO *et al.* (2010) estudou *Miconia sellowiana*, em diferentes unidades fitogeográficas.

Alguns trabalhos no Brasil têm também investigado as características das camadas de crescimento das espécies arbóreas nativas. MARCATI *et al.* (2006) estudaram as características dos anéis de crescimento em espécies de Cerrado; TOMAZELLO FILHO *et al.* (2004) em espécie de Cerrado e Floresta Atlântica; ALVES & ANGYALOSSY-ALFONSO (2000), em espécies de diversas unidades fitogeográficas do Brasil. CALLADO *et al.* (2001a, 2001b, 2004), estudaram a formação dos anéis de crescimento em espécies da Floresta Atlântica no Rio de Janeiro. LISI *et al.* (2008) avaliaram a fenologia, o incremento radial e a formação de anéis de crescimento em espécies de Floresta Semidecidual em São Paulo. BOTOSSO *et al.* (2000) avaliaram o incremento e as camadas de crescimento de *Cedrela odorata*, *Calophyllum angulare* e *Eperua bijuga*, em floresta amazônica de terra firme. COSMO (2008) e COSMO *et al.* (2010) descrevem as características das camadas de crescimento de árvores de *Sebastiania commersoniana*, crescendo em diferentes unidades pedológicas na planície do Iguaçu, no estado do Paraná.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 UNIDADES FITOGEOGRÁFICAS

As coletas foram realizadas entre os anos de 2004 e 2011, em diversos locais do estado do Paraná, em remanescentes de domínio das Florestas Ombrófilas Densa e Mista, unidades fitogeográficas cujas características gerais são brevemente descritas a seguir.

3.1.1 Floresta Ombrófila Mista

A Floresta Ombrófila Mista ocorre sob domínio climático subtropical úmido mesotérmico (Cfb de Köppen), com verões frescos, invernos rigorosos com geadas frequentes, e precipitações bem distribuídas ao longo do ano. A temperatura média anual varia em torno de 17-18°C, com média mensal mínima de 12°C, e máxima de 23°C, e precipitação média anual de 1400 a 1600 mm, variando de 250 a 500 mm/mês (MAACK, 1968).

Segundo LEITE (2002), sua denominação refere-se ao clima pluvial e à mistura de floras tropical (afro-brasileira) e temperada (austral-antártica-andina). A composição florística deste tipo de vegetação, dominada por gêneros primitivos como *Drymis* e *Araucaria* (australásicos) e *Podocarpus* (afro-asiático), sugere uma ocupação relativamente recente a partir de refúgios alto-montanos, considerando a altitude e a latitude do planalto meridional (VELOSO *et. al*, 1991).

Pode ser subdividida nas formações Alto-montana, Montana, Aluvial, sendo expressivas no estado do Paraná estas duas últimas (RODERJAN *et. al*, 2002).

3.1.2 Floresta Ombrófila Mista Montana

Esta formação originalmente ocupava grande parte do planalto acima dos 500 m de altitude, nos estados do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Atualmente, em função de seu histórico de ocupação e degradação, é representada principalmente por mosaicos em diferentes fases secundárias de sucessão florestal, ocorrendo principalmente em Latossolos, Argissolos e Cambissolos (VELOSO *et. al*, 1991; RODERJAN *et. al*, 2002).

Entre as espécies arbóreas destacam-se *Ocotea porosa* (Nees & C. Mart.) Barroso, *O. puberula* (Rich.) Nees, *O. pulchella* (Lauraceae), *Capsicodendron dinisii*

(Schwacke) Occhioni (Canellaceae), *Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera (Asteraceae), *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Eichler (Podocarpaceae), *Ilex paraguariensis*, *Cedrela fissilis*, *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg (Myrtaceae), *Matayba elaeagnoides* Radlk. (Sapindaceae), *Sloanea lasiocoma* K. Schum. (Elaeocarpaceae), *Luehea divaricata* Mart. (Tiliaceae), *Mimosa scabrella* Benth. (Mimosaceae), *Dalbergia brasiliensis* Vogel (Fabaceae), *Jacaranda puberula* Cham. e *Tabebuia alba* (Cham.) Sandwith (Bignoniaceae). Nos estratos inferiores são comuns inúmeras espécies de Myrtaceae, Flacourtiaceae, Sapindaceae, Rutaceae, Symplocaceae e Aquifoliaceae (RODERJAN *et. al*, 2002).

3.1.3 Floresta Ombrófila Mista Aluvial

Esta formação ocupa os terrenos aluviais, nos flúvios das serras costeiras voltadas para o interior ou dos planaltos dominados por *Araucaria angustifolia* (VELOSO *et. al*, 1991). Correspondem, portanto, às florestas ripárias, que se desenvolvem às margens dos rios, frequentemente fazendo limite a várzeas.

Sua composição e estrutura estão diretamente ligadas aos aspectos geomorfológicos e pedológicos das planícies fluviais, ocorrendo frequentemente diferenciação na distribuição das espécies, em conseqüência de sua maior ou menor capacidade de adaptação aos níveis de hidromorfia do solo. (CURCIO, 2006). Destaca-se a ocorrência predominante de espécies higrófilas e hidrófilas que frequentemente possuem características morfo-anatomicas adaptadas à hidromorfia/anoxia do solo, tais como lenticelas hipertrofiadas e raízes adventícias (BARDDAL, 2006).

Como componentes do dossel destacam-se *Sebastiania commersoniana* (B.) L. B. Smith & R. J. Downs (Euphorbiaceae), *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae), *Allophylus edulis* (A. St.-Hil., Cambess. & A. Juss.) Radlk. (Sapindaceae), *Blepharocalyx salicifolius* (Kunth) O. Berg (Myrtaceae) e *Vitex megapotamica* (Spreng.) Moldenke (Verbenaceae), *Luehea divaricata*, *Syagrus romanzoffiana*. São comuns nos estratos inferiores *Myrciaria tenella* (DC.) O. Berg, *Myrceugena euosma* (O. Berg) D. Legrand, *Calypttranthes concinna* DC. (Myrtaceae), *Daphnopsis racemosa* Griseb. (Thymelaeaceae) e *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae) (RODERJAN *et. al*, 2002).

3.1.4 Floresta Ombrófila Densa

Caracterizada por macro e microfanerófitos, de lianas lenhosas e epífitas em abundância, desenvolvendo-se em ambientes ombrófilos, esta unidade está ligada a fatores climáticos tropicais de elevadas temperaturas (média de 25°C) e de alta precipitação, bem distribuída durante o ano, praticamente sem período biologicamente seco. (VELOSO *et. al*, 1991)

Ocorre predominantemente em clima Af (Clima Tropical Superúmido), sem estação seca e isento de geadas. A temperatura média anual varia de 19°C a 21°C, com média do mês mais frio de 15°C a 17°C, e do mês mais quente 23°C a 26°C (IAPAR, 1978).

De acordo com LEITE (2002), sem o mar e a barreira propiciada pela Serra do Mar às correntes aéreas, provavelmente este centro pronunciado de umidade não existiria. Graças à interação dos diversos fatores favoráveis, esta unidade desenvolve-se como o mais importante e complexo conjunto de formações vegetais do sul do país.

Pode ser subdividida em quatro formações: Terras Baixas, Submontana, Montana e Aluvial.

3.1.5 Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas

Compreende as formações florestais distribuídas sobre sedimentos quaternários de origem marinha, situadas entre o nível do mar e aproximadamente 20 metros de altitude. (RODERJAN *et. al*, 2002)

Neste tipo de ambiente ocorrem condições de hidromorfia bastante variáveis, em função das características topográficas, destacando-se a presença de cordões arenosos, típicos da planície quaternária. Em solos com drenagem deficiente – Organossolos, Espodossolos e Neossolos Quartzarênicos, quando hidromórficos –, os estágios mais evoluídos são caracterizados pelo predomínio de *Calophyllum brasiliense* Cambess. (Clusiaceae), formando um estrato arbóreo contínuo entre 20 e 25 metros de altura, geralmente associado com *Tabebuia umbellata* (Sond.) Sandwith (Bignoniaceae), *Pseudobombax grandiflorum* (Cav.) A. Robyns (Bombacaceae), *Ficus luschnatiana* (Miq.) Miq., *F. adhatodifolia* Schott ex Spreng. (Moraceae) e *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae). Nos estratos inferiores são comuns *Clusia criuva* Cambess. (Clusiaceae), *Pera glabrata* (Schott) Poepp. ex Baill. (Euphorbiaceae), *Tabebuia cassinoides* (Lam.) DC. (Bignoniaceae), *Marlierea*

tomentosa Cambess. (Myrtaceae), *Guarea macrophylla* Vahl (Meliaceae), *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman e *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae). Em solos de melhor drenagem – Neossolos Quartzarênicos e Espodosolos, quando não-hidromórficos - são comuns *Ocotea pulchella* Mart., *O. aciphylla* (Ness) Mez (Lauraceae), *Tapirira guianensis*, *Alchornea triplinervia* (Spreng.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae), *Ficus organensis* Miq. (Moraceae), *Podocarpus sellowii* Klotzsch ex Eichler (Podocarpaceae) e *Manilkara subsericea* (Mart.) Dubard (Sapotaceae). No estrato inferior são comuns *Andira antheleminthica* Benth. (Fabaceae), *Clethra scabra* Pers. (Clethraceae), *Inga spp.* (Mimosaceae), *Ilex spp.* (Aquifoliaceae), além de *Euterpe edulis*, *Syagrus romanzoffiana* e *Attalea dubia* (Mart.) Burret (Arecaceae), e de uma considerável variedade de Myrtaceae dos gêneros *Calyptanthus*, *Gomidesia*, *Myrcia*, *Psidium*, *Eugenia* e *Marlierea*. (RODERJAN *et. al*, 2002).

3.1.6 Floresta Ombrófila Densa Alto-montana

No Paraná a Floresta Ombrófila Densa Altomontana (floresta de neblina) compreende as formações florestais que ocupam as porções mais elevadas da Serra do Mar, em média acima dos 1.200 m s.n.m., confrontando com os Refúgios Vegetacionais das cimeiras das serras (RODERJAN *et. al*, 2002).

Nestes ambientes predominam solos pouco desenvolvidos, tais como Neossolos litólicos, Organossolos fólicos e Cambissolos (RODERJAN, 1994; SCHEER *et al.*, 2011). As porções mais elevadas estão sob clima Cfb, com temperaturas do mês mais quente inferiores a 22 °C, frequente nebulosidade, ventos fortes, e precipitação anual superior a 3000 mm (RODERJAN, 1994)

A conjugação desses fatores imprime forte seletividade ao estabelecimento de espécies arbóreas, resultando em estrutura e florística simplificadas. A floresta é uniestratificada, com poucas espécies arbóreas, de pequeno porte, com troncos tortuosos e crescimento lento (WALTER, 1986; RODEJAN, 1994; SCHEER *et al.*, 2011; KOEHLER *et al.*, 2002).

São espécies típicas desta unidade *Ilex microdonta*, *Siphoneugena reitzii* D. Legrand (Myrtaceae), *Podocarpus sellowii*, *Drimys brasiliensis*, *Ocotea catharinensis* e as exclusivas *Tabebuia catarinensis* A. H. Gentry (Bignoniaceae), *Weinmannia humilis* Engl. (Cunoniaceae) e *Clethra uleana* Sleumer (Clethraceae), entre outras (RODERJAN *et. al*, 2002).

3.1.7 Formação Pioneira Fluvio-lacustre

Compreende as formações vegetais das planícies aluviais e das depressões, sujeitas à saturação hídrica, sobre substratos influenciados pelo regime hídrico dos rios e/ou lençol freático (Organossolos, Gleissolos e Neossolos Flúvicos).

Com ocorrência generalizada em todo o Paraná, é normalmente composta por espécies herbáceas hidrófilas. No entanto, espécies arbóreas podem ocorrer de forma esparsa, como *Erithryna crista-galli* L., em planícies do interior, *Tabebuia cassinoides*, *Mimosa bimucronata* (DC.) Kuntze (Mimosaceae) e *Annona glabra* L. (Annonaceae) na planície litorânea, em alguns casos formando comunidades arbóreas relativamente complexas, como no caso dos caxetais e guanandizais litorâneos (RODERJAN *et al.*, 2002). Em depósitos recentes das planícies aluviais é comum também a ocorrência de agrupamentos homogêneos de *Salix humboldtiana* Willd e *Sebastiania commersoniana* (Baill.) L. B. Sm. & R. J. Downs (CURCIO, 2006).

3.2 ESPÉCIES AMOSTRADAS E LOCAIS DE COLETA

Parte das amostras analisadas é proveniente do projeto “Dinâmica de crescimento de espécies arbóreas em remanescentes de florestas naturais do Estado do Paraná, sob diferentes condições ambientais” (Convênio nº. 028/2003 - Fundação Araucária).

Foram selecionadas 19 espécies, pertencentes a 14 famílias (Tabela 1), representativas da flora dos locais de estudo. Algumas das espécies estudadas, tais como *Luehea divaricata* Mart., *Matayba elaeagnoides* Radlk., *Tapirira guianensis* Aubl., *Vitex megapotamica* (Spreng.) Moldenke, *Ilex theezans* Mart., são bastante plásticas ecologicamente (generalistas), distribuindo-se em uma série de condições ambientais, em diferentes unidades fitogeográficas (ISERNHAGEN, 2001). Outras são especialistas de nichos relativamente restritos, como as que ocorrem predominantemente em solos hidromórficos (hidrófitas), como *Calophyllum brasiliense* e *Tabebuia cassinoides*, muito comuns na planície litorânea (Marques, 2003), *Erythrina crista-galli* L., *Salix humboldtiana* Willd, e *Sebastiania commersoniana* (Baill.) L. B. Sm. & R. J. Downs, típicas de solos hidromórficos, em Floresta Ombrófila Mista Aluvial (BARDDAL, 2006; CURCIO, 2006; CURCIO *et al.*, 2007), além de algumas típicas de ambientes altomontanos, como *Weinmannia*

humilis Engl. e *Tabebuia catarinensis* A. H. Gentry (RODEJAN, 1994; SCHEER *et al.* 2011), e da planície litorânea (*Clusia criuva* Cambess.) (Tabela 2).

As amostras em Floresta Ombrófila Mista Aluvial (FOMA) foram coletadas na planície do rio Iguaçu, nos municípios de Araucária e Lapa. Foram obtidas amostras em diversas condições pedológicas, tais como Neossolo flúvico (*S. commersoniana*) e Gleissolo (*S. commersoniana*, *Myrciaria tenella* (DC.) O.Berg, *Blepharocalyx salicifolius* (Kunth) O.Berg, *V. megapotamica*, *L. divaricata*, *M. elaeagnoides*), cobertos por vegetação florestal (FOMA), além de depósitos psamíticos (*S. commersoniana* e *S. humboldtiana*) e Organossolo (*E. crista-galli*), em Formação Pioneira Flúvio-lacustre (FPFL). Em Floresta Ombrófila Mista Montana, no município de Piraquara, foram coletadas amostras de *I. theezans* e *I. dumosa*, ocorrendo em Cambissolo.

As espécies de Floresta Ombrófila Densa Altomontana foram coletadas em três locais distintos: Morro dos Perdidos, Serra do Capivari e Morro Anhangava, todos localizados na Serra do Mar. Nestes ambientes, que variam de 1200 m a 1800 m de altitude, predominam solos pouco desenvolvidos, tais como Neossolos litólicos, Organossolos fólicos e Cambissolos (RODEJAN, 1994; SCHEER *et al.*, 2011).

Também foram coletadas amostras na planície litorânea, em dois locais: Floresta do Palmito, em Paranaguá, e em Caxetal, próximo à rodovia PR-508, em Matinhos.

Para anatomia comparativa intra-específica, foram amostrados 16 indivíduos adultos de *C. brasiliense* e 11 de *T. guianensis*, em duas unidades pedológicas: Organossolo (O) e Espodossolo (E) não-hidromórfico, na planície litorânea paranaense. Também foram amostrados 13 indivíduos de *I. theezans* em Espodossolo, em duas condições hídricas: solo não-hidromórfico (Enh) e solo hidromórfico (Ehd).

As amostras em Organossolo foram obtidas em área de Formação Pioneira Flúvio-lacustre (caxetal), localizada em Matinhos. Foram selecionadas árvores crescendo em Organossolo Háplico (OX). Trata-se de um solo hidromórfico, com lençol freático superficial, praticamente o ano todo. De acordo RACHWAL & CURCIO (2001), esta área apresenta solo orgânico fibrífico-herbáceo-lenhoso, muito profundo, distrófico, sobre substrato arenoso, distrófico, localizado em bacia de inundação larga e profunda, sob floresta bem desenvolvida.

Os indivíduos crescendo em Espodossolo foram amostrados na área da Floresta do Palmito (Paranaguá), em remanescente da Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas. Nesta unidade pedológica foi possível amostrar indivíduos de *C. brasiliense* e *T. guianensis* em feições não-hidromórficas, e *I. theezans* em condições de solo hidromórfico e não-hidromórfico.

Para anatomia comparativa de *S. commersoniana* foram amostradas 21 árvores em três unidades pedológicas, nos municípios de Araucária e Lapa, na planície do Iguaçu. As unidades se distinguem principalmente pelo grau de hidromorfia: Gleissolo Melânico, com textura argilosa, mal drenado; Depósito Psamítico, com textura arenosa, fortemente drenado; e Neossolo flúvico, imperfeitamente drenado (CURCIO, 2006).

3.3 UNIDADES PEDOLÓGICAS

As características gerais dos tipos de solo amostrados são descritas a seguir.

3.3.1 Neossolos Flúvicos

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).

3.3.2 Gleissolos

Solos minerais, fortemente influenciados 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).

3.3.3 Depósitos psamíticos

Depósitos constituídos 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).

3.3.4 Organossolos

Solos constituídos de material orgânico (horizonte hístico), resultantes de acumulação de restos vegetais, em graus variáveis de decomposição, em condições de drenagem restrita (caso dos Organossolos Háplicos) ou em ambientes úmidos de altitudes elevadas (Organossolos Fólicos). No primeiro caso o acúmulo de matéria orgânica se dá em função das condições anaeróbicas causadas pela saturação hídrica, enquanto que no segundo as condições de baixa temperatura, distrofismo e elevada acidez levam à redução da atividade biológica (EMBRAPA, 1999).

3.3.5 Cambissolos

Solos pouco desenvolvidos, com horizonte B incipiente, constituídos por material mineral. Devido à heterogeneidade do material de origem, das formas de relevo e das condições climáticas, possuem características muito variáveis de um local para outro (EMBRAPA, 1999).

3.3.6 Espodossolos

Solos minerais com horizonte B espódico, caracterizado pela acumulação iluvial de matéria orgânica, associada a complexos de sílica-alumínio ou húmus-alumínio, podendo ou não conter ferro. São desenvolvidos principalmente de materiais arenoquartzosos, em clima tropical e subtropical, geralmente muito pobres em fertilidade, moderada a fortemente ácidos, com saturação por bases baixa, podendo ocorrer altos teores de alumínio extraível (EMBRAPA, 1999).

3.3.7 Neossolos litólicos

Solos minerais ou orgânicos pouco evoluídos, com horizonte A ou hístico assentes diretamente sobre material pouco alterado (rocha, horizonte C, Cr ou fragmentos de rocha com diâmetro maior que 2 mm) (EMBRAPA, 1999).

TABELA 01 – Espécies arbóreas amostradas nas Florestas Ombrófilas Densa e Mista, no estado do Paraná; unidades fitogeográficas (UF); locais de coleta (LC); unidades pedológicas (UP); condição hídrica do solo (CH); número de árvores amostradas (NA).

Espécie	Família	Nome popular	UF	LC	UP	CH	NA
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O.Berg	Myrtaceae	Murta	FOMA	GL	G	hd	5
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	Clusiaceae	Guanandi	FODTB; FPFL	FP; CX	E; OX	nh; hd	16
<i>Clusia criuva</i> Cambess.	Clusiaceae	Criúva	FODTB	FP	E	nh	2
<i>Erythrina crista-galli</i> L.	Fabaceae	Corticeira	FPFL	GL	OX	hd	5
<i>Gordonia fruticosa</i> (Schrad.) H. Keng	Theaceae	Santa-rita	FODTB	FP	E	sh; hd	2
<i>Ilex dumosa</i> Reissek	Aquifoliaceae	Caúna	FOMM	P	C	nh	2
<i>Ilex theezans</i> Mart.	Aquifoliaceae	Congonha	FOMM; FODTB	P; FP	E; C; G	nh; hd	11
<i>Luehea divaricata</i> Mart.	Tiliaceae	Açoita-cavalo	FOMA	GL	G	hd	5
<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	Sapindaceae	Miguel-pintado	FOMA	GL	G	hd	3
<i>Myrciaria tenella</i> (DC.) O.Berg	Myrtaceae	Cambuí	FOMA	GL	G	hd	5
<i>Salix humboldtiana</i> Willd.	Salicaceae	Salgueiro	FPFL	GL	DP	hd	5
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyerl. & Frodin	Araliaceae	Mandiocão	FODTB	FP	E	sh; hd	2
<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baill.) L.B.Sm. & R.J.Downs	Euphorbiaceae	Branquilho	FOMA	GJ; EB	RY; G; DP	nh; hd	21
<i>Tabebuia cassinoides</i> DC.*	Bignoniaceae	Caixeta	FPFL	CX	OO	hd	5
<i>Tabebuia catarinensis</i> A.H.Gentry	Bignoniaceae	Ipê	FODAM	AN; MP; CP	RL; OX; C	nh	5
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Anacardiaceae	Pau-pombo	FODTB; FPFL	FP; CX	E; OX	nh; hd	12
<i>Vitex megapotamica</i> (Spreng.) Moldenke	Lamiaceae	Tarumã-preto	FOMA	GL	G	hd	3
<i>Weinmannia humilis</i> Engl.	Cunoniaceae	Gramimunha	FODAM	AN; CP	E; RL	nh	5
<i>Weinmannia paulliniifolia</i> Pohlex Ser.	Cunoniaceae	Gramimunha	FODTB; FODAM	FP; MP	OO	nh	3

UFs - FODAM: Floresta Ombrófila Densa Altomontana; FODTB: Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas; FOMA: Floresta Ombrófila Mista Aluvial; FOMM: Floresta Ombrófila Mista Montana; FPFL: Formação Pioneira Flúvio-lacustre. **LCs** - AN: Anhangava, Quatro Barras (25° 23' 18,73" S; 49° 00' 11,79" O); EB: Engenheiro Bley, Araucária (25° 37' 12,48" S; 49° 44' 33,07" O); GJ: Guajuvira, Araucária (25° 36' 8,41" S; 49° 30' 48,24" O); CP: Serra do Capivari, Campina Grande do Sul (25° 07' 57,64" S; 48° 49' 14" O); CX: Caxetal, Matinhos (25° 41' 1,99" S; 48° 30' 0,54" O); GL: General Lúcio, Araucária (25° 36' 2,18" S; 49° 35' 3,97" O); FP: Floresta do Palmito, Paranaguá (25° 35' 1,36" S; 48° 32' 0,81" O); MP: Morro dos Perdidos, Guaratuba (25° 53' 20,71" S; 48° 57' 26,35" O); P: Piraquara. **UPs** - C: Cambissolo; DP: Depósito psamítico; E: Espodossolo; G: Gleissolo; OO: Organossolo fólico; OX: Organossolo háplico; RL: Neossolo lítóico; RY: Neossolo flúvico. **CHs** - hd: solo hidromórfico; nh: solo não-hidromórfico; sh: solo semi-hidromórfico. *dados cedidos por Kuniyoshi (1993).

TABELA 02 – Características morfológicas e ecológicas de espécies arbóreas amostradas nas Florestas Ombrófilas Densa e Mista, no estado do Paraná:

Espécie	Tipo de folha	Filotaxia	Margem foliar	Textura foliar	Deciduidade	Dispersão	Estágio sucessional
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	Simple	Oposta	Inteira	Cartacea	Semicaducifólia	Zoocórica	Sec* tardia-climácica
<i>Calophyllum brasiliense</i>	Simple	Oposta	Inteira	Coriácea	Perenifólia	Zoocórica	Sec. tardia-climácica
<i>Clusia criuva</i>	Simple	Oposta	Inteira	Coriácea	Perenifólia	Zoocórica	Pioneira
<i>Erythrina crista-galli</i>	Trifoliolada	Alterna	Inteira	Coriácea	Caducifólia	Auto/hidrocórica	Pioneira
<i>Gordonia fruticosa</i>	Simple	Alterna	Serreada	Coriácea	Perenifólia	Anemocórica	Sec. tardia
<i>Ilex dumosa</i>	Simple	Alterna	Serreada	Coriácea	Perenifólia	Zoocórica	Sec. tardia
<i>Ilex theezans</i>	Simple	Alterna	Serreada	Coriácea	Perenifólia	Zoocórica	Sec. inicial-sec. tardia
<i>Luehea divaricata</i>	Simple	Alterna	Serreada	Coriácea	Caducifólia	Anemocórica	Sec. Inicial
<i>Matayba elaeagnoides</i>	Imparipinada	Alterna	Inteira	Cartácea	Perenifólia	Zoocórica	Sec. Inicial-climácica
<i>Myrciaria tenella</i>	Simple	Oposta	Inteira	Membranácea	Perenifólia	Zoocórica	Sec. tardia-climácica
<i>Salix humboldtiana</i>	Simple	Alterna	Serreada	Membranácea	Caducifólia	Anemocórica	Pioneira
<i>Schefflera morototoni</i>	Digitada	Alterna	Inteira	Coriácea	Perenifólia	Zoocórica	Pioneira-sec. inicial
<i>Sebastiania commersoniana</i>	Simple	Alterna	Serreada	Cartácea	Caducifólia	Auto/hidro/zoocórica	Sec. inicial
<i>Tabebuia cassinoides</i>	Simple	Oposta	Serreada	Coriácea	Semicaducifólia	Anemocórica	Sec. Inicial
<i>Tabebuia catarinensis</i>	Digitada	Oposta	Serreada	Coriácea	Caducifólia	Anemocórica	Pioneira-sec. inicial
<i>Tapirira guianensis</i>	Imparipinada	Alterna	Inteira	Cartácea	Perenifólia	Zoocórica	Pioneira-climácica
<i>Vitex megapotamica</i>	Digitada	Oposta	Serreada	Cartácea	Caducifólia	Zoocórica	Sec. tardia-climácica
<i>Weinmannia humilis</i>	Imparipinada	Oposta	Serreada	Cartácea	Perenifolia	Anemocórica	Pioneira-sec. inicial
<i>Weinmannia paulliniifolia</i>	Imparipinada	Oposta	Serreada	Cartácea	Perenifolia	Anemocórica	Pioneira-sec. inicial

Fonte: CARVALHO (2003, 2006). *Sec: secundária.

3.4 COLETA E PREPARO DAS AMOSTRAS

As amostras de madeira destinadas às análises anatômicas foram, em geral, coletadas com auxílio de uma sonda de incremento Pressler, com 12 mm de diâmetro (a 1,30 m acima do solo), ou, em algumas espécies, com formão e martelo, obtendo-se um cubo de madeira com aproximadamente 15 mm de lado, da parte mais externa do xilema (1-2 cm de profundidade).

Após a coleta, as amostras foram armazenadas em álcool etílico 50%. O material foi submetido à fervura com água por 10-20 horas, quando necessário, e seccionado em micrótomo de deslizamento. Foram obtidas secções histológicas de 18 a 22 μm de espessura, orientadas nos três planos de observação: transversal, longitudinal radial e longitudinal tangencial. Estas foram submetidas à dupla coloração com solução de Safrablau (1%), desidratadas em série etílica, fixadas com Acetato de Butila, e montadas em lâminas permanentes, empregando-se a resina sintética *Entellan*. Também foi preparado material dissociado. Este foi submetido à coloração com solução de safranina (1%), desidratado e montado em lâminas permanentes. Tais processos foram realizados nos laboratórios de Anatomia da Madeira da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA/Florestas) e do Departamento de Engenharia Florestal da Universidade Federal do Paraná (UFPR).

3.5 COLETA DE DADOS

As análises quantitativas foram realizadas utilizando-se microscópio fotônico, no Laboratório de Botânica Estrutural e no Laboratório de Morfologia e Ecologia Funcional, ambos do Setor de Ciências Biológicas da UFPR.

Para a quantificação da frequência e do diâmetro do lume dos vasos, os cortes transversais foram fotografados em microscópio óptico e processados no *software Corel Photo Paint*, de modo a gerar imagens monocromáticas em que todos os vasos do campo foram mensurados e contados automaticamente, utilizando-se o *software Sigma Scan-Pro 5.0*. Foram considerados seis campos amostrais por árvore, tendo sido medidos em média 60 vasos por amostra. Tal procedimento possibilitou a medição do diâmetro do lume do vaso (DV), da área

transversal (AV) e da área total de vasos por campo (AC), permitindo a obtenção da porcentagem de área transversal ocupada por vasos: $\%AV = \sum AV/AC \times 100$. Durante a tabulação dos dados, os vasos foram classificados por agrupamento como solitários (1), geminados (2) ou múltiplos (3, 4, 5...), usando-se a média desses valores como índice de agrupamento (AGV). Também foi obtida a frequência de vasos por mm^2 (FV). Foram medidos também o comprimento dos elementos de vaso (CEV); altura (AR) e largura dos raios (LR); das fibras, o comprimento (CF), largura (LF), e espessura das paredes (EPF). Destas características foram obtidas 30 medidas por árvore, utilizando-se a ocular com escala graduada do microscópio óptico. Foram estimados também os índices de vulnerabilidade ($V = DV/FV$) e mesomorfia ($M = V \times CEV$), considerando as implicações funcionais na eficiência de condução e segurança do xilema, relacionadas aos vasos, conforme proposto por CARLQUIST (2001). As características mais relevantes foram fotografadas no Laboratório de Anatomia da Madeira, do Departamento de Engenharia e Tecnologia Florestal da UFPR e no Laboratório de Botânica Estrutural do Setor de Ciências Biológicas da UFPR.

3.6 ANÁLISE DE DADOS

Para todas as variáveis quantitativas foram calculadas as médias e respectivos desvios-padrão. Foi utilizado Shapiro-Wilk, para testar a normalidade dos dados. Quando as pressuposições de normalidade não foram atendidas, realizou-se a transformação logarítmica dos dados. Foi realizada análise de variância (*one way ANOVA*) e as médias foram comparadas pelos testes “t” e Duncan, com um nível de significância de 5% ($p=0,05$). Os dados foram padronizados para as análises multivariadas, utilizando-se a seguinte fórmula: $x = (\text{média da espécie} - \text{média geral}) / \text{desvio padrão}$. Para avaliar o grau de similaridade entre as espécies estudadas foi realizada uma análise de agrupamento (*Cluster analysis*), utilizando-se o método *Ward's* como algoritmo. As análises de agrupamento foram consideradas significativas com índice cofenético superior a 0,7. Também foi utilizada a análise de componentes principais (ACP), a fim de compreender melhor a estrutura dos dados, buscando-se através do conjunto de variáveis identificar as que mais contribuem para a variação dos dados. Para tais análises, utilizou-se o programa Past, versão 1.34 (Hammer *et al.* 2001).

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 ANATOMIA COMPARATIVA INTERESPECÍFICA

4.1.1 Anéis de crescimento

Nas espécies estudadas predomina a ocorrência de porosidade difusa, com camadas de crescimento distintas, principalmente marcadas pelo achatamento radial das paredes das fibras (AF) e espessamento de suas paredes (EF), embora haja variação quanto à nitidez no limite de cada camada e à estrutura anatômica ao longo dessas. Apenas em *Clusia criuva* e *Calophyllum brasiliense* não foi possível distinguir camadas de crescimento (Tabela 3). CALLADO *et al.* (2001a) também relatam ausência de anel distinto em *C. brasiliense*, em floresta hidrófila.

Nas espécies amostradas em Floresta Ombrófila Mista Aluvial, com exceção de *Luehea divaricata* e *Matayba elaeagnoides*, nota-se a tendência de formação de porosidade em anel semicircular, com variações no diâmetro e na frequência de vasos no lenho inicial e/ou tardio (Figura 1A-C). Segundo ALVES e ANGYALOSSY (2000), espécies ocorrentes em regiões brasileiras sujeitas à sazonalidade térmica tendem a desenvolver algum padrão de distribuição de vasos diferente da porosidade difusa.

É provável que as camadas de crescimento identificadas por diferentes padrões anatômico-estruturais representem ciclos anuais de incremento do xilema secundário em diversas das espécies estudadas, especialmente naquelas sujeitas à sazonalidade térmica, como as ocorrentes em Floresta Ombrófila Densa Altomontana e Floresta Ombrófila Mista. É comum também a formação de anéis anuais em espécies arbóreas caducifólias (WORBES, 1999), caso de diversas espécies estudadas (*Erythrina crista-galli*, *Luehea divaricata*, *Sebastiania commersoniana*, *Salix humboldtiana*, *Tabebuia catarinensis* e *Vitex megapotamica*).

TABELA 03 – Características das camadas de crescimento do xilema secundário de espécies amostradas nas Florestas Ombrófilas Densa e Mista, no estado do Paraná.

Espécie	Distinção	Transição	AF	EF	VDV	VFV	Porosidade
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	dt	gr	X	X	X	X	sc
<i>Calophyllum brasiliense</i>	id	-	-	-	-	-	df
<i>Clusia criuva</i>	id	-	-	-	-	-	df
<i>Erythrina crista-galli</i>	dt	gr	X	-	X	X	sc
<i>Gordonia fruticosa</i>	dt	gr	X	-	-	-	df
<i>Ilex dumosa</i>	dt	ab	X	-	-	-	df
<i>Ilex theezans</i>	dt	ab	X	-	-	-	df
<i>Luehea divaricata</i>	dt	gr	X	-	-	-	df
<i>Matayba elaeagnoides</i>	dt	ab	X	X	-	-	df
<i>Myrciaria tenella</i>	dt	gr	X	X	X	X	sc
<i>Salix humboldtiana</i>	dt	gr	X	X	X	X	sc
<i>Schefflera morototoni</i>	dt	gr	X	X	-	-	df
<i>Sebastiania commersoniana</i>	dt	ab	X	X	X	X	sc
<i>Tabebuia catarinensis</i>	dt	ab	X	X	-	-	df
<i>Tapirira guianensis</i>	pd	ab	X	-	-	-	df
<i>Vitex megapotamica</i>	dt	ab	X	-	X	X	sc
<i>Weinmannia humilis</i>	dt	ab	X	-	-	-	df
<i>Weinmannia paulliniifolia</i>	dt	ab	X	-	-	-	df

AF: achatamento radial das paredes das fibras no lenho tardio; **EF:** espessamento das paredes das fibras no lenho tardio; **VDV:** variação nos diâmetros de vasos ao longo da camada; **VFV:** variação na frequência de vasos ao longo da camada. **Distinção** – **dt:** camadas distintas; **id:** indistintas; **pd:** pouco distintas. **Transição** - **ab:** abrupta; **gr:** gradual. **Porosidade** - **df:** difusa; **sc:** em anél semicircular.

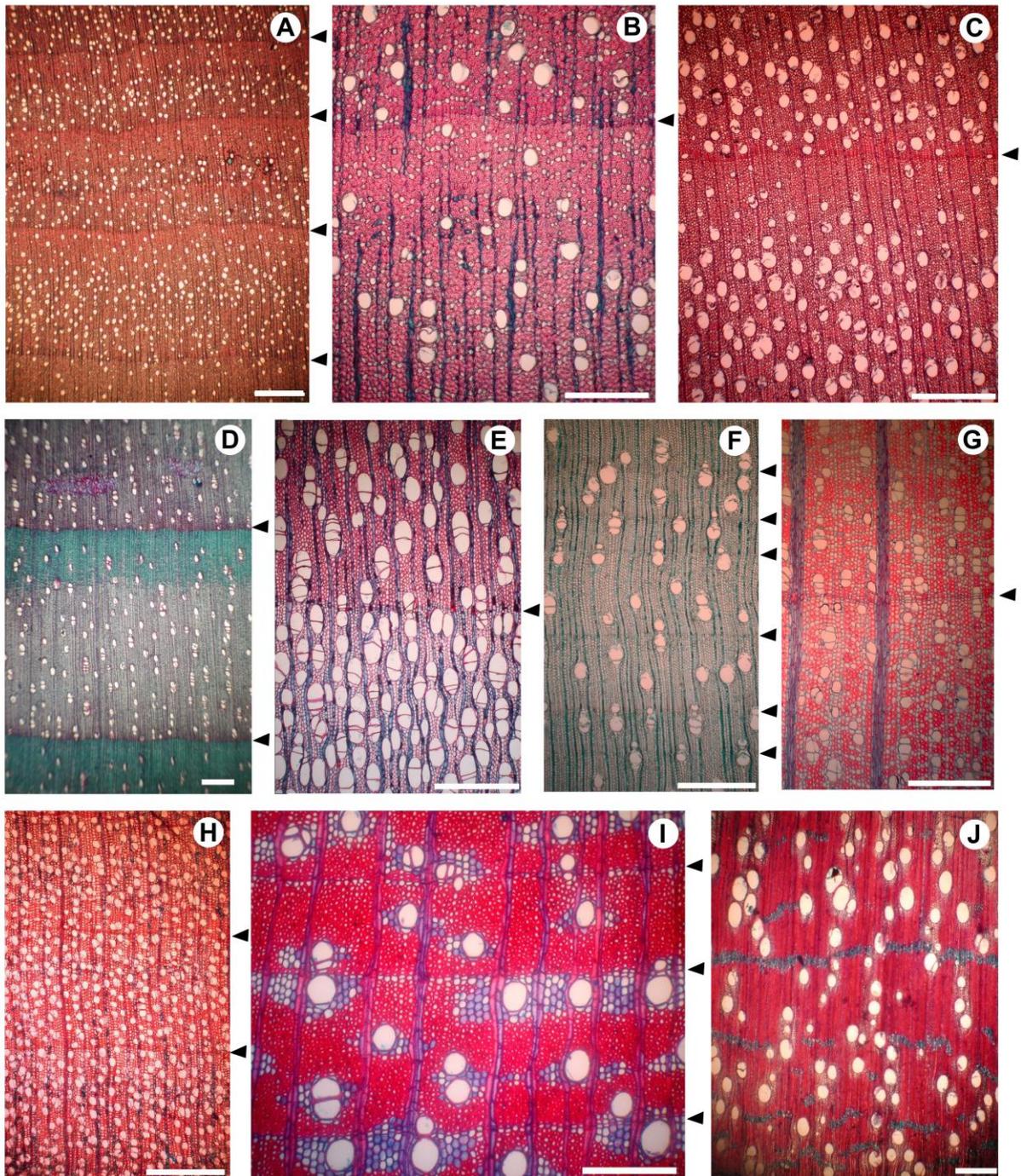


FIGURA 01 – Padrões das camadas de crescimento no xilema secundário de espécies arbóreas amostradas nas Florestas Ombrófilas Densa e Mista, no estado do Paraná, observados em seção transversal. A-B: *Myrciaria tenella*; C: *Blepharocalyx salicifolius*; D: *Sebastiania commersoniana*; E: *Salix humboldtiana*; F: *Matayba elaeagnoides*; G: *Ilex theezans*; H: *Weinmannia humilis*; I: *Tabebuia catarinensis*; J: *Calophyllum brasiliense*. Escala com 500 μm .

A maior parte dos estudos dendrocronológicos/dendroecológicos em climas tropicais e subtropicais investigam a formação de anéis de crescimento em ambientes com sazonalidade hídrica, especialmente onde ocorre um período bem definido de déficit hídrico (VETTER & BOTOSSO, 1989; LISI *et al.*, 2008; WORBES, 1999; MARCATI *et al.*, 2006).

São menos comuns as informações referentes à formação de anéis em espécies que não estão sujeitas à déficit hídrico sazonal, mas que apresentam algum outro tipo de sazonalidade, como as espécies de Floresta Ombrófia Densa Altomontana e Ombrófila Mista, sujeitas à baixas temperaturas no inverno, e aquelas sujeitas a regimes de inundação em planícies aluviais.

A dormência cambial e a formação de anéis anuais podem ser induzidas não apenas por período seco, mas também, em determinadas espécies, por períodos de saturação hídrica do solo (WORBES, 1995; BOTOSSO *et al.*, 2000). Portanto, camadas distintas de crescimento ocorrem com frequência em espécies adaptadas a solos sujeitos à inundação (WORBES, 1995; CALLADO *et al.* 2001b; SCHONGART *et al.* 2002; CALLADO *et al.* 2004; COSMO, 2008).

Variações intra-específicas nesta característica podem ocorrer, em função da condição pedológica. Em *Alchornea triplinervea* Müll.Arg. e *A. sidifolia*, CALLADO *et al.* (2001a) 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*, Baill. LUCHI (2004) constatou a presença de camadas distintas apenas nas árvores crescendo em solo bem drenado, sendo indistintas em solos sujeitos à saturação hídrica. COSMO (2008) constatou a ocorrência de camadas distintas em *Sebastiania commersoniana*, tanto em solo hidromórfico, quanto em solo fortemente drenado.

Embora a formação dos anéis de crescimento em espécies de solos hidromórficos possam ser decorrentes de fatores diversos (CALLADO *et al.* 2001b), frequentemente ela é regida pelo pulso das cheias, que provocam a queda das folhas, a diminuição da atividade cambial e a consequente formação de anéis de crescimento (WORBES, 1995; SCHONGART *et al.* 2002). Segundo CALLADO *et al.* (2001b), *Tabebuia cassinoides* possui anéis anuais, cuja formação se dá por influência deste processo.

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 eventuais danos causados às árvores (SCHWEINGRUBER, 1996). Este autor revisa uma série de trabalhos de dedrocronologia em ambientes fluviais, 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. GRAU *et al.* (2003) identificam *Salix humboldtiana*, por exemplo, como uma das espécies potenciais para estudos dendroecológicos em florestas subtropicais, nos ambientes ripários em que ocorre.

As espécies amostradas típicas da Floresta Ombrófila Densa Altomontana (*Weinmannia humilis* e *T. catarinensis*) também apresentam camadas de crescimento bem marcadas e bastante estreitas, provavelmente em função das condições climáticas extremas desses ambientes. Esta característica também foi observada em *Drimys brasiliensis* e *Podocarpus sellowii*, nestes mesmos locais (GOGOSZ *et al.*, 2004).

Trabalhos futuros com as espécies aqui estudadas poderão identificar quais os fatores preponderantes na formação das camadas de crescimento, bem como sua intensidade, duração e recorrência. É possível que várias dessas espécies possam ser usadas em estudos dendroecológicos, considerando sua importância como indicadoras das condições ambientais em que ocorrem, desde que constatado se tratar de anéis anuais de crescimento. Para isso é necessário o acompanhamento da atividade cambial, a partir da instalação de dendrômetros e/ou marcação cambial. Além disso, deve-se levar em conta que as camadas de crescimento resultam da interação entre a propensão genética de cada espécie para sua formação e fatores ambientais (climáticos, edáficos e ecofisiológicos).

4.1.2 Análise de componentes principais e de agrupamento

Considerando a análise de componentes principais, nota-se que 72% da variação nos dados é explicada pelos três primeiros eixos ou componentes. No primeiro, responsável por 36% da variação, destacam-se o comprimento de elementos de vaso (CEV), a espessura da parede das fibras (EPF), largura (LF) e comprimento das fibras (CF), além da altura dos raios (AR). O segundo eixo (23%) está relacionado ao diâmetro (DV) e frequência de vasos (FV) e à largura dos raios (LR). No terceiro eixo (13%) destaca-se o agrupamento dos vasos (AGV) como variável mais importante (Tabela 4).

TABELA 04 - Análise de Componentes Principais utilizando características anatômicas do xilema secundário de espécies amostradas nas Florestas Ombrófilas Densa e Mista, no estado do Paraná.

Variáveis	Componentes Principais			
	1	2	3	4
Agrupamento de vasos	0.21	0.27	-0.80	0.44
Diâmetro de vasos	-0.24	0.82	0.33	0.14
Porcentagem de área de vaso	0.33	-0.30	0.53	0.64
Frequência de vasos	0.32	-0.74	0.12	-0.24
Comprimento de elemento de vaso	0.84	-0.43	-0.06	0.08
Comprimento de fibra	0.67	-0.04	-0.12	-0.09
Largura de fibra	0.80	0.24	0.08	0.31
Espessura da parede da fibra	0.85	0.05	0.15	-0.20
Altura de raio	0.71	0.41	-0.25	-0.25
Largura de raio	0.48	0.73	0.33	-0.21
Porcentagem da variância explicada	35.63	23.40	12.53	9.27

O primeiro componente reúne principalmente as características anatômicas diretamente relacionadas às dimensões axiais das células do xilema (CV, CF, AR), bem como às características das fibras (EPF, LF, CF). O segundo e o terceiro eixos estão relacionados ao arranjo transversal dos elementos do xilema (DV, FV, LR e AGV).

Nota-se que as variações entre as características das fibras (CF, LF e EPF) e dos vasos (DV e FV) tendem a ser ortogonais, com exceção do CEV, considerando os dois primeiros eixos da ACP (Figura 2A). Portanto, em termos funcionais, pode-se admitir que o primeiro eixo relaciona-se aos fatores biomecânicos do xilema secundário, e o segundo e terceiro eixos aos aspectos mais diretamente ligados à condução hídrica.

JACOBSEN *et al.* (2007) observaram padrão semelhante em arbustos da África do Sul, com divisão na ACP entre variáveis biomecânicas e hidráulicas do xilema. MARTÍNEZ-CABRERA *et al.* (2009), estudando arbustos em latitudes

subtropicais das Américas do Norte e do Sul, também notaram a separação das características das fibras e dos vasos (à exceção da EPF) em eixos de variação distintos.

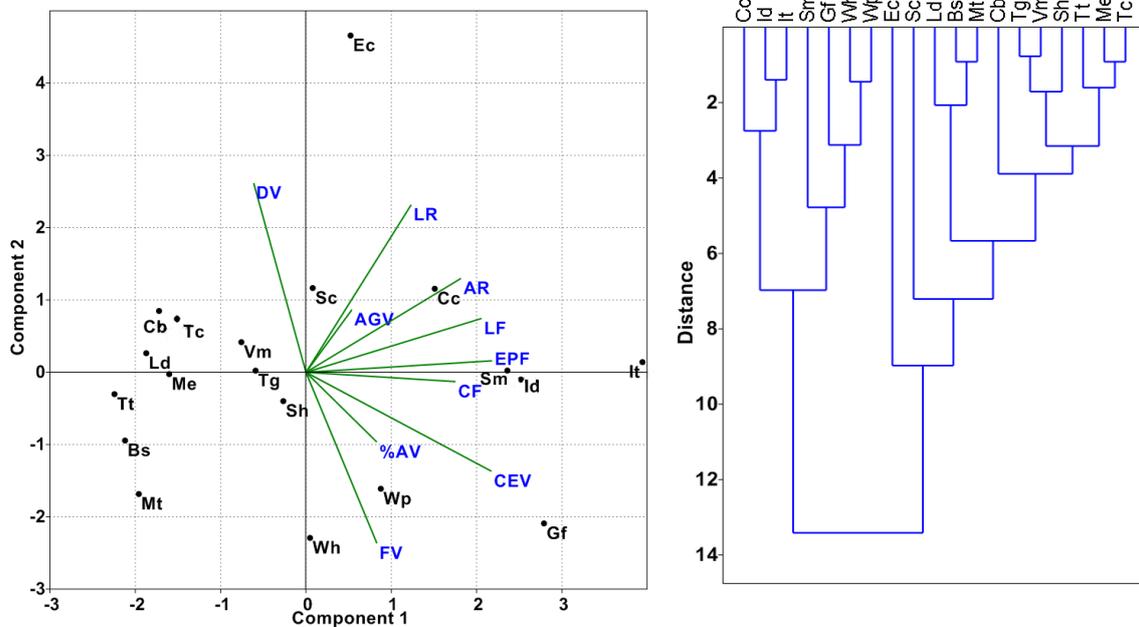


FIGURA 02 – Análise de Componentes Principais (A) e Análise de Agrupamento (B), utilizando variáveis anatómicas do xilema secundário de espécies amostradas nas Florestas Ombrófilas Densa e Mista, no estado do Paraná. Bs: *Blepharocalyx salicifolius*, Cb: *Calophyllum brasiliense*, Cc: *Clusia criuva*, Ec: *Erythrina crista-galli*, Gf: *Gordonia fruticosa*, Id: *Ilex dumosa*, It: *Ilex theezans*, Ld: *Luehea divaricata*, Me: *Matayba elaeagnoides*, Mt: *Myrciaria tenella*, Sc: *Sebastiania commersoniana*, Sm: *Schefflera morototoni*, Sh: *Salix humboldtiana*, Tc: *Tabebuia cassinoides*, Tg: *Tapirira guianensis*, Tt: *Tabebuia catarinensis*, Vm: *Vitex megapotamica*, Wh: *Weinmannia humilis*, Wp: *Weinmannia paulliniifolia*.

Na análise de agrupamento, formam-se dois grupos principais (Figura 2B). O primeiro (Grupo A) com as espécies que ocorrem principalmente em ambientes bem drenados, com solos não-hidromórficos (e.g.: *Ilex theezans*, *Gordonia fruticosa*, *Weinmannia paulliniifolia*, *Clusia criuva*) da Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas, e/ou na Floresta Ombrófila Densa Altomontana (e.g.: *I. theezans*, *W. paulliniifolia*, *W. humilis*, *G. fruticosa*), além de *Ilex dumosa*, espécie típica da Floresta Ombrófila Mista Montana. O segundo (Grupo B), à exceção de *Tabebuia catarinensis*, reúne as espécies com ocorrência em solos hidromórficos da Formação Pioneira Fluvio-lacustre ou na Floresta Ombrófila Mista Aluvial, sejam elas especialistas (e.g.: *T. cassinoides*, *Erythrina crista-galli*, *Salix humboldtiana*, *Calophyllum brasiliense*) ou generalistas (e.g.: *Sebastiania commersoniana*, *Luehea divaricata*, *Blepharocalyx salicifolius*, *Myrciaria tenella*, *Tapirira guianensis*, *Vitex*

megapotamica e *Matayba elaeagnoides*). Ocorre também uma aproximação das espécies de mesmo gênero (*Weinmannia sp.*, *Ilex sp.*, e *Tabebuia sp.*), indicando possível influência filogenética no agrupamento das espécies estudadas.

Ainda que seja pequeno o número de espécies aqui estudadas para uma extrapolação em nível de flora, as tendências observadas neste estudo podem ser plausivelmente discutidas em termos funcionais, considerando o papel chave que diversas dessas espécies exercem nos ecossistemas em que ocorrem.

As espécies do Grupo A apresentam em geral maiores valores de CF, LF, EPF, AR, CEV e FV, enquanto as do Grupo B têm, em média, menores valores para estas características e maiores valores de DV (Tabela 5).

TABELA 05 – Variáveis anatômicas do xilema (média ± desvio padrão) de espécies amostradas em diferentes áreas do estado do Paraná.

	Grupo A	Grupo B	Geral
	Média ± s	Média ± s	Média
Agrupamento de vasos – AGV	1,82 ± 0,46 a	1,61 ± 0,39 a	1,72
Porcentagem de área de vasos - %AV	14,58 ± 4,37 a	11,67 ± 4,74 a	13,12
Diâmetro de vaso - DV (µm)	51,26 ± 15,84 b	96,00 ± 50,88 a	73,63
Frequência de vasos - FV (vasos.mm⁻¹)	88,97 ± 53,34 a	27,93 ± 24,31 b	58,45
Comprimento de elemento de vaso – CEV (µm)	940,36 ± 250,55 a	410,16 ± 128,49 b	675,26
Comprimento de fibra – CF (µm)	1482,08 ± 437,97 a	1103,44 ± 296,34 b	1292,76
Largura de fibra – LF (µm)	26,46 ± 4,13 a	20,45 ± 4,83 b	23,46
Espessura da parede da fibra – EPF (µm)	4,91 ± 0,94 a	3,51 ± 0,54 b	4,21
Altura do raio – AR (µm)	800,50 ± 483,50 a	349,21 ± 262,73 b	574,86
Largura do raio – LR (µm)	68,48 ± 32,91 a	44,81 ± 58,38 b	56,65
Vulnerabilidade – VN	1,06 ± 1,04 b	13,74 ± 28,29 a	7,40
Mesomorfia – MS	984,56 ± 968,49 b	3940,98 ± 597,54 a	2462,77

Grupo A: *Clusia criuva*, *Ilex dumosa*, *Ilex theezans*, *Schefflera morototoni*, *Gordonia fruticosa*, *Weinmannia humilis*, *Weinmannia paulliniifolia*. Grupo B: *Blepharocalyx salicifolius*, *Calophyllum brasiliense*, *Erythrina cristagalli*, *Luehea divaricata*, *Matayba elaeagnoides*, *Myrciaria tenella*, *Sebastiania commersoniana*, *Salix humboldtiana*, *Tabebuia cassinoides*, *Tapirira guianensis*, *Tabebuia catarinensis*, *Vitex megapotamica*. s - desvio padrão; médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste t, à probabilidade de 0,05.

No conjunto de espécies estudadas por MARTÍNEZ-CABRERA *et al.* (2009), as características das fibras foram as variáveis que tiveram maior correlação com a precipitação média anual e que melhor explicaram as variações de densidade da madeira. Esta, por sua vez, é uma característica que integra muitos fatores do xilema relacionados à tolerância ao estresse hídrico e à resistência mecânica das espécies (JACOBSEN *et al.*, 2007), além de estar frequentemente relacionada ao ritmo de crescimento, à longevidade e ao *status* sucessional das espécies lenhosas (ZANNE *et al.*, 2010).

Considerando o comprimento das fibras (CF) e a espessura da parede das mesmas (EPF), é provável que as espécies do Grupo A possuam xilema com maior resistência mecânica, uma vez que fibras mais longas tendem a ser mais resistentes (CARLQUIST, 2001) e paredes mais espessas e mais lignificadas proporcionam maior rigidez à madeira (NIKLAS *et al.*, 2000). No entanto, no presente trabalho não foi possível definir uma tendência clara quanto a estes aspectos, uma vez que a resistência mecânica irá depender de outros fatores não investigados a fundo neste trabalho (e.g.: densidade da madeira, porcentagem de parênquima axial e radial, etc.).

Ao contrário das variáveis relacionadas às fibras, as tendências relacionadas às características de vasos (Tabela 6) são mais detalhadamente discutidas, em função da grande quantidade de dados disponíveis em vasta literatura.

Nota-se que as variações no comprimento de elementos de vaso, com menores valores em espécies de solo hidromórfico, diferem do que é normalmente relatado na literatura. Segundo CARLQUIST (1975), o valor de elementos de vaso mais curtos está relacionado à maior resistência estrutural às fortes pressões negativas, às quais pode estar sujeito o xilema de determinadas espécies. Outros fatores também podem afetar tal resistência, como, por exemplo, a relação da espessura da parede do vaso com o diâmetro de seu lume e as características da matriz do xilema que envolve os vasos (JACOBSEN *et al.*, 2007). Elementos de vaso mais curtos também podem isolar melhor bolhas de ar em caso de cavitação, tendo, portanto, valor adaptativo em situações de aridez, enquanto que elementos vasculares mais longos são correlacionados com sítios méxicos (CARLQUIST, 2001) e com espécies higrófilas (BAAS *et al.*, 1983).

Por outro lado, os altos valores de diâmetro de vaso (DV) e baixos valores de frequência de vasos (FV) nas espécies típicas de solos hidromórficos têm importantes implicações funcionais e se aproximam dos valores observados em diversas outras espécies adaptadas a esta condição, tais como *Croton urucurana* (LUCHI, 2004); *Annona glabra* (YÁÑEZ-ESPINOSA & TERRAZAS, 2001); *Citharexylum myrianthum* e *Pera glabrata* (BARROS *et al.*, 2001).

TABELA 06 – Características dos elementos condutores do xilema secundário (média ± desvio padrão) de espécies amostradas em diferentes áreas do estado do Paraná.

Espécie	PP	AGV	%AV	DV (μm)	FV ($\text{V}\cdot\text{mm}^2$)	CEV (μm)	VN	MS
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	simples	1,00	14,32 \pm 02	66,47 \pm 05	42,83 \pm 04	464,77 \pm 34	1,57	730,34
<i>Calophyllum brasiliense</i>	simples	1,00	12,79 \pm 03	170,72 \pm 19	5,31 \pm 01	510,69 \pm 67	34,28	17379,33
<i>Clusia criuva</i>	simples	1,87	10,44 \pm 04	62,89 \pm 05	33,65 \pm 07	661,45 \pm 210	1,93	1339,02
<i>Erythrina crista-galli</i>	simples	1,63	9,59 \pm 02	220,90 \pm 31	2,39 \pm 0,7	160,00 \pm 7,4	98,75	15761,30
<i>Gordonia fruticosa</i>	escalariforme	1,42	16,60 \pm 02	40,76 \pm 05	128,30 \pm 14	1298,65 \pm 16	0,32	416,98
<i>Ilex dumosa</i>	escalariforme	2,47	10,91 \pm 03	40,58 \pm 01	81,46 \pm 16	924 \pm 180	0,51	460,73
<i>Ilex theezans</i>	escalariforme	2,28	9,93 \pm 02	45,31 \pm 07	62,39 \pm 15	1173,02 \pm 102	0,78	923,67
<i>Luehea divaricata</i>	simples	1,84	10,87 \pm 02	99,90 \pm 10	13,57 \pm 04	325,62 \pm 11	7,81	2537,96
<i>Matayba elaeagnoides</i>	simples	1,79	8,57 \pm 03	74,66 \pm 16	18,56 \pm 01	443,20 \pm 11	4,07	1813,49
<i>Myrciaria tenella</i>	simples	1,02	11,22 \pm 02	39,53 \pm 05	91,86 \pm 19	431,20 \pm 19	0,45	192,99
<i>Salix humboldtiana</i>	simples	1,82	24,59 \pm 05	83,26 \pm 07	44,37 \pm 10	508,43 \pm 18	1,97	996,90
<i>Schefflera morototoni</i>	escalariforme	2,01	14,57 \pm 0,8	82,04 \pm 15	29,64 \pm 10	1009,09 \pm 87	3,04	2998,86
<i>Sebastiania commersoniana</i>	simples	2,08	8,27 \pm 02	88,39 \pm 07	16,01 \pm 02	605,57 \pm 76	5,52	3342,71
<i>Tabebuia cassinoides</i>	simples	1,77	6,68 \pm 00	103,20 \pm 07	11,40 \pm 02	380,60 \pm 00	9,05	2942,82
<i>Tabebuia catarinensis</i>	simples	1,52	7,79 \pm 02	54,66 \pm 10	34,72 \pm 16	234,14 \pm 00	2,08	469,39
<i>Tapirira guianensis</i>	escalariforme	2,01	11,10 \pm 02	75,38 \pm 12	26,18 \pm 10	520,64 \pm 71	3,47	1895,74
<i>Vitex megapotamica</i>	simples	1,82	14,12 \pm 03	80,45 \pm 10	27,99 \pm 09	337,06 \pm 29	3,13	1069,62
<i>Weinmannia humilis</i>	escalariforme	1,35	21,19 \pm 07	38,78 \pm 04	176,82 \pm 62	608,24 \pm 60	0,25	147,55
<i>Weinmannia paulliniifolia</i>	escalariforme	1,36	18,42 \pm 06	48,49 \pm 09	110,49 \pm 60	907,53 \pm 286	0,59	605,13

PP: tipo de placa de perfuração; AGV: agrupamento de vasos; %AV: percentual da área transversal do xilema ocupada por vasos; DV: diâmetro de vasos; FV: Frequência de vasos por mm^2 ; CEV: comprimento de elementos de vaso; VN: vulnerabilidade; MS: mesomorfia.

Vasos de maior diâmetro têm maior capacidade de condução hidráulica (ZIMMERMANN, 1983; SPERRY, 2003; MAUSETH & STEVENSON, 2004), sendo a condutância hídrica proporcional à quarta potência de seu raio (ZIMMERMANN, 1983). No entanto, a maior capacidade de condução tem um preço, em termos funcionais. Sistemas condutores com maior porcentagem de vasos largos, embora menos resistentes ao fluxo hídrico, são mais suscetíveis à cavitação, quando comparados aos sistemas com maior percentual de vasos de pequeno diâmetro (MAUSETH & STEVENSON, 2004; CARLQUIST, 2001).

A frequência de vasos também 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 frequências normalmente ocorrem em espécies de florestas tropicais úmidas (CARLQUIST, 2001). Segundo ZIMMERMANN (1974, 1982, 1983), isso ocorre porque maior quantidade de elementos de vasos resulta em maior segurança do xilema, servindo como um importante fator de redundância do sistema condutivo e tendo, portanto, valor adaptativo para plantas sujeitas ao déficit hídrico.

Constatou-se uma correlação negativa entre diâmetro e frequência de vasos (DV x FV) para as espécies estudadas (Figura 03). Entre vários ajustes testados, o que melhor descreve tal relação é o modelo de potência: $FV=97414.DV^{-2.323}$ (com $r=0.85$ e erro padrão=25.33)

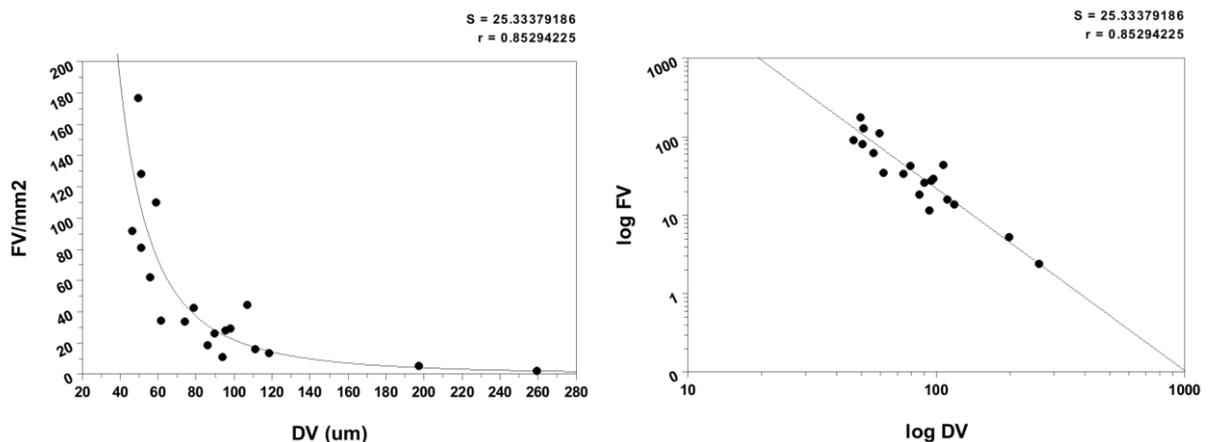


FIGURA 03 – Correlação entre diâmetro de vasos e frequência de vasos do xilema secundário de espécies amostradas nas Florestas Ombrófilas Densa e Mista, no estado do Paraná. DV: diâmetro de vaso; FV: frequência de vasos; Log FV: logaritmo de FV.

Esta relação negativa DV x FV é um padrão identificado tanto em floras amplas (CARLQUIST, 1975; MARTÍNEZ-CABRERA *et al.*, 2009; ZANNE *et al.*, 2010; MARTÍNEZ-CABRERA *et al.*, 2011; FICHTLER e WORBES, 2012), quanto em

grupos taxonômicos mais ou menos restritos (LENS *et al.*, 2003), e é resultante do balanço entre a eficiência condutiva e a segurança do xilema contra a cavitação.

A variação destas características nas espécies estudadas resulta em diferentes padrões de porosidade do xilema secundário (Figura 4).

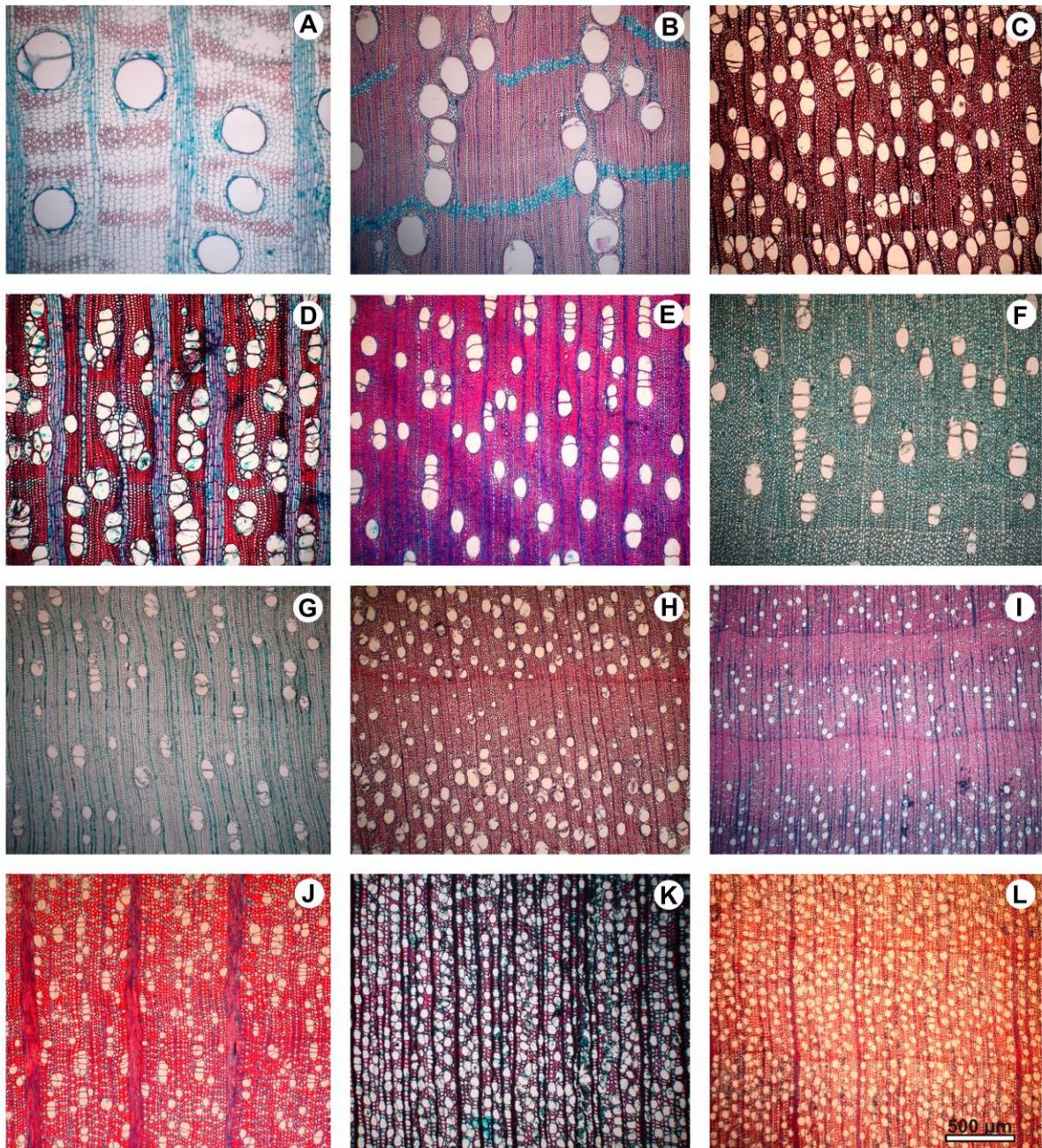


FIGURA 04 – Padrões de porosidade do xilema secundário de espécies amostradas nas Florestas Ombrófilas Densa e Mista, no estado do Paraná, em seção transversal. A: *Erythrina crista-galli*; B: *Calophyllum brasiliense*; C: *Salix humboldtiana*; D: *Schefflera morototoni*; E: *Tapirira guianensis*; F: *Luehea divaricata*; G: *Matayba elaeagnoides*; H: *Blepharocalyx salicifolius*; I: *Myrciaria tenella*; J: *Ilex theezans*; K: *Gordonia fruticosa*; L: *Weinmannia humilis*. Escala com 500 µm.

Nota-se que *Weinmannia humilis* e *Tabebuia catarinensis* (Tabela 5), que ocorrem predominantemente em floresta altomontana, possuem porosidade semelhante àquelas espécies que ocorrem nas condições de menor disponibilidade

hídrica da planície litorânea (e.g.: *Gordonia fruticosa*, *Weinmannia paulliniifolia*, *Clusia criuva* e *Ilex theezans*). Isto sugere que há certa convergência das respostas do xilema à condição de xeromorfia da planície costeira e às baixas temperaturas dos ambientes altomontanos. Isto provavelmente se explica pelo fato de ambos os fatores (déficit hídrico e baixas temperaturas) representarem risco de cavitação e embolia (TYREE e EWERS 1991; HACKE e SPERRY, 2001), exercendo pressão seletiva que favorece espécies com vasos mais estreitos e em maior quantidade. Além disso, nesses dois ambientes é comum a ocorrência de solos com características nutricionais restritivas (EMBRAPA, 1999), que explicam parcialmente uma série de caracteres “xeromórficos” das espécies que neles ocorrem (DE PAULA, 2008).

Ao contrário do diâmetro e da frequência de vasos, a porcentagem de área ocupada por vasos (%AV) não contribuiu significativamente para a variação entre as espécies estudadas. Segundo ZIMMERMANN (1983), a área de vasos isoladamente pouco representa em termos funcionais, uma vez que para uma mesma %AV, a capacidade de condução do xilema pode variar muito, em função do diâmetro desses elementos.

CARLQUIST (1975) fornece dados de área transversal para diversas categorias de eudicotiledôneas. De acordo com seus resultados, arbustos de deserto têm em média 18% da área transversal do xilema ocupada por vasos, enquanto que espécies de sítios méxicos têm em torno de 25%. O autor não fornece, no entanto, dados para espécies higrófitas ou hidrófitas. No presente estudo, considerando todas as amostras analisadas, a %AV varia de 5% a 20%, com exceção de *W. humilis* e *W. paulliniifolia* (11-28%) e *Salix humboldtiana* (20-33%).

Há, provavelmente, um limite máximo de %AV, a partir do qual o aumento da eficiência condutiva resultante é acompanhado de uma diminuição da resistência mecânica do xilema. No caso de *Salix humboldtiana*, que possui fibras com paredes relativamente finas, é provável que o grande volume da madeira ocupado por vasos resulte em menor resistência mecânica, quando comparado às demais espécies. Um indício disto é a arquitetura de copa peculiar da espécie nas áreas de ocorrência natural, onde frequentemente ocorre tombamento da árvore e o desenvolvimento do tronco praticamente na horizontal, sobre a superfície do solo (BARDDAL, 2006; CURCIO, 2006).

4.1.3 Índices de vulnerabilidade e mesomorfia

Entre as espécies estudadas ocorre variação considerável nos valores de Vulnerabilidade e Mesomorfia, desde 0,25 de vulnerabilidade e 148 de mesomorfia, em *Weinmannia humilis*, até 99 de vulnerabilidade e 15761 de mesomorfia, em *Erythrina crista-galli*. Os maiores valores são observados nas espécies típicas de solos hidromórficos e os menores valores nas espécies mais adaptadas a solos bem drenados e naquelas típicas de ambientes altomontanos.

Em espécies xerófitas os valores desses índices tendem a ser baixos, 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 vulnerabilidade e mesomorfia são normalmente maiores para espécies mesófitas - como o próprio nome do índice sugere - quando comparadas às xerófitas. São, porém, relativamente escassos os trabalhos de anatomia ecológica com espécies higrófilas e hidrófilas, dificultando a identificação de tendências para estes índices ao longo de todo gradiente de umidade, sob o qual as espécies lenhosas se distribuem.

Considerando as espécies do Grupo A resultante da análise de agrupamento (*Ilex dumosa*, *I. theezans*, *Gordonia fruticosa*, *Schefflera morototoni*, *W. paulliniifolia*, *W. humilis*, *Clusia criuva*) obtêm-se uma média de 1,06 de vulnerabilidade e 984,56 de mesomorfia. Para o segundo grupo, onde predominam espécies higrófitas e hidrófitas, a média de vulnerabilidade é 13,74 e de mesomorfia 3941. Considerando apenas as especialistas em solos hidromórficos (*Calophyllum brasiliense*, *E. crista-galli*, *Salix humboldtiana*, *Sebastiania commersoniana*, *Tabebuia cassinoides*) a média de vulnerabilidade é de 28, e de mesomorfia 7743.

Embora haja uma tendência geral para as espécies analisadas, algumas exceções ocorrem, tal como em *Myrciaria tenella*, que, apesar de ocorrer frequentemente em solos hidromórficos, apresenta características do xilema semelhantes às espécies típicas de solos bem drenados. *M. tenella* ocorre com frequência no sub-bosque da Floresta Ombrófila Mista Aluvial. Embora apresente pequeno porte e crescimento lento, sua capacidade de tolerar a sombra e a saturação hídrica do solo permite que a mesma ocupe um nicho em que poucas espécies arbóreas seriam capazes de competir.

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. Mesmo entre espécies crescendo em condições similares, variações nas respostas anatômicas às condições ecológicas podem ocorrer, dada a grande diversidade de estratégias adaptativas desenvolvidas ao longo da evolução (CARLQUIST, 2001).

Além disso, espécies ocorrendo em um mesmo local podem ocupar nichos ecológicos distintos, mais ou menos amplos, sobrepostos ou não (GILLER, 1984). Como exemplos, podemos citar *C. brasiliense* e *I. theezans*, na planície litorânea, e *E. crista-galli*, *S. commersoniana* e *Myrciaria tenella*, na Floresta Ombrófila Mista Aluvial. Em função disso, a simplificação das variáveis ambientais em termos macroclimáticos (e.g.: precipitação, evapotranspiração potencial, temperatura média etc.) e/ou geográficos (latitude e altitude), pode ofuscar as respostas das espécies aos fatores microclimáticos e edáficos, que podem atuar mais diretamente sobre elas.

Isto poderia, em parte, explicar a ausência de correlação entre variáveis anatômicas e fatores macroclimáticos e/ou geográficos, como constatado por LENS *et al.* (2003), FISHER *et al.* (2007) e TERRAZAS *et al.* (2008). O uso impreciso da altitude e da latitude como indicadores de variações ambientais pode dificultar a interpretação dos resultados de estudos comparativos (FISHER *et al.*, 2007).

Atualmente, a crescente disponibilidade de dados sobre as regiões tropicais e subtropicais, e a maior facilidade de transmissão da informação em nível global, permitem que os estudos de morfologia funcional contemplem um grande número de espécies. No entanto, a diversidade de nichos ocupados pelas espécies lenhosas e a grande heterogeneidade ambiental de tais regiões (MAACK, 1968; WALTER, 1986; RODERJAN *et al.*, 2002; AB'SABER, 2003), implicam na necessidade de investigações em nível local, que partam de uma compartimentação adequada dos ambientes, e do conhecimento acerca da auto-ecologia das espécies.

Uma das formas de se atingir tal objetivo é a seleção de espécies dominantes, em ambientes cujas características pedológicas, microclimáticas e fitossociológicas sejam razoavelmente bem conhecidas. A discriminação das espécies quanto à amplitude dos nichos que ocupam, também pode contribuir para uma interpretação mais acurada das respostas morfofuncionais aos fatores ecológicos. O estudo de variações intra-específicas, em resposta às condições

locais, tal como as discutidas a seguir, representam um primeiro passo neste sentido.

4.2 ANATOMIA COMPARATIVA INTRA-ESPECÍFICA.

Nas quatro espécies estudadas (*Tapirira guianensis*, *Calophyllum brasiliense*, *Ilex theezans* e *Sebastiania commersoniana*), cerca de 70% da variação dos dados pode ser explicada pelos três primeiros eixos da ACP.

Em *Tapirira guianensis*, o primeiro eixo está principalmente relacionado às características dos vasos (FV, DV, CEV e AGV), e o segundo à largura da fibra (LF). As demais características têm uma menor contribuição para a variação dos dados (Tabela 7).

TABELA 07 - Análise de Componentes Principais a partir de características anatômicas do xilema secundário de *Tapirira guianensis* em dois tipos de solo (Organossolo e Espodossolo) na planície litorânea paranaense.

Variáveis	Componentes Principais			
	1	2	3	4
Agrupamento de vasos	0,87	0,15	0,26	-0,03
Diâmetro de vasos	-0,89	-0,09	0,30	-0,15
Porcentagem de área de vaso	0,60	0,03	0,60	-0,36
Frequência de vasos	0,97	0,02	0,03	-0,06
Comprimento de elemento de vaso	-0,88	0,17	0,35	-0,12
Comprimento de fibra	-0,54	0,67	0,25	-0,34
Largura de fibra	0,13	0,79	-0,28	0,27
Espessura da parede da fibra	-0,16	0,50	0,39	0,71
Altura de raio	0,07	-0,63	0,59	0,40
Largura de raio	0,58	0,48	0,29	-0,13
Porcentagem da variância explicada	42,99	20,03	13,61	10,25

As amostras dos dois tipos de solo (Organossolo e Espodossolo) separam-se em dois grupos, no espaço multivariado representado pelos dois primeiros eixos, considerando-se as variáveis anatômicas estudadas (Figura 5).

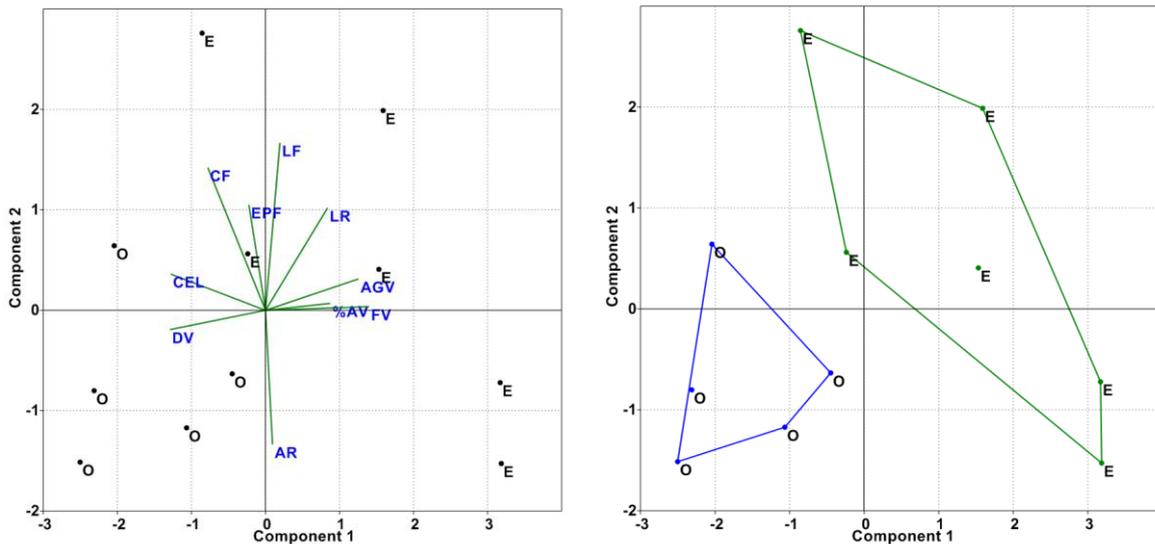


Figura 05 – Eixos de variação obtidos por Análise de Componentes Principais, a partir de características anatômicas do xilema secundário de *Tapirira guianensis* em dois tipos de solo (Organossolo e Espodossolo) na planície litorânea paranaense.

Em Espodossolo ocorre maior agrupamento (AGV), menor diâmetro (DV) e maior frequência de vasos (FV), quando comparado ao Organossolo. Ocorre também diferença estatística na largura dos raios (LR), que é maior em Espodossolo. As variações nas características de vaso resultam em maiores valores de Vulnerabilidade e de Mesomorfia em Organossolo (Tabela 8).

TABELA 08 – Variáveis anatômicas do xilema de *Tapirira guianensis*, em dois tipos de solo (Organossolo e Espodossolo) na planície litorânea paranaense.

	Espodossolo (E)	Organossolo (OX)	Geral
	Média ± s	Média ± s	Média
Agrupamento de vasos – AGV	2,39 ± 0,44 a	1,55 ± 0,09 b	1,97
Porcentagem de área de vasos - %AV	12,15 ± 2,02 a	9,83 ± 1,88 a	10,99
Diâmetro de vaso - DV (µm)	68,74 ± 7,99 b	83,34 ± 11,24 a	76,04
Frequência de vasos - FV (vasos.mm⁻¹)	32,50 ± 8,55 a	18,61 ± 4,64 b	25,55
Comprimento de elemento de vaso – CEV (µm)	486 ± 71,62 a	562 ± 48,02 a	524,1
Comprimento de fibra – CF (µm)	1097 ± 183 a	1137 ± 112 a	1117
Largura de fibra – LF (µm)	20,45 ± 2,06 a	18,82 ± 0,78 a	19,64
Espessura da parede da fibra – EPF (µm)	4,33 ± 0,28 a	4,16 ± 0,33 a	4,24
Altura do raio – AR (µm)	365 ± 55,79 a	372 ± 66,48 a	369,1
Largura do raio – LR (µm)	34,45 ± 4,94 a	27,03 ± 0,73 b	30,74
Vulnerabilidade	2,33 ± 1,01b	4,83 ± 1,81 a	3,58
Mesomorfia	1173 ± 625 b	2762 ± 1159 a	1968

OX – ORGANOSSOLO HÁPLICO; E - ESPODOSSOLO; h – hidromórfico; nh – não-hidromórfico; s - desvio padrão; médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste t, à probabilidade de 0,05.

Em *C. brasiliense*, no primeiro eixo destacam-se a largura da fibra (LF) e a porcentagem de área ocupada por vasos (%AV), ambas negativamente correlacionadas ao eixo. A frequência de vasos (FV) tem destaque no segundo componente de variação (Tabela 9).

TABELA 09 - Análise de Componentes Principais a partir de características anatômicas do xilema secundário de *Calophyllum brasiliense*, em dois tipos de solo (Organossolo e Espodosolo) na planície litorânea paranaense.

Variáveis	Componentes Principais			
	1	2	3	4
Diâmetro de vasos	-0,35	-0,59	0,60	0,39
Porcentagem de área de vaso	-0,76	0,09	0,48	0,17
Frequência de vasos	-0,56	0,72	-0,01	-0,21
Comprimento de elemento de vaso	0,53	0,52	0,57	-0,20
Comprimento de fibra	-0,67	0,00	0,25	-0,33
Largura de fibra	0,89	0,05	0,39	-0,06
Espessura da parede da fibra	0,56	-0,36	0,37	-0,51
Altura de raio	0,58	-0,10	-0,38	0,15
Largura de raio	0,44	0,47	0,22	0,65
Porcentagem da variância explicada	37,58	16,67	16,17	11,94

As amostras de *C. brasiliense* também são divididas em dois grupos, correspondentes aos dois tipos de solo amostrados, quando consideradas todas as variáveis estudadas (Figura 6).

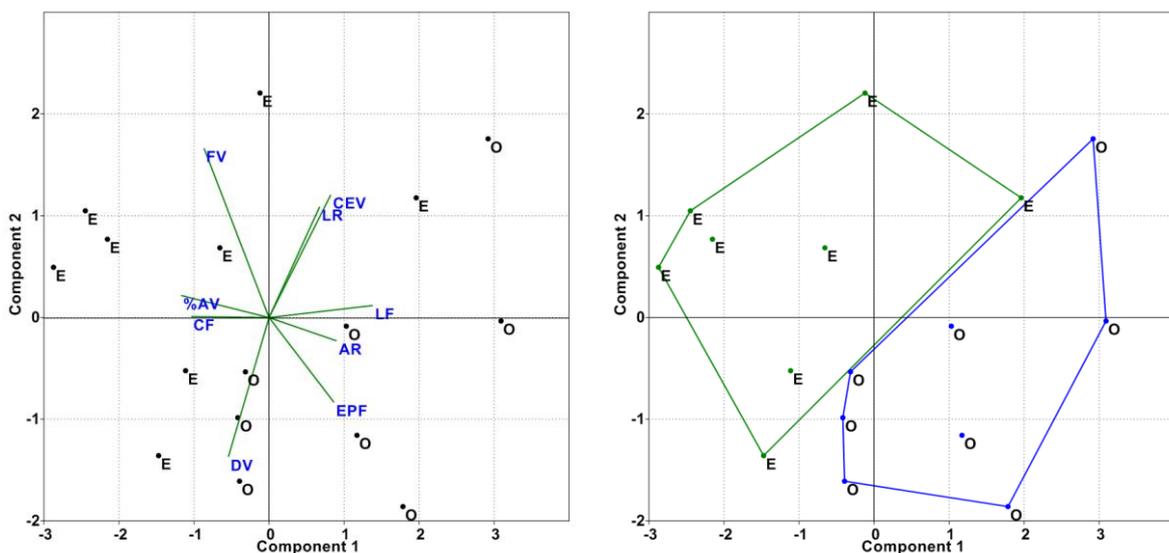


Figura 06 – Eixos de variação obtidos por Análise de Componentes Principais, a partir de características anatômicas do xilema secundário de *Calophyllum brasiliense* em dois tipos de solo (Organossolo e Espodosolo) na planície litorânea paranaense.

Como em *T. guianensis*, a frequência de vasos (FV) em *C. brasiliense* é maior em Espodosolo do que em Organossolo. O mesmo ocorre com a largura do raio (LR) e o comprimento da fibra (CF). Mesmo não havendo diferença estatística no diâmetro (DV) e no comprimento do elemento de vaso (CEV), os índices de

Vulnerabilidade e Mesomorfia seguem, em *C. brasiliense*, a mesma tendência constatada para *T. guianensis*, com maiores valores em Organossolo (Tabela 10).

TABELA 10 – Variáveis anatômicas do xilema de *Calophyllum brasiliense*, em dois tipos de solo (Organossolo e Espodossolo) na planície litorânea paranaense.

	Espodossolo (E)	Organossolo (OX)	geral
	Média ± s	Média ± s	Média
Porcentagem de área de vasos - %AV	14,00 ± 2,50 a	11,58 ± 3,59 a	12,79
Diâmetro de vaso – DV (µm)	167,35 ± 19,25 a	174,10 ± 18,62 a	170,72
Frequência de vasos - FV (vasos.mm ⁻¹)	6,15 ± 1,06 a	4,48 ± 0,96 b	5,31
Comprimento de elemento de vaso – CEV (µm)	516,92 ± 85,14 a	504,46 ± 48,68 a	510,69
Comprimento de fibra – CF (µm)	1261,18 ± 70,74 a	1113,71 ± 75,53 b	1187,44
Largura de fibra – LF (µm)	15,66 ± 2,16 a	17,57 ± 1,50 a	16,62
Espessura da parede da fibra – EPF (µm)	3,03 ± 0,36 a	3,29 ± 0,22 a	3,16
Altura do raio – AR (µm)	209,54 ± 11,16 a	2,32,83 ± 30,99 a	221,19
Largura do raio – LR (µm)	19,37 ± 3,11 b	21,54 ± 4,50 a	20,46
Vulnerabilidade	28,28 ± 7,55 a	40,28 ± 7,88 b	34,28
Mesomorfia	14601 ± 4116 a	20157 ± 3835 b	17379

OX – ORGANOSSOLO HÁPLICO; E - ESPODOSSOLO; h – hidromórfico; nh – não-hidromórfico; s - desvio padrão; médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste t, à probabilidade de 0,05.

Em *I. thezans*, são relevantes no primeiro eixo o comprimento de elementos vaso (CEL), a largura (LF) e o comprimento das fibras (CF). No segundo eixo, destaca-se a frequência de vasos (FV) (Tabela 11).

TABELA 11 - Análise de Componentes Principais a partir de características anatômicas do xilema secundário de *Ilex thezans*, em dois tipos de solo (Espodossolo hidromórfico e não-hidromórfico) na planície litorânea paranaense.

Variáveis	Componentes Principais			
	1	2	3	4
Agrupamento de vasos	0,25	0,30	0,01	0,79
Diâmetro de vasos	0,67	-0,33	-0,59	-0,11
Porcentagem de área de vaso	0,66	0,49	-0,53	0,07
Frequência de vasos	0,29	0,87	-0,18	0,17
Comprimento de elemento de vaso	0,77	-0,54	0,19	0,01
Comprimento de fibra	0,70	-0,63	0,17	0,14
Largura de fibra	0,78	0,07	0,24	-0,13
Espessura da parede da fibra	0,32	0,43	0,67	-0,14
Altura de raio	0,21	0,37	-0,15	-0,75
Largura de raio	0,40	0,44	0,41	-0,04
Porcentagem da variância explicada	30,33	23,91	14,28	12,79

Embora tenha sido observada uma sobreposição entre as duas amostras, nota-se que os diferentes grupos (e.g.: Espodossolo não-hidromórfico e Espodossolo hidromórfico) ocupam diferentes regiões no gráfico da ACP (Figura 7).

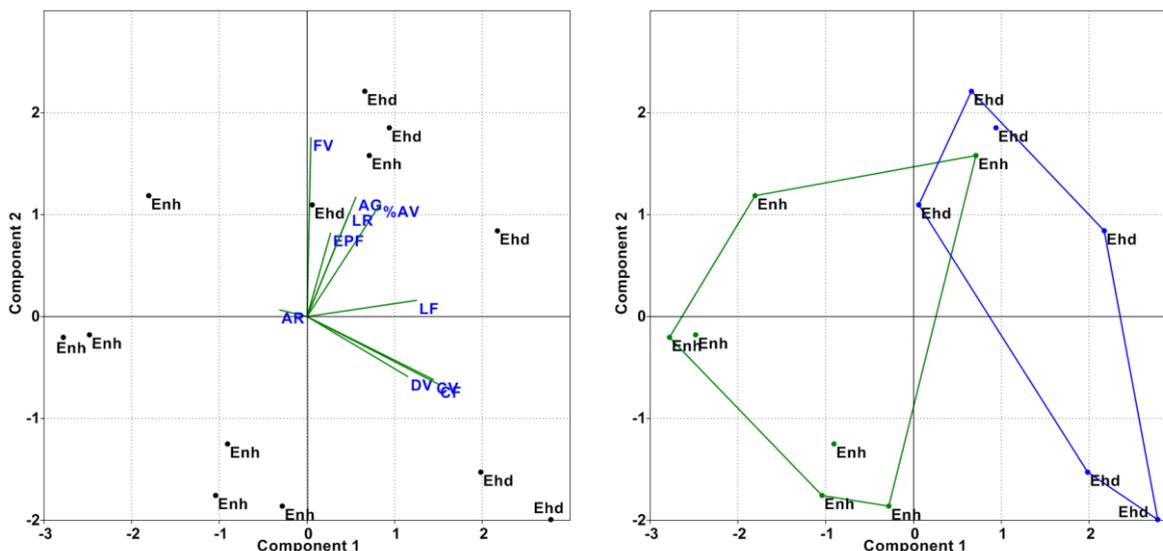


Figura 07 – Eixos de variação obtidos por Análise de Componentes Principais, a partir de características anatômicas do xilema secundário de *Ilex theezans* em dois tipos de solo (Espodossolo hidromórfico: Ehd; não-hidromórfico: Enh) na planície litorânea paranaense.

Ao contrário de *T. guianensis*, em *I. theezans* ocorre maior agrupamento de vasos no solo com maior hidromorfia (Ehd). O comprimento de elementos de vaso (CEV) e de fibras (CF), bem como a largura das fibras (LF) também são maiores em Espodossolo hidromórfico (Ehd) quando comparado ao encontrado em Espodossolos não-hidromórfico (Enh) (Tabela 12).

TABELA 12 – Variáveis anatômicas do xilema de *Ilex theezans*, em dois tipos de solo (Espodossolo hidromórfico e não-hidromórfico) na planície litorânea paranaense.

	Espodossolo (nh)	Espodossolo (hd)	geral
	Média ± s	Média ± s	Média
Agrupamento de vasos – AGV	2,11 ± 0,21 b	2,36 ± 0,15 a	2,24
Porcentagem de área de vasos - %AV	9,69 ± 1,71 a	10,77 ± 1,04 a	10,23
Diâmetro de vaso - DV (µm)	46,85 ± 2,38 a	48,26 ± 3,10 a	47,56
Frequencia de vasos - FV (vasos.mm⁻¹)	55,35 ± 6,02 a	58,11 ± 8,40 a	56,73
Comprimento de elemento de vaso – CEV (µm)	1134,15 ± 88,97 b	1255,55 ± 67,58 a	1194,85
Comprimento de fibra – CF (µm)	1986,17 ± 133,88 b	2178,40 ± 109,08 a	2082,29
Largura de fibra – LF (µm)	25,79 ± 1,47 b	29,01 ± 1,50 a	27,40
Espessura da parede da fibra – EPF (µm)	6,76 ± 0,81 a	7,18 ± 1,36 a	6,97
Altura do raio – AR (µm)	1032,76 ± 388,35 a	1012,95 ± 131,14 a	1022,85
Largura do raio – LR (µm)	94,03 ± 15,73 a	105,95 ± 15,50 a	99,99
Vulnerabilidade	0,85 ± 0,08 a	0,85 ± 0,17 a	0,85
Mesomorfia	970,41 ± 143,24 a	1076,35 ± 271,30 a	1023,38

OX – ORGANOSSOLO HÁPLICO; E - ESPODOSSOLO; h – hidromórfico; nh – não-hidromórfico; s - desvio padrão; médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste t, à probabilidade de 0,05.

Em *S. commersoniana*, o comprimento da fibra (CF), o diâmetro de vaso (DV) e a largura da fibra (LF) são as variáveis com maior contribuição para o primeiro eixo

da ACP (Tabela 13). No segundo, destacam-se a frequência de (FV) e a porcentagem de área ocupada por vasos (%AV).

TABELA 13 - Análise de Componentes Principais a partir de características anatômicas do xilema secundário de *Sebastiania commersoniana*.

Variáveis	Componentes Principais			
	1	2	3	4
Agrupamento de vasos	-0,38	0,63	0,29	0,12
Diâmetro de vasos	0,83	0,16	-0,28	0,32
Porcentagem de área de vaso	0,56	0,72	-0,16	0,24
Frequência de vasos	-0,15	0,89	0,09	-0,07
Comprimento de elemento de vaso	0,69	-0,20	0,35	-0,47
Comprimento de fibra	0,87	-0,09	0,17	-0,04
Largura de fibra	0,80	-0,17	-0,05	0,31
Espessura da parede da fibra	0,09	-0,15	0,85	-0,07
Altura de raio	0,41	0,52	0,04	-0,64
Largura de raio	0,01	0,09	0,80	0,46
Porcentagem da variância explicada	30,33	23,91	14,28	12,79

No espaço multivariado representado pelos dois primeiros eixos da ACP, as amostras de Gleissolo Melânico (GM) e do Depósito Psamítico (DP) se sobrepõem parcialmente, separando-se das árvores de Neossolo Flúvico (RY).

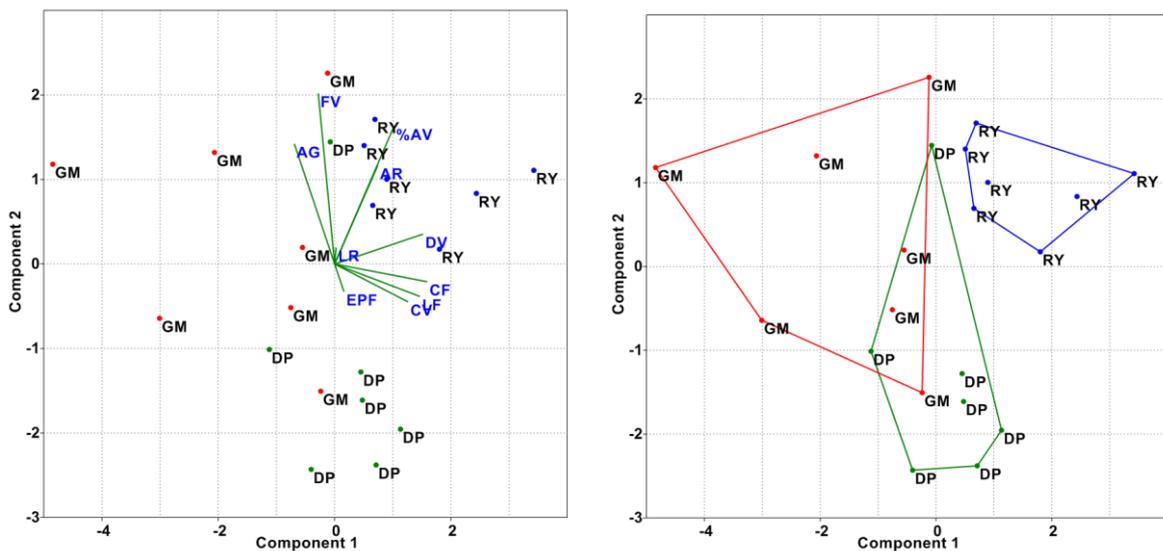


Figura 08 – Eixos de variação obtidos por Análise de Componentes Principais, a partir de características anatômicas do xilema secundário de *Sebastiania commersoniana* em três unidades pedológicas (DP: Depósito Psamítico; GM: Gleissolo Melânico; RY: Neossolo Flúvico) na planície do rio Iguaçú.

Em *S. commersoniana* os maiores valores médios de frequência de vasos (FV) ocorreram nos solos com maior disponibilidade hídrica (Gleissolo Melânico e Neossolo Flúvico). Embora não ocorra diferença estatística no diâmetro médio de vasos (DV) entre os três tipos de solo, COSMO (2008), separando os vasos em categorias de agrupamento, observou que a média de diâmetro dos vasos solitários é maior em Neossolo Flúvico, quando comparada ao Gleissolo Melânico. Ocorrem neste solo as menores médias de CEV, CF, LF, quando comparado aos demais, e

menor espessura da parede das fibras (EPF), quando comparado ao Depósito Psamítico (Tabela 14).

TABELA 14 – Variáveis anatômicas do xilema de *Sebastiania commersoniana*, em três unidades pedológicas na planície do rio Iguaçu.

	Depósito Psamítico	Neossolo Flúvico	Gleissolo Melânico
	Média ± s	Média ± s	Média ± s
Agrupamento de vasos – AGV	1,94 ± 0,27 b	2,15 ± 0,20 a	2,13 ± 0,26 a
Porcentagem de área de vasos	7,34 ± 1,6 b	9,77 ± 1,2 a	8,05 ± 2,2 ab
Diâmetro de vaso - DV (µm)	46,85 ± 2,38 a	48,26 ± 3,10 a	47,56 a
Frequência de vasos.mm⁻²	14,07 ± 2,3 b	16,92 ± 0,9 b	17,04 ± 2,6 a
Comp. elemento de vaso–CEV (µm)	629 ± 39 a	634 ± 54 a	544 ± 88 b
Comprimento de fibra – CF (µm)	1225 ± 51 b	1337 ± 98 a	1104 ± 119 c
Largura de fibra – LF (µm)	27 ± 2,6 a	28 ± 4,1 a	23 ± 2,8 b
Espes. parede da fibra–EPF (µm)	3,0 ± 0,4 a	2,6 ± 0,2 ab	2,5 ± 0,4 b
Altura do raio – AR (µm)	725 ± 95 b	963 ± 125 a	727 ± 70 b
Largura do raio – LR (µm)	23 ± 1,9 a	22 ± 1,4 a	21 ± 1,8 a
Vulnerabilidade – VN	6,00 ± 0,80 a	5,17 ± 0,50 a	4,72 ± 1,03 a
Mesomorfia – MS	3782 ± 630 a	3326 ± 397 a	2587 ± 812 b

Analisando em conjunto os resultados das quatro espécies, destaca-se a contribuição das características relacionadas às fibras (LF e CF), e aos vasos (FV, DV, CEV e %AV), para a formação dos principais eixos da ACP, semelhante ao que ocorreu na análise interespecífica.

Especialmente em *T. guianensis*, as variações intra-específicas nos vasos coincidem com tendências gerais de resposta do xilema, observadas em diversos estudos inter e intra-específicos, com maior agrupamento, menor diâmetro, e maior frequência de vasos em condições ambientais com menor disponibilidade hídrica (e.g.: Espodossolo).

A conjugação desses fatores representa, em tese, maior segurança do sistema hídrico da espécie em áreas de Espodossolo, e maior eficiência de condução em Organossolo; resultando, tal como em *C. brasiliense*, na obtenção dos maiores valores de Vulnerabilidade (V) e Mesomorfia (M) no solo hidromórfico.

Em *Croton urucurana*, LUCHI (2004) também observou maior frequência de vasos nas árvores de solos não-hidromórficos, quando comparados aos indivíduos em solos hidromórficos. YÁÑEZ-ESPINOSA & TERRAZAS (2001) observaram variações na frequência de vasos em *Annona glabra*, comparando regime permanente e temporário de inundação, sendo os maiores valores de frequência encontrados nesta última situação. STEVENSON & MAUSETH (2004) constataram

que as cactáceas respondem ao déficit hídrico aumentando a frequência de vasos de menor diâmetro, e diminuindo a quantidade de vasos de grande diâmetro.

A mesma tendência observada para o diâmetro de vasos ocorre com o comprimento dos elementos de vaso, não havendo diferença estatística em *C. brasiliense* (Tabela 08), e com menores valores nos indivíduos de *T. guianensis* amostrados em Espodossolo. Em *I. theezans*, as menores médias de CEV também ocorrem em solo não-hidromórfico (Tabela 6).

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

Em relação ao agrupamento de vasos, ao contrário de *T. guianensis*, *I. theezans* e *S. commersoniana* apresentaram menor agrupamento de vasos nas unidades pedológicas com menor disponibilidade hídrica (Espodossolo não-hidromórfico e Depósito Psamítico).

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 (BAAS *et al.*, 1983; ZIMMERMANN, 1983). Por isso, esta é uma característica bastante frequente em espécies sujeitas à deficiência hídrica, 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.

O padrão de variação na frequência de vasos em *S. commersoniana* também diferiu do observado em *T. guianensis* e *C. brasiliense*. Os menores valores de frequência de vasos foram observados na unidade pedológica com menor disponibilidade hídrica (Depósito Psamítico) e os maiores em Neossolo Flúvico e Gleissolo Melânico. Uma tendência semelhante foi observada por LUCHI (2004),

analisando *Croton urucurana*, também em ambiente fluvial, com menores valores de frequência de vasos em solo sujeito ao déficit hídrico, em contraste com solo sujeito ao alagamento.

Nota-se que ocorrem respostas diferenciadas das espécies, quando considerado o grau de hidromorfia dos solos amostrados, em diversas das variáveis analisadas (CF, LR, AGV, FV). Em *S. commersoniana* ocorrem respostas semelhantes em substrato não-hidromórfico (Depósito Psamítico) e solo hidromórfico (Gleissolo Melânico), que podem ocorrer em função de períodos de seca fisiológica nesta última unidade pedológica.

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-se que, sob inundação, a absorção de água do solo pela planta é reduzida, devido à condição anóxica, podendo levar ao estresse hídrico (seca fisiológica).

A eficiência das espécies hidrófitas está normalmente associada a adaptações morfofuncionais e fisiológicas que permitem superar os efeitos da inundação (LOBO & JOLY, 1998; KOLB *et al.*, 1998; PIMENTA *et al.* 1998; BARDDAL, 2006). Em conjunto com tais adaptações, a estrutura anatômica do xilema secundário destas espécies possibilita alta capacidade de condução hídrica, em condições em que a maioria das espécies arbóreas não sobreviveria ou não teria condições de competir. Um sistema condutivo eficiente tem, porém, um custo em termos de segurança (ZIMMERMANN, 1982; CARLQUIST, 2001).

De acordo com MARQUES (2003), para a compreensão da estrutura da floresta hidrófita deve-se avaliar a contribuição de cada espécie levando em conta suas exigências pedológicas. Enquanto espécies generalistas e espécies mesófilas aumentam a riqueza da floresta, as poucas espécies tolerantes ao solo hidromórfico são importantes principalmente na definição da dominância e densidade. Este é o caso de *C. brasiliense*, *T. guianensis* e *Tabebuia cassinoides*. Nos solos hidromórficos da Floresta Ombrófila Densa, e de *S. commersoniana*, *E. crista-galli*, e

Salix humboldtiana na Floresta Ombrófila Mista Aluvial e Formações Pioneiras (BARDDAL, 2006; CURCIO, 2006).

Tais espécies dominantes são importantes na função de retenção de nutrientes no ecossistema (MARQUES, 2003). Portanto, nota-se a gravidade de uma interferência no regime hídrico destas formações, uma vez que as espécies tolerantes geralmente têm um sistema condutor que, embora eficiente, é provavelmente pouco seguro em relação à cavitação em caso de déficit hídrico.

Este fator torna-se ainda mais crítico quando se consideram os ambientes com Organossolo, uma vez que, de acordo com RACHWAL & CURCIO (2001), a alta concentração de matéria orgânica torna-os extremamente frágeis e sujeitos à degradação por subsidência, quando submetidos à alteração do lençol freático, seja esta de origem natural ou antrópica.

5 CONCLUSÃO

A partir da análise quantitativa foi possível separar as espécies estudadas em dois grupos distintos, com padrões estruturais que refletem respostas adaptativas e funcionais aos ambientes em que estas ocorrem. Destaca-se principalmente a tendência das espécies típicas de solos hidromórficos de possuírem um xilema secundário mais eficiente na condução hídrica, porém provavelmente menos seguro contra a cavitação.

Foi possível identificar camadas de crescimento distintas na maior parte das espécies analisadas. São necessários estudos mais detalhados para averiguar se tais camadas representam anéis anuais e quais fatores ambientais são preponderantes para sua formação.

Na análise intra-específica, constataram-se variações em diversas das características analisadas, em resposta ao tipo de solo. No entanto, ocorrem diferentes padrões de variação nas espécies estudadas, indicando que nem sempre há congruência no comportamento destas, em relação aos fatores ambientais.

6 RECOMENDAÇÕES

O estudo integrado da anatomia do xilema secundário com outras características das espécies, tais como folhas e raízes, poderia contribuir para maior compreensão das respostas funcionais aos fatores ambientais. Além disso, poderia-se confrontar as características biomecânicas do xilema das espécies estudadas com aquelas relacionadas ao transporte hídrico, uma vez que foi identificada, na Análise de Componentes Principais, uma relativa separação destes dois aspectos funcionais, em eixos distintos.

É possível também investigar fisiologicamente as espécies, a partir de medições ou estimativas de taxa de fluxo hídrico pelo xilema, correlacionando-as com variáveis anatômicas do caule, das raízes e das folhas, e com parâmetros meteorológicos (evapotranspiração potencial, temperatura, umidade do ar etc.).

Estudos fenológicos e de crescimento, associados ao acompanhamento da atividade cambial, permitiriam a identificação da periodicidade da formação das camadas de crescimento e, conseqüentemente, a identificação de espécies com uso potencial em estudos dendrocronológicos.

A investigação desses aspectos, associados aos padrões observados no presente trabalho, poderão servir como base para a identificação de variáveis úteis à seleção de espécies para recuperação de áreas degradadas e silvicultura, bem como para o manejo adequado dos ecossistemas em que essas ocorrem.

REFERÊNCIAS

- AB'SABER, A. N. **Os domínios de natureza no Brasil. Potencialidades paisagísticas.** São Paulo, Ateliê Editorial, 2003. 159 p.
- 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.
- ALVES E.S. & ANGYALOSSY-ALFONSO V. Ecological trends in the wood anatomy of some brazilian species. 1. growth rings and vessels. **IAWA Journal**, v.. 21, n.1, p. 3-30, 2000.
- BAAS, P. The wood anatomical range in Ilex (Aquifoliaceae) and its ecological and phylogenetic significance. **Blumea** v.21, p.193–259, 1973.
- BAAS, 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.
- 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.
- BARROS, C. F.; CALLADO, C. H.; COSTA, C. G. DA CUNHA, M.; MARCON, M. L.; LIMA, H. R.; MARQUETE, O. **Madeiras da Mata Atlântica – Anatomia do lenho de espécies ocorrentes nos remanescentes florestais do estado do Rio de Janeiro** Vol. II, Rio de Janeiro: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2001. 94p.
- 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.
- BOSIO, F; SOFFIATTI, P.; BOEGER, M. R. T. Ecological wood anatomy of *Miconia sellowiana* (Melastomataceae) in three vegetation types of Paraná State, Brazil. **IAWA Journal**, v.31, p.179-190, 2010.
- BOTOSSO, P. C.; VETTER, R. E.; TOMAZELLO FILHO, M. 2000. Periodicidade e taxa de crescimento de árvores de cedro (*Cedrela odorata* L., Meliaceae), jacareúba (*Calophyllum angulare* A.C. Smith, Clusiaceae) e muirapiranga (*Eperua bijuga* Mart. Ex Benth, Leg. Caesalpinoideae) de floresta de Terra Firme, em Manaus-AM. In: ROIG, F.A. **Dendrocronología en America Latina**; Mendoza, EDIUNC, p. 357-380, 2000.

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

BURLEY J., Genetic variation in wood properties P151-169 In: BASS, P. **New Perspectives in Wood Anatomy**. MartinusNijhoff/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, 2001a.

CALLADO CH, SILVA NETO S J, SCARANO FR AND COSTA CG. Periodicity of growth rings in some flood-prone trees of the Atlantic Rain Forest in Rio de Janeiro, Brazil. **Trees - Structure and Function**, v. 15, p. 492-497, 2001b.

CALLADO CH, SILVA NETO SJ DA, SCARANO FR AND COSTA CG. Radial growth dynamics of *Tabebuia umbellata* (Sond.) Sandwith (Bignoniaceae), a flood tolerant tree from the Atlantic Forest swamps in Brazil. **IAWA Journal**, v. 25, p. 175-183, 2004.

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

CARLQUIST S. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. **American Journal of Botany**, v.64, p.887-896, 1977.

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

CARRERA, U. S. **Variação intra-específica na anatomia da folha e do lenho de *Tabebuia cassinoides* (Lam.) DC. (Bignoniaceae) em ambientes distintos**. 36 f. Dissertação (Mestrado em Botânica) Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Escola Nacional de Botânica Tropical, Rio de Janeiro 2008.

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

CARVALHO, P. E. R. **Espécies arbóreas brasileiras**. v. 2. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica; Colombo, PR: Embrapa Florestas, 2006. 627 p.

CHOAT, B.; SACK, L.; HOLBROOK, N.M. Diversity of hydraulic traits in nine *Cordia* species growing in tropical forests with contrasting precipitation. **New Phytologist**, v.175, p.686-698, 2007.

COSMO, N. L. **Anatomia ecológica e crescimento do lenho de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs, em diferentes condições geomorfológicas e pedológicas da planície do rio Iguaçu-PR**. 93 f. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná. Curitiba, 2008.

COSMO, N. L.; KUNIYOSHI, Y. S.; BOTOSSO, P. C. Anatomia da madeira de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae): aspectos funcionais e ecológicos. **Acta Botanica Brasilica**. v.24, n.3, p.747-755, 2010.

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.

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.

DENARDI, L. & MARCHIORI, J. N. C. Anatomia Ecológica da Madeira de *Blepharocalyx salicifolius* (H. B. K.) Berg. **Ciência Florestal**, v. 15, n.2, p.119-127, 2005.

DE MICCO, V.; ARONNE, G.; BAAS, P. Wood anatomy and hydraulic architecture of stems and twigs of some Mediterranean trees & shrubs along a mesic-xeric gradient. **Trees**, v.22, p.643-655, 2008.

DE PAULA, R. A. **Características químicas de Organossolo da Floresta Ombrófila Densa Altomontana do Morro Anhangava-PR e esclerofilia em *Ilex Microdonta* (Aquifoliaceae)**. 70 f. Dissertação (Mestrado em Ciência do Solo) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná. Curitiba, 2008.

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.

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

FICHTLER, E.; WORBES, M. Wood anatomical variables in tropical trees and their relation to site conditions and individual tree morphology. **IAWA Journal**, n. 33 (2), p. 119-140, 2012.

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

GOGOSZ, A. M.; BOTOSSO, P. C.; GALVÃO, F.; RODERJAN, C. V.; MATTOS, P. P.; KUNIYOSHI, Y. S. Características dos anéis de crescimento de *Drimys brasiliensis* e *Podocarpus sellowii* em áreas de Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas e Altomontana, no estado do Paraná. **Anais do III Evento de Iniciação Científica da Embrapa Florestas**, Colombo, 2004.

GRAU, H. R., EASDALE, T. A. & PAOLINI, L. Subtropical dendroecology - dating disturbances and forest dynamics in northwestern Argentina montane ecosystems. **Forest Ecol. Manage**, v. 177, p.131–143, 2003.

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.

HAMMER, O.; HARPER, D. A. T. & RIAN, P. D. 2001. **Past: Palaeontological statistics software package for education and data analysis. Version. 1.37**. Disponível em: <http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm>. Acesso em: 05.03.2012.

IAPAR. **Cartas climáticas básicas do Estado do Paraná**. Londrina, 1978. 41 p.

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.

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

KOEHLER, A.; GALVÃO, F. & LONGHI, S.J. Floresta Ombrófila Densa Altomontana: aspectos florísticos e estruturais de diferentes trechos da Serra do Mar. **Ciência Florestal**. V. 12, n. 2, p. 27-39, 2002.

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. & 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.

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.

LEITE, P.F. Contribuição ao conhecimento fitoecológico do sul do Brasil. **Ciência & Ambiente**, v.24, p.51-73, 2002.

LENS, F., P. GASSON, E. SMETS & S. JANSEN. Comparative wood anatomy of epacrids (Styphelioideae, Ericaceae s.l.). **Ann. Bot.**, v. 91, p. 835–857, 2003.

LIMA, R. S. DE; OLIVEIRA, P. L. DE; RODRIGUES, L. R. Anatomia do lenho de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae-Mimosoideae) ocorrente em dois ambientes. **Rev. bras. Bot.**, v.32, n.2, p.361-374, 2009.

LINDORF, H. Eco-anatomical wood features of species from a very tropical forest. **IAWA Journal**, v.15, n.4, p.361-376, 1994.

LISI, C.S.; TOMAZELLO, M.; BOTOSSO, P.C. ; ROIG, F.A. ; FERREIRA, V.R.B. FEDELEVOIGT, M.L.; VOIGT A.R.A. .Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil. **IAWA Journal**, v.29, n.2, p.189-207, 2008.

LIU, J. & NOSHIRO, S. Lack of latitudinal trends in wood anatomy of *Dodonaea viscosa* (Sapindaceae), a species with a worldwide distribution. **American Journal of Botany**, v.90, n.4, p.532-539, 2003.

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 anphibious plants in the neotropics. **Series Oecologia Brasiliensis**, Rio de Janeiro, v. 4, p. 137-156, 1998.

LONGUI, E. L.; BUFOLO, A.; AGUIAR, O. T. DE; LIMA, I. L. DE; FLORSHEIM, S. M. B. Anatomia comparada do lenho de *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) J.F.Macbr. em dois tipos de vegetação. **Hoehnea**, v.36, n.4, p.715-724, 2009.

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.

LUCHI, A. E. Quantitative features of *Cedrela odorata* L. Wood (Meliaceae). **Rev. bras. Bot.**, v.34, n.3, p.403-410, 2011.

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

MARCATI, C.R., OLIVEIRA, J.S., MACHADO, S.R. Growth rings in cerrado woody species: Occurrence and anatomical markers. **Biota Neotropica**, v. 6, n. 3, 2006.

MARTINEZ-CABRERA HI, CYNTHIA SJ, ESPINO S, SCHENK HJ. Wood anatomy and wood density in shrubs: Responses to varying aridity along transcontinental transects. **Am J Bot**, v. 96, p. 1388–1398, 2009.

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

MARQUES, M.C.M., SILVA, S.M.; SALINO, A. Florística e estrutura do componente arbustivoarbóreo de uma floresta higrófila da bacia do rio Jacaré-Pepira, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 17, p. 495-506, 2003.

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

NIKLAS K. J. F.; MOLINA-FREANER C.; TINOCO-OJANGUREN D. J.; PAOLILLO. Wood biomechanics and anatomy of *Pachycereus pringlei*. **American Journal of Botany**, v. 87, p. 469-481, 2000.

NOSHIRO S.; BAAS, P. Latitudinal trends in wood anatomy within species and genera: case study in *Cornus* S.L. (Cornaceae). **American Journal of Botany**. V.87, p.1495-1506, 2000.

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.

POORTER L.; MCDONALD I.; ALARCÓN A.; FICHTLER E.; LICONA J.; PEÑA-CLAROS M.; STERCK F.; VILLEGAS Z.; SASS-KLAASSEN U. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New Phytologist**, v.185, p.481–492, 2010

RACHWAL, M. F. G.; CURCIO, G. R. Atributos pedológicos e ocorrência de caixeta no litoral paranaense, Brasil. **Scientia Forestalis**, v. 59, p. 153-163, 2001.

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

RIBEIRO, M. L. R. DA C.; BARROS, C. F. Variação intraspecífica do lenho de *Pseudopiptadenia contorta* (DC.) G.P. Lewis & M.P. Lima (Leguminosae - Mimosoideae) de populações ocorrentes em dois remanescentes de Floresta Atlântica. **Acta Bot. Bras.**, v.20, n.4, 2006.

RODERJAN, C. V. **O gradiente da Floresta Ombrófila Densa no Morro do Anhangava, Quatro Barras, PR: Aspectos climáticos, pedológicos e fitossociológicos**. 119f. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) - Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 1994.

RODERJAN, C. V.; GALVÃO, F.; KUNIYOSHI, Y.S.; HATSCHBACH, G.G. As unidades fitogeográficas do Estado do Paraná. **Ciência e Ambiente**, v. 24, p. 75-92, 2002.

SCARANO, F.R. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. **Annals of Botany**, v. 90, p. 517-524, 2002.

SCHEER, M. B.; MOCOCHINSKI, A. Y.; RODERJAN, C. V. Estrutura arbórea da Floresta Ombrófila Densa Altomontana de serras do Sul do Brasil. **Acta Bot. Bras.**, v. 25, n. 4, p. 735-750, 2011.

SCHÖNGART, J.; PIEDADE, M.T.F.; LUDWIGSHAUSEN, S.; HORNA, V.; WORBES, M. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, p. 581–597, 2002.

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

SPERRY, J. S. Evolution of water transport and xylem structure. **Int. J. Plant Sci.**, Chicago, v. 164, n. 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, n. 3, p. 347-357, 2004.

TERRAZAS, T., S. AGUILAR–RODRÍGUEZ Y L. LÓPEZ–MATA. Wood anatomy and its relation to plant size and latitude in *Buddleja* L. (Buddlejaceae). **Interciencia**, v. 33, n. 1, p. 46–50, 2008.

TOMAZELLO FILHO, M.; LISI, C.S.; HANSEN, N.; CURY, G. Anatomical features of increment zones in different tree species in the state of São Paulo, Brazil. **Scientia Forestalis**, V.66, P.46-55, 2004.

TYREE, M.T.; EWERS, F.W. Tansley Review n. 34. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. **New Phytologist**, n. 119, p. 345-360, 1991.

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

WORBES, M. 1999. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. **Journal of Ecology**, v. 87, p. 391-403, 1999.

WORBES, M. How to measure growth dynamics in tropical trees, a review. **IAWA Journal**, v. 16, n. 4, p. 337–351, 1995.

VELOSO, H. P.; RANGEL FILHO, A. L. R.; LIMA, L. C. A. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**, Rio de Janeiro, IBGE, 1991. 124p.

VETTER, R. E.; BOTOSSO, P. C. El Niño may affect growth behavior of Amazonian trees. **GeoJournal**, v. 19, n. 4, p.419-421, 1989.

VILLAR-SALVADOR, P.; CASTRO-DÍEZ, P.; PÉREZ-RONTOMÉ, C.; Montserrat-Martí, G. Stem xylem features in three *Quercus* (Fagaceae) species along a climatic gradient in NE Spain. **Trees**, v.12, p.90-96, 1997.

VOIGT, A. R.; SOFFIATTI, P.; TOMAZELLO FILHO, M.; LISI, C. S.; BOEGER, M. R. T. Anatomia comparada do lenho de *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) em fisionomias de cerrado e cerrado sensu stricto. **Rodriguesia**, v.61, p.603-613, 2010.

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

ZANNE, A.E., WESTOBY, M., FALSTER, D.S., ACKERLY, D.D., LOARIE, S.R., ARNOLD, S.E.J. Angiosperm wood structure: global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. **Am. J. Bot.**, v. 97, p. 207-215, 2010.

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.