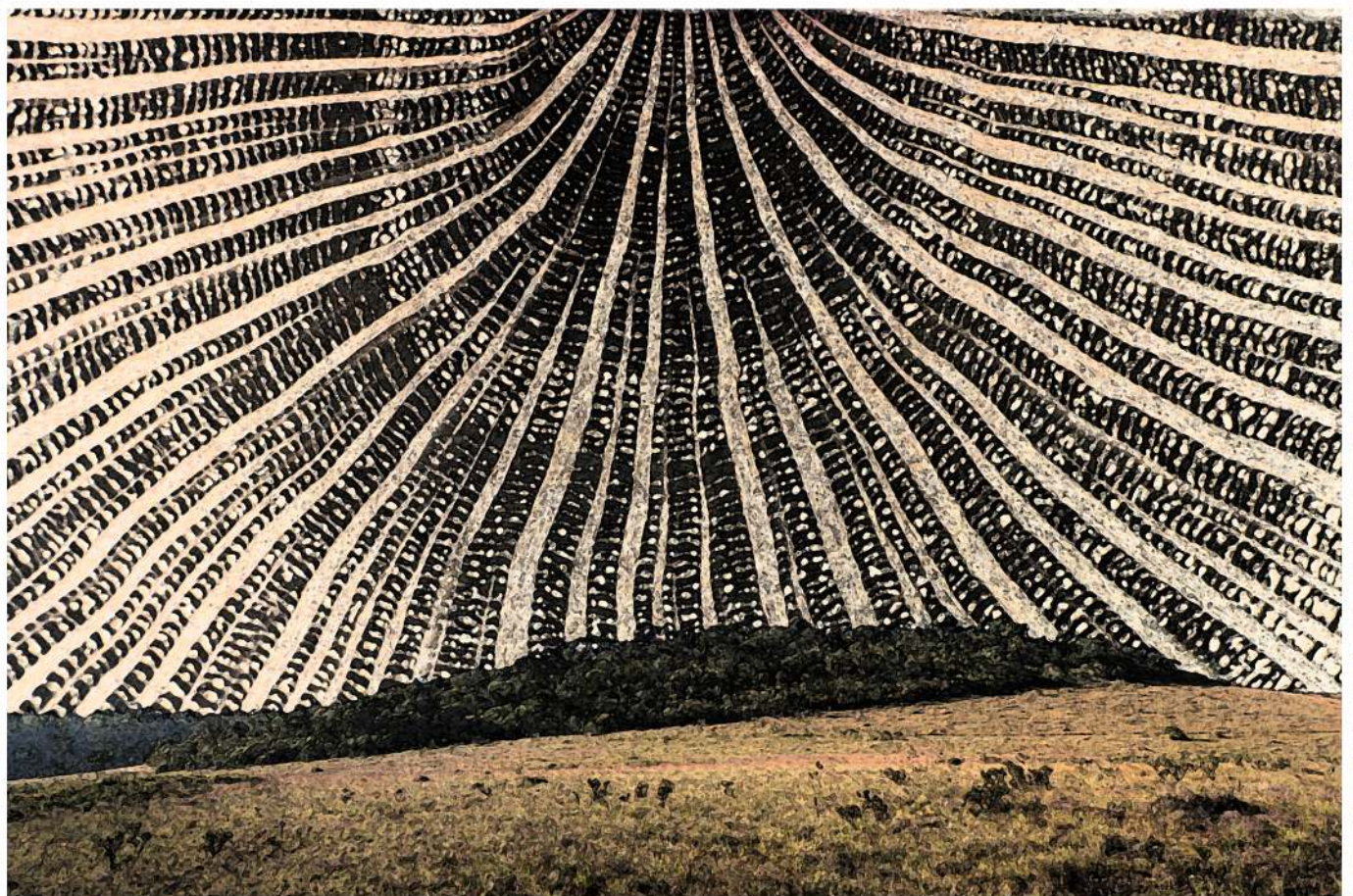


Viviane Jono

Anatomia Ecológica do Lenho e Atividade Cambial  
de *Roupala rhombifolia* (Proteaceae)  
na Serra do Cipó (MG)



São Paulo  
2009



Viviane Jono

Anatomia Ecológica do Lenho e Atividade  
Cambial de *Roupala rhombifolia* (Proteaceae) na  
Serra do Cipó (MG)

Dissertação apresentada ao Instituto  
de Biociências da Universidade de  
São Paulo, para a obtenção de Título  
de Mestre em Ciências, na Área de  
Botânica.

Orientador: Gregório Ceccantini

São Paulo

2009

Jono, Viviane

Anatomia Ecológica do Lenho e  
Atividade Cambial de *Roupala rhombifolia*  
(Proteaceae) na Serra do Cipó (MG)

75 páginas

Dissertação (Mestrado) - Instituto de  
Biotecnologia da Universidade de São Paulo.  
Departamento de Botânica.

1. Atividade Cambial 2. Anatomia  
Ecológica 3. *Roupala rhombifolia*  
I. Universidade de São Paulo. Instituto de  
Biotecnologia. Departamento de Botânica.

Comissão Julgadora:

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof. Dr. Gregório Ceccantini

Orientador

Dedico aos meus pais,  
meus primeiros mestres.

## AGRADECIMENTOS:

Ao meu orientador pelo apoio, incentivo e confiança, mas também pela amizade e afeto;

Ao CNPq pelos dois anos de bolsa de estudo, à FAPESP pelos auxílios de viagem de campo, mesmo que indiretos e ao IBAMA pela licença de coleta, dados meteorológicos e alojamento, em especial ao Celso, Kátia e Lecínio;

Ao Flávio Roscor e seus funcionários por permitirem a coleta na Fazenda Vitalino;

Ao Instituto de Biociências e ao Laboratório de Anatomia pelos equipamentos e materiais de consumo que foram de suma importância para a realização deste trabalho;

À Nanuza, a pessoa iluminada que me mostrou a beleza da anatomia e a paixão pela pesquisa, a quem admiro muito, minha primeira orientadora;

À Verônica pelos conselhos, dicas e também pelo carinho e doçura que sempre teve comigo;

Aos demais professores do Laboratório, Flávia, Maria Emília, Jane e Dra. Berta pelo incentivo e exemplos de trabalho;

À Prof<sup>a</sup> Marisa Dantas, pela presteza, incentivo e ânimo, que sempre esteve disposta a ajudar;

Aos amigos de Minas, Denis, Rosy e Ana, pelas hospedagens, caronas, carinho e amizade nas minhas passagens por BH, em especial ao Denis, que me acompanhou em tantas viagens;

Ao querido Antônio, técnico do IPT, que muito mais que um técnico esplêndido é um amigo do coração;

À Gisele, um anjo que caiu do céu, pela amizade, conversas, broncas e ajudas de laboratório;

Aos colegas de laboratório, pela companhia em longas horas de trabalho; aos das antigas, Rosali, Vera, Adriana, Luciana, Verônica, Cláudia Vecchi, Soffiati, Érika e Marcos, pelo respeito e aprendizado; e aos novatos e estagiários, em especial aos grandes companheiros Marcelo, Deusa, Paula, Cris, Marina Milanello, Marina Cattai, Mariane, Flávia, Marlene, Tássia, Roberta, Emília e Thaís, que compartilhei maravilhosos momentos - todos estão no meu coração;

Aos Simbramigos Gustavo (Ari), Guilherme, Bianca, Celina, Cairo, Cardim, Luiz, Bruno, Pedro Poli e Débora, sempre unidos pro que desse e viesse, mesmo que fosse só para levar bronca;

Às amigas da farmácia, Eli e Rosi, pela descontração e palhaçadas, às vezes literais;

Às japonesas, Luce, Mary, May e Marcella, e à Vivian, que também contribuíram com compreensão, carinho e força, mesmo à distância;

Aos não citados, que de alguma forma contribuíram para esta maratona;

E em especial, ao Giu, a pessoa que mais contribuiu para a conclusão do trabalho, não apenas pelas idéias, coletas e auxílio estatístico, mas principalmente pelos conselhos, apoio, amor e paciência, que foram imprescindíveis quando quase deixei a bola cair;

A todos, muito obrigada!

## APRESENTAÇÃO

Esta dissertação está apresentada em formato de capítulos, no qual cada unidade é considerada independente da outra, ou seja, cada uma possui sua estrutura própria e conteúdo completo do tema abordado, considerando uma visão de artigo científico.

Escolheu-se apresentar os subitens em formato de artigo científico para diminuir o tempo de conclusão dos trabalhos, uma vez que se leva muito tempo para efetivar a publicação dos mesmos. Ainda, sendo apresentado desta maneira, a banca examinadora tem a oportunidade de apresentar sugestões e críticas mais efetivas e de maiores impactos no trabalho a ser publicado. Desta forma, objetiva-se que a submissão para publicação ocorra em no máximo 6 meses após a defesa da dissertação, considerando as mudanças sugeridas pela banca examinadora e a tradução do texto para o inglês.

A dissertação é, então, apresentada em dois capítulos principais. O primeiro deles, intitulado ATIVIDADE CAMBIAL E FENOLOGIA DE *ROUPALA RHOMBIFOLIA* EM FLORESTA DE ALTITUDE NA SERRA DO CIPÓ, MG, está adequado para a revista internacional **Trees Structure and Function**. E o segundo, intitulado ANATOMIA ECOLÓGICA DO LENHO DE *ROUPALA RHOMBIFOLIA*: UMA ABORDAGEM MICROAMBIENTAL, está adequado para a revista internacional **IAWA Journal**.

## ÍNDICE:

INTRODUÇÃO GERAL .....	1
ATIVIDADE CAMBIAL E FENOLOGIA DE <i>ROUPALA RHOMBIFOLIA</i> EM FLORESTA DE ALTITUDE NA SERRA DO CIPÓ, MG .....	11
ANATOMIA ECOLÓGICA DO LENHO DE <i>ROUPALA RHOMBIFOLIA</i> : UMA ABORDAGEM MICROAMBIENTAL .....	37
CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	69
RESUMO .....	73
ABSTRACT .....	75

## INTRODUÇÃO GERAL

Por muito tempo, devido à maior uniformidade climática ao longo do ano nas regiões tropicais, considerou-se que as espécies de árvores dessas regiões apresentavam crescimento contínuo durante todo o seu ciclo de vida, em contraste com as espécies temperadas, que apresentavam grande variação estacional. Entretanto, pesquisas revelam que o crescimento das espécies tropicais pode ser intermitente, em decorrência de diversos fatores, sejam eles endógenos ou exógenos, bióticos ou abióticos (Botosso & Vetter 1991; Reich & Borchert 1984).

Tanto em espécies temperadas quanto tropicais, o limite no crescimento das plantas é dado mais frequentemente por fatores ambientais não favoráveis que por limitações na capacidade dos processos fisiológicos. O crescimento das plantas lenhosas é influenciado por uma grande variedade de fatores ambientais bióticos e abióticos, que por sua vez exercem efeitos em processos fisiológicos. A influência inibitória no crescimento irá depender da intensidade e duração dos eventos, assim como o estágio de desenvolvimento da planta ou do ecossistema no qual ela ocorre (Kozlowski *et al.* 1991).

Independente da região de ocorrência, as plantas estão naturalmente sujeitas a uma variedade de tipos de *stress*, que podem ser mais ou menos intensos. Suas respostas geralmente podem ser agrupadas em injúria visível, atraso no crescimento e/ou desenvolvimento, ou interferência nos processos fisiológicos (Kozlowski *et al.* 1991).

Essas respostas muitas vezes são decorrentes do comportamento sazonal dos fatores ambientais. A sazonalidade expõe as plantas a mudanças periódicas na qualidade e abundância de recursos como luz e água, e influenciam no comportamento das espécies, controlando e sincronizando o tempo das atividades biológicas (Murphy & Lugo 1986). Entretanto cada espécie pode apresentar estratégias próprias de crescimento em resposta a estas variações (Worbes 1999).

Nas latitudes tropicais podem ser encontradas, num mesmo habitat, espécies totalmente decíduas durante uma época de seca, outras sempre verdes e ainda outras que perdem as folhas na estação chuvosa e as retêm na estação seca (Janzen 1980). Tais peculiaridades observadas nos trópicos tornam esta região tão intrigante que levantam questões a respeito dos motivos que levam cada espécie a assumir tal comportamento de crescimento.



As florestas tropicais, por se tratarem de ecossistemas complexos, diversos e irregulares (Ferraz *et al.* 1999), apresentam muitos fatores que podem influenciar no comportamento das espécies. Entretanto, o fator ambiental considerado mais importante para o crescimento e na distribuição das árvores é a água (Borchert 1994). Em 1898, Schimper (*apud* Reich & Borchert 1984) já dizia que as mudanças sazonais na fisionomia das florestas tropicais eram decorrentes primeiramente das variações sazonais das chuvas, porém em conjunção com a umidade do solo, formam os principais determinantes do estado hídrico da planta (Jacoby 1989; Reich & Borchert 1984).

A amplitude sazonal da chuva é um fator de grande significância para a função e estrutura do ecossistema tropical. A época, a frequência e a duração dos períodos de seca dependem bastante da posição latitudinal, de forma que os períodos menores e menos severos são encontrados mais próximos ao equador. Áreas próximas aos limites dos trópicos podem ter somente uma estação seca pronunciada, que pode chegar até oito meses de duração. Em algumas áreas, outros fatores além da latitude, como correntes oceânicas e movimentos de massa de ar monstônicos, têm um papel dominante na determinação da sazonalidade (Murphy & Lugo 1986).

Diversos autores concordam que no final da estação seca, marcado pelas primeiras chuvas, muitas espécies respondem rapidamente à alteração ambiental desencadeando fenofases como o brotamento e a floração. Assim, as primeiras chuvas são de grande importância na sincronia dos eventos de diversas espécies arbóreas tropicais. Em seus trabalhos, Borchert (1994; 1999) e Reich & Borchert (1984) tentam relacionar estes eventos com o potencial hídrico interno da planta. Em alguns casos notou que, com a queda das folhas, o potencial hídrico era estabilizado ou elevado, desencadeando então o brotamento de novas folhas, apesar de ainda continuar na estação seca.

A fenologia das florestas tropicais ainda não é bem compreendida, entretanto as informações disponíveis sugerem que não existe um único fator responsável pelos tipos e momentos dos eventos fenológicos das espécies (Ferraz *et al.* 1999). Outros fatores ainda significativos são o fotoperíodo (Borchert *et al.* 2005; Murphy & Lugo 1986), a temperatura (Jackson 1978; Murphy & Lugo 1986), a relação de crescimento interno (Borchert 1994; 1999; Reich & Borchert 1984) e a combinação de fatores bióticos e abióticos (Frankie *et al.* 1974; Janzen 1980). Porém, diversos estudos fenológicos mostraram que a queda de folhas das espécies decíduas ocorre preferencialmente na

estação seca (Borchert 1994; 1999; Daubenmire 1972; Morellato *et al.* 1990; Morellato *et al.* 1989; Reich & Borchert 1984).

Os fatores climáticos não apenas influenciam a fenologia como também a formação e diferenciação dos tecidos condutores. Muitas das gimnospermas e angiospermas arbóreas exibem atividade cambial periódica ao invés de contínua. Em regiões temperadas frias, a periodicidade da atividade cambial e a formação de anéis de crescimento são mais pronunciadas, assim como os fatores climáticos. Porém, nos trópicos, onde a periodicidade climática não é tão marcante, a dormência cambial é menos evidente e o número de espécies que não apresentam camada de crescimento é muito maior (Fahn & Werker 1990; Jacoby 1989).

Além disso, nos trópicos, a identificação da sazonalidade cambial e a distinção de zonas de crescimento são mais comuns em espécies decíduas que em espécies sempre-verdes, embora nem todas as espécies decíduas apresentem parada total na atividade cambial e formem camadas de crescimento visíveis (Worbes 1999). Ainda, apesar da relação existente entre camadas de crescimento e o ambiente, comprovada em espécies tropicais por Alves & Angyalossy-Alfonso (2000), tal relação ainda deve ser mais explorada, pois falsas camadas, completas ou incompletas, ou mais de uma camada por ano podem ser induzidas por diversos fatores, bióticos e abióticos, como seca, frio, fogo, inundação, desfolhação, entre outros (Fahn & Werker 1990).

Apesar de comumente as camadas de crescimento serem delimitadas qualitativamente, recentemente foi demonstrada por Verheyden *et al.* (2004) a possibilidade de identificação das mesmas através da análise quantitativa do lenho. No caso, a espécie de magoe *Rhizophora mucronata* apresentou variações na densidade de vasos que comprovam a existência de camadas de crescimento anuais, apesar da ausência de um marcador de crescimento, o que é muito comum em diversas espécies tropicais.

Entretanto, estudos que abordam diretamente a variação cambial, no que tange a sazonalidade de atividade nos trópicos, ainda são muito poucos, principalmente quando se compara o tamanho da biodiversidade de espécies tropicais com as temperadas. Destes estudos, se destacam os de espécies indianas, que se iniciaram no final da década de 1970 e somam mais de 20 trabalhos, que abordam a periodicidade cambial com dormência, ou seja, parada de atividade. Como exemplo estão os trabalhos de Rao & Dave (1983), Iqbal & Ghouse (1987), Venugopal & Krishnamurthy (1987; 1987), Rao & Rajput (1989; 2001), Venugopal & Liangkuwang (2007).

Entretanto, o número de estudos que consideram espécies brasileiras é muito menor. Entre os trabalhos publicados que abordam diretamente a sazonalidade da atividade cambial, analisando o câmbio propriamente dito, há apenas o de Silva *et al.* (1991) com *Swietenia macrophylla*, Tomazello-Filho & Cardoso (1999) com *Tectona grandis* e os de Marcati *et al.* (2006; 2008) com *Cedrela fissilis* e *Schizolobium parahyba*.

No entanto, é importante ressaltar que outros trabalhos de mesma abordagem também foram realizados com espécies brasileiras, mas que até o momento não foram publicados em meios de divulgação mais amplos. Dentre eles estão os de teses defendidas, de circulação restrita, como o de Marcati (2000) com *Copaifera langsdorffii* e *Citharexylum myrianthum*, de Coradin (2000) com diversas espécies de cerrado, e os de Amano (2002, 2007) com *Cordia trichotoma* e *Caesalpinia echinata*.

Vale destacar que, apesar da maioria dos trabalhos apontarem para uma dormência cambial sazonal em espécies tropicais, outros demonstram que algumas espécies podem apresentar uma atividade cambial contínua, mesmo que sazonalmente reduzida a níveis mínimos. É o caso de *T. grandis* (Tomazello-Filho & Cardoso 1999) e *S. parahyba* (Marcati *et al.* 2008), mas também de algumas espécies sub-tropicais do Chile (Aljaro *et al.* 1972; 1975). Em *S. parahyba* (Marcati *et al.* 2008) tal observação foi considerada a partir de figuras mitóticas, que identificam exatamente o momento de divisão celular da zona cambial.

Conforme já sugerido por Alvim (1964), quando identificada a sazonalidade cambial nas espécies tropicais em regime de seca sazonal, o fator climático que aparentemente tem maior influência no crescimento, inclusive retomada ou aumento da atividade cambial, é a precipitação. Tal relação é dada pela interferência direta no aumento e reposição da disponibilidade hídrica do solo.

A água influencia também, direta ou indiretamente, a quantidade e a qualidade da madeira produzida por uma árvore. Em anos com abundância de chuvas, as camadas de crescimento das árvores que as apresentam não são somente mais largas que em anos secos, mas também contêm uma grande proporção de elementos do xilema com grandes diâmetros e paredes finas no lenho inicial. A perda do turgor provavelmente inibe o alargamento das iniciais de xilema e o estresse hídrico parece ter efeitos diretos no desenvolvimento de paredes celulares das células derivadas (Kozlowski *et al.* 1991).

Como para o crescimento é necessário um aumento no volume celular, o qual depende da manutenção de um balanço hídrico positivo, é importante que a absorção de

água seja superior à sua perda (Kozłowski *et al.* 1991). Assim, influências ambientais como umidade do solo e do ar são de extrema importância e, juntamente com fatores endógenos, afetam o tamanho das células que estão em diferenciação, seja em diâmetro ou em comprimento.

Da mesma maneira, como demonstrado por Zimmermann (1971), as características da madeira também influenciam nas relações hídricas. Neste trabalho, o autor associou a anatomia das estruturas condutoras do lenho com segurança e eficiência no transporte hídrico, no qual vasos mais largos tendem a ser mais eficientes, porém menos seguros no transporte hídrico enquanto a redundância de vasos, ou seja, aumento na densidade de vasos, é mais segura, porém menos eficiente se houver uma redução no diâmetro dos vasos. Desta forma, a planta apresenta uma íntima relação com a disponibilidade de água do ambiente à partir da relação de equilíbrio entre segurança e eficiência no transporte hídrico modulada pelas estruturas anatômicas da madeira.

Essas relações entre as plantas e o ambiente vêm sendo estudada por décadas em trabalhos de anatomia ecológica. Esses trabalhos mostram que as plantas possuem plasticidade na organização anatômica do lenho que permite às espécies sobreviver em locais com características ambientais contrastantes, como demonstrado por Baas (1973) e Oever (1981), ao analisar espécies de ampla distribuição.

A maioria destes trabalhos, tanto os pertencentes ao que Carlquist (1977) denominou como abordagem florística da anatomia ecológica, que estudam a variação em territórios ou biomas, quanto os pertencentes à denominada abordagem sistemática, que estudam variações dentro de uma mesma espécie ou gênero, analisaram espécies em condições macroclimáticas muito distintas. Entretanto, conforme sugerido por Luchi (1998), variações ambientais podem ocorrer em escalas muito menores, e também influenciam no crescimento e anatomia do lenho das plantas.

Por este motivo, o objetivo do presente trabalho é identificar e analisar o comportamento de crescimento de uma espécie tropical em ambiente de sazonalidade climática que ocupe formações distintas, mas próximas o suficiente para se comparar apenas variações climáticas em microescala. Para o estudo do crescimento da espécie, optou-se analisar a fenologia, a atividade cambial e a anatomia do lenho de *R. rhombifolia*, que tem ocorrência em três fitofisionomias adjuntas na Serra do Cipó, MG.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aljaro, M.E., G. Avila, A. Hoffmann & J. Kummerow. 1972. The annual rhythm of cambial activity in two woody species of chilean "Matorral". *American Journal of Botany* 59(9): 879-885.
- Alves, E.S. & V. Angyalossy-Alfonso. 2000. Ecological trends in the wood anatomy of some brazilian species. 1. Growth rings and vessels. *Iawa Journal* 21(1): 3-30.
- Alvim, P.T. 1964. Tree growth periodicity in tropical climates. In: M.H. Zimmermann (eds.), *The formation of wood in forest trees*: 479-495. Academic Press, New York, London.
- Amano, E. 2002. *Cordia trichotoma*, Boraginaceae: caracterização e sazonalidade na formação do xilema e do floema. Dissertação de mestrado em Ciências na Área de Botânica. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Amano, E. 2007. Pau-brasil, madeira e casca: formação, desenvolvimento e estrutura. Tese de doutorado em Ciências na Área de Botânica. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Avila, G., M.E. Aljaro, S. Araya, G. Montenegro & J. Kummerow. 1975. The seasonal cambium activity of Chilean and Californian shrubs. *American Journal of Botany* 473-478.
- Baas, P. 1973. The wood anatomical range in *Ilex* (Aquifoliaceae) and its ecological and phylogenetic significance. *Blumea* 21: 193-258.
- Borchert, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75(5): 1437-1449.
- Borchert, R. 1999. Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA Journal* 20(3): 239-247.
- Borchert, R., S.S. Renner, Z. Calle, D. Navarrete, A. Tye, L. Gautier, R. Spichiger & P. von Hildebrand. 2005. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equador. *Nature* 433: 627-629.
- Botosso, P.C. & R.E. Vetter. 1991. Alguns aspectos sobre a periodicidade e taxa de crescimento em 8 espécies arbóreas tropicais de floresta de terra firme (Amazônia). *Revista do Instituto Florestal* 3(2): 163-180.
- Carlquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolution - floristic approach. *American Journal of Botany* 64(7): 887-896.

- Coradin, V.T.R. 2000. Formação de anéis de crescimento e sazonalidade da atividade cambial de dez espécies lenhosas do cerrado. Departamento de Ecologia. Universidade de Brasília, Brasília. Doutor: 124.
- Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. *Journal of Ecology* 60: 147-170.
- Fahn, A. & E. Werker. 1990. Seasonal cambial activity. In: M. Iqbal (eds.), *The vascular cambium*: 139-157. Research Studies Press, Taunton
- Ferraz, D.K., R. Artes, W. Mantovani & L.M. Magalhães. 1999. Fenologia de árvores em fragmento de mata em São Paulo, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 59(2): 305-317.
- Frankie, G.W., H.G. Baker & P.A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62(3): 881-919.
- Iqbal, M. & A.K.M. Ghose. 1987. Anatomy of the vascular cambium of *Acacia nilotica* (L) Del. var. *telia* Troup (Mimosaceae) in relation to age and season. *Botanical Journal of the Linnean Society* 94(3): 385-397.
- Jackson, J.F. 1978. Seasonality of flowering and leaf-fall in a Brazilian sub-tropical lower montane moist forest. *Biotropica* 10(1): 38-42.
- Jacoby, G.C. 1989. Overview of tree-ring analysis in tropical regions. *Iawa Bulletin* 10(2): 99-108.
- Janzen, D.H. 1980. *Ecologia vegetal nos tropicos*. Epu, São Paulo.
- Kozlowski, T.T., P.J. Kramer, & S.G. Pallardy. 1991. *The physiological ecology of wood plants*. Academic Press, San Diego.
- Luchi, A.E. 1998. Periodicidade de crescimento em *Hymenaea courbaril* L. e anatomia ecológica do lenho de espécies de mata ciliar. Tese de doutorado em Ciências na Área de Botânica. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Marcati, C.R. 2000. Sazonalidade cambial em espécies tropicais. Tese de doutorado em Ciências na Área de Botânica. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Marcati, C.R., V. Angyalossy & R.F. Evert. 2006. Seasonal variation in wood formation of *Cedrela fissilis* (Meliaceae). *Iawa Journal* 27(2): 199-211.
- Marcati, C.R., C.R.D. Milanez & S.R. Machado. 2008. Seasonal development of secondary xylem and phloem in *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Trees-Structure and Function* 22(1): 3-12.



- Morellato, L.P.C., H.F. Leitão-Filho, R.R. Rodrigues & C.A. Joly. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta de altitude na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Revista Brasileira de Biologia* 50(1): 149-162.
- Morellato, L.P.C., R.R. Rodrigues, H.F. Leitão-Filho & C.A. Joly. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 12:85-98.
- Murphy, P.G. & A.E. Lugo. 1986. Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:67-88.
- Oever, L.v.d., P. Baas & M. Zandee. 1981. Comparative wood anatomy os *Symplocos* and latitude and altitude of provenance. *Iawa Bulletin* 2(1): 3-24.
- Rao, K.S. & Y.S. Dave. 1983. Ultrastructure of active and dormant cambial cells in teak (*Tectona grandis* L F). *New Phytologist* 93(3): 447-456.
- Rao, K.S., A.R.S. Menon & Y. Dave. 1989. Developmental and dimensional changes in the cambial fusiform initials of *Holoptelea integrifolia* (Roxb) Planch. *Biologia Plantarum* 31(2): 126-131.
- Rao, K.S. & K.S. Rajput. 2001. Relationship between seasonal cambial activity, development of xylem and phenology in *Azadirachta indica* growing in different forests of Gujarat State. *Annals of Forest Science* 58(6): 691-698.
- Reich, P.B. & R. Borchert. 1984. Water-stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72(1): 61-74.
- Silva, E.A.M., L.A.R. Pereira, A.L. Pinheiro & R.S. Ramalho. 1991. Variação sazonal na atividade cambial de três espécies florestais na região de Viçosa-MG. *Revista Seiva* 50:49-52.
- Tomazello-Filho, M. & N.S. Cardoso. 1999. Seasonal variations of the vascular cambium of teak in Brazil. In: R. Wimmer & R.E. Vetter (eds.), *Tree-ring analysis*: 147-154. CAB International,
- Venugopal, N. & K.V. Krishnamurthy. 1987. Seasonal production of secondary phloem in the twigs of certain tropical timber trees. *Annals of Botany* 60(1): 61-67.
- Venugopal, N. & K.V. Krishnamurthy. 1987. Seasonal production of secondary xylem in the twigs of certain tropical trees. *Iawa Bulletin* 8(1): 31-40.
- Venugopal, N. & M.G. Liangkuwang. 2007. Cambial activity and annual rhythm of xylem production of elephant apple tree (*Dillenia indica* Linn.) in relation to phenology and

- climatic factor growing in sub-tropical wet forest of northeast India. *Trees-Structure and Function* 21(1): 101-110.
- Verheyden, A., J.G. Kairo, H. Beeckman & N. Koedam. 2004. Growth rings, growth ring formation and age determination in the mangrove *Rhizophora mucronata*. *Annals of Botany* 94(1): 59-66.
- 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* 87(3): 391-403.
- Zimmermann, M.H. 1971. Transport in the xylem. In: M.H. Zimmermann & C.L. Brown (eds.), *Trees structure and function*: 221-279. Springer-Verlag, New York.

## Atividade Cambial e fenologia de *Roupala rhombifolia* em floresta de altitude na Serra do Cipó, MG

### RESUMO

A atividade cambial em regiões tropicais por décadas teve questionada a sua sazonalidade. Este trabalho tem por objetivo apresentar o comportamento de crescimento de *Roupala rhombifolia*, uma espécie tropical sempre-verde de floresta de altitude, através da fenologia e da variação da atividade do câmbio. Os resultados mostraram que a atividade cambial é sazonal e apresenta relação positiva com a quebra da dormência apical e o brotamento e expansão das folhas. Marcações cambiais e análise do câmbio mostram que o crescimento da planta é maior nos períodos em que ocorre a formação de folhas novas, em abril e entre agosto e outubro. Durante o restante do tempo, a atividade cambial ainda é mantida, reduzida à uma taxa mínima, ou seja, não apresenta dormência do câmbio. O brotamento das folhas novas, por sua vez, está associado principalmente à precipitação, mais evidentes durante as primeiras chuvas no final da estação seca, quando se inicia a reposição hídrica do solo. A diferenciação do xilema e do floema ocorrem ao longo de todo o ano, entretanto, a ausência de marcadores no floema dificultou a avaliação da sazonalidade da intensidade de sua diferenciação.

**PALAVRAS CHAVES:** câmbio vascular, sazonalidade tropical, xilogênese, formação do floema, Proteaceae, *Roupala*.

### INTRODUÇÃO

A atividade cambial anual nos trópicos por muitos anos foi desacreditada devido a uma relativa homogeneidade dos fatores ambientais ao longo do ano, quando comparada aos das zonas temperadas (Jacoby, 1989). Entretanto, alguns trabalhos já demonstraram que em regiões tropicais, onde há estação seca ou período de alagamento sazonais e bem demarcados, há formação anual dos tecidos condutores (Alves e Angyalossy-Alfonso, 2000; Borchert, 1999; Schongart et al., 2002; Worbes, 2002).

O tecido alvo da maioria dos trabalhos que envolvem, direta ou indiretamente, a sazonalidade da atividade cambial é o xilema secundário. Isso decorre do fato de se conservar com mais facilidade e apresentar marcações visíveis da variação cambial, e por

este motivo é alvo dos estudos dendrocronológicos, que têm demandado bastante esforço para compreender os padrões de atividade cambial nos trópicos.

Esta frente de estudos, muitas vezes, demonstra a anualidade de formação da madeira através da periodicidade da formação das camadas de crescimento no xilema secundário e/ou pela datação cruzada com madeiras de periodicidade anual já conhecida, como demonstrado recentemente por Oliveira et al. (2009). Entretanto, deve ser lembrado que ao se analisar apenas o xilema, obtêm-se apenas parcialmente a expressão da atividade cambial, já que o tecido origina também floema e, em várias espécies, durante a retomada da atividade do câmbio, ocorre a produção do floema antes do xilema (Fahn e Werker, 1990).

Portanto, estudos mais detalhados são necessários para comprovar se há ou não um período de dormência cambial nos trópicos, já que este tecido tem atividade bipolar e pode ter formação e desenvolvimento do xilema e floema secundários fora de fase entre si, como em *Pyrus malus* que inicia a diferenciação do floema um mês e meio antes do xilema (Evert, 1963). Também pode ocorrer que o pico das divisões cambiais aconteça em antifase com o pico de diferenciação dos tecidos condutores (Antonova e Stasova, 2006).

O floema, por sua vez, apesar de menos persistente na árvore, também apresenta formação sazonal, podendo ou não evidenciar marcas da sazonalidade cambial, como as faixas de fibroesclerídes de *Pyrus malus* (Evert, 1963) e os canais secretores de *Calophyllum* e *Mangifera* (Venugopal e Krishnamurthy, 1987).

Os estudos que se utilizaram especificamente da anatomia cambial para explicar a atividade sazonal de formação dos tecidos condutores nos trópicos estão concentrados principalmente em espécies da flora indiana (Iqbal e Ghouse, 1987; Rao, 1988; Rao e Dave, 1983; Rao e Rajput, 1999, 2001; Venugopal e Liangkuwang, 2007). Estes estudos comprovam a sazonalidade de formação dos tecidos condutores através de diferentes metodologias, mas principalmente na morfologia das células cambiais (p.e. espessura das paredes) e no número de camadas da zona cambial, no qual relacionam com a idade, fenologia foliar (brotamento) e variados fatores ambientais.

Entretanto, outras floras tropicais também apresentam estudos, mesmo que pontualmente. São exemplos os trabalhos de Amobi (1973; 1974) na Nigéria, o de Aljaro et al. (1972) no Chile, e os de Marcati et al. (2006; 2008) no Brasil.

A fenologia foliar por sua vez apresenta grande influência na variação da atividade cambial. Durante o período desfavorável ao crescimento, algumas plantas perdem as

folhas. Nesse momento, o câmbio costuma entrar em dormência e retoma a atividade somente após o brotamento das folhas novas (Borchert, 1999). Este tipo de comportamento é claramente relacionado para as espécies decíduas e brevidecíduas. Entretanto, existem poucos estudos que abordam a atividade cambial nas espécies sempre-verdes, sendo ainda considerado um tanto obscuro o seu comportamento.

Este estudo pretende abordar o comportamento da atividade cambial, através de injúrias cambiais e análise histológica do câmbio em amostras de galhos, em uma espécie sempre-verde ocorrente em dois ambientes que diferem em disponibilidade hídrica, relacionando com eventos fenológicos e climáticos.

## MATERIAIS E MÉTODOS

A espécie de estudo foi *Roupala rhombifolia* Mart. ex. Meisn (Proteaceae), uma espécie arbórea sempre-verde encontrada comumente em ambientes sazonais de altitude da América do Sul (Prance e Plana, 1998). Os indivíduos foram coletados na Serra do Cipó, uma cadeia montanhosa caracterizada pela vegetação de campo rupestre, que em locais de fatores edáficos diferenciados, possui vegetação de maior porte (Meguro et al., 1996). Segundo Veloso et al. (1991), estas formações florestais são classificadas como Floresta Estacional Semidecidual Montana. Essas florestas, de 10-15 m de altura, ocupam pequenas áreas da Serra do Cipó e são encontradas isoladas (capões de mata) ou associadas aos corpos d'água (mata ciliar) (Meguro et al., 1996).

Para finalidade comparativa, foram selecionadas uma mata ciliar e um capão de mata, adjacentes ao Parque Nacional da Serra do Cipó (Santana do Riacho, MG - 19°15'36,4''S e 43°32'37,9''W), que apesar de muito próximos, unidos em alguns locais, apresentam uma descontinuidade de algumas dezenas de metros, que interferem na altitude e proximidade ao corpo d'água, o que caracteriza microambientes distintos, principalmente relacionado à disponibilidade hídrica, maior e mais constante na mata ciliar. Entretanto, deve se considerar que, apesar de sofrer influências do corpo d'água, a mata associada não sofre alagamentos, sejam eles perenes ou periódicos.

Para a caracterização climática utilizaram-se as informações da estação meteorológica Alto do Palácio (IBAMA), localizada a 1,26 km do local de estudo, e do Observatório Nacional (Santana do Riacho, 19°10'08''S). A temperatura anual média entre 2005 e 2008 é de 18,2° C e a média anual de precipitação é superior a 1500 mm, com variação de 2 horas e 20 minutos no comprimento do dia. O regime sazonal de chuvas, é

mais intenso entre os meses outubro e março, e de seca entre os meses maio e agosto, favorecendo o déficit hídrico no solo entre os meses junho e agosto (Fig. 1a).

A fenologia da espécie foi acompanhada quinzenalmente, de abril de 2006 a fevereiro de 2008, em sete indivíduos de cada fisionomia. As características fenológicas observadas foram brotamento, senescência/deiscência foliar, e floração, sendo analisadas através de dois índices, o de intensidade (percentual de intensidade de Fournier) e o de atividade (percentual de indivíduos), conforme sugerem Bencke e Morellato (2002).

Para verificar os períodos de crescimento da espécie, foram feitas marcações cambiais do tipo janela de Mariaux (Detienne, 1989) de 10 cm de altura por 0,3 cm de largura em ramos relativamente robustos de oito indivíduos, sendo cinco de mata ciliar e três de mata de topo de morro. As dimensões das janelas foram adaptadas para minimizar os prejuízos à planta e evitar interferências entre as marcações. As marcações, feitas à mesma altura, distaram cerca de 4 cm de distância uma das outras e foram feitas a aproximadamente cada 4 meses. Ao todo foram feitas quatro marcações ao longo de 22 meses, em abril e agosto de 2006, e março e julho de 2007, sendo coletados os ramos em fevereiro de 2008.

As amostras para análise do tecido cambial e seus produtos foram coletadas e analisadas mensalmente ao longo de 17 meses (abril de 2006 a agosto de 2007) em ramos de aproximadamente 8 mm de diâmetro de três indivíduos de cada fitofisionomia, fixadas em uma solução de glutaraldeído e paraformaldeído (Karnovsky, 1965 *apud* Kraus e Arduin, 1997) e incluídas em Historesina<sup>®</sup>, conforme as recomendações gerais propostas por Feder e O'Brien (1968). As secções, de aproximadamente 4 µm, foram coradas com o azul de toluidina (O'Brien et al., 1964).

## RESULTADOS

### FENOLOGIA

Apesar de ser uma espécie sempre-verde, o brotamento de folhas não ocorreu uniformemente ao longo de todo o período. Os indivíduos analisados apresentaram destacados eventos fenológicos de brotamento ao longo do ano, sendo o mais intenso entre agosto e setembro de 2006, seja na intensidade ou na sincronidade do evento. Outros eventos de brotamento ocorreram mais esporadicamente, principalmente nos indivíduos da mata ciliar, associados, na maioria das vezes, à quebra de dormência apical causada pela coleta dos ramos para análise cambial (Fig. 1b e 1c). As folhas recém formadas, oriundas



do evento destacado em 2006, mesmo após estarem totalmente distendidas, mantiveram-se com coloração juvenil (verde-claro) por mais tempo nos indivíduos da mata ciliar (até 6 meses), desenvolvendo-se mais rápido nos espécimes de capão de mata (entre 3 e 4 meses). Entretanto, não houve nenhuma outra diferença que destacasse um tipo florestal do outro.

Por sua vez, os eventos de senescência e deiscência, ocorreram ao longo de todo o período, mas foi mais intenso de dezembro de 2006 a maio de 2007, com pico em fevereiro e março, no qual todos os indivíduos apresentaram alta porcentagem de folhas senescentes/deiscentes.

### MARCAÇÃO CAMBIAL

As marcações cambiais mostraram que existe uma oscilação na formação da madeira ao longo do ano, apesar de terem sido encontradas pequenas variações individuais, que não necessariamente se relacionam ao tipo de ambiente que ocupam. A figura 2 exemplifica a oscilação do crescimento, no qual se verificam marcações bem sucedidas em agosto de 2006, e março e julho de 2007.

Apesar de não evidente na figura supracitada, entre abril e agosto de 2006, cerca de 50% das amostras marcadas apresentaram algum crescimento, enquanto as demais não formaram madeira. Entre agosto de 2006 e março de 2007 foi o período que apresentou maior crescimento, seja em número de indivíduos (75%) ou em quantidade de madeira produzida. Já de março a julho de 2007 e de julho de 2007 a fevereiro de 2008, o crescimento foi menor, mas pouco foi avaliado, pois muitos ferimentos não foram profundos o suficiente para marcar o câmbio em julho de 2007, dificultando, muitas vezes, identificar quanto houve de incremento durante esses períodos.

### ANÁLISE CAMBIAL

Figuras mitóticas (fases do movimento cromossômico, fragmoplastos ou fragmossomos) foram frequentemente observadas em períodos de intensa atividade cambial e menos frequentes em períodos de menor atividade, sendo muitas vezes não observadas. Quando não eram identificados tais eventos, analisou-se a atividade cambial através de placas celulares/lamela média e até paredes celulares delgadas, que, sob microscopia de luz são muitos semelhantes, apesar da espessura da parede celular ser considerada por alguns um parâmetro menos confiável (V. Angyalossy e C. Marcati, comunicação pessoal) (Fig. 3).

A atividade cambial mostrou-se variável ao longo do ano, com pico de atividade de agosto a outubro de 2006, em ambas as áreas analisadas. Neste período, foram observados diversos estágios de divisão celular cambial, como metáfase, anáfase e início de citocinese, evidenciado pela observação de fragmoplastos e placas celulares (Fig. 3e, 3f e 3g). Estes eventos foram observados mais intensamente em pelo menos metade dos indivíduos analisados nos meses de agosto e setembro, e em apenas um dos indivíduos de outubro.

Também foi nesse período que se observou a presença de fragmossomos, com o núcleo ainda repleto de plastídios ricos em amido ao seu redor. As células em que foram observadas tais estruturas pertenciam à mesma camada celular do câmbio, como é observado na figura 3d.

No restante do período analisado, o tecido cambial apresentou-se pouco ativo ou em repouso, com exceção de junho de 2006 e abril de 2007, na qual se verificou uma atividade intermediária, mesmo que em alguns indivíduos.

Apesar de alguns indivíduos aparentemente não estarem com o câmbio ativo, não foi encontrado nenhum período de dormência cambial, isto porque, em todos os períodos analisados, havia algum indivíduo que apresentava sinais de divisão celular recente, mesmo que ocasional (Fig. 3c). Estes sinais eram restritos a regiões específicas do caule, quando nos períodos considerados de baixa atividade, e às vezes resultado de divisão de apenas uma única célula da zona cambial, com as células adjacentes aparentemente dormentes.

O número de camadas de células da zona cambial foi praticamente constante ao longo de todo o período analisado, com variação máxima de 3-4 camadas para 5-6, reflexo de uma taxa de divisão celular semelhante à taxa de diferenciação celular do xilema e floema.

## DIFERENCIAÇÃO DO XILEMA

A diferenciação dos elementos de vaso ocorreu em vários momentos ao longo do período analisado. A figura 4 evidencia os contrastes entre o período de diferenciação (a) e de ausência de diferenciação (b) do xilema, principalmente em relação à formação do elemento de vaso. Em abril de 2006 observou-se a presença do núcleo na célula (Fig. 4c). Em agosto/setembro a diferenciação se torna mais intensa, sendo observada também a deposição de parede secundária, mas ainda com a manutenção do protoplasto e da parede primária na placa de perfuração (Fig. 4d e 4e). Nos meses seguintes, ainda se observam

estas etapas da formação dos elementos de vaso, entretanto não tão constantes e com alguns vasos totalmente diferenciados nas proximidades da zona cambial. Apesar de em janeiro de 2007 não ter sido observado tal processo de diferenciação, em março foi encontrado em um indivíduo, sendo intensificado em abril. Nos meses seguintes, de maio a julho, não foi observada nenhuma evidência da diferenciação dos elementos de vaso, sendo inclusive observadas evidências de diferenciação assincrônica das células que compõem o vaso (Fig. 4f).

O parênquima axial, que apresenta associação aos vasos, apresentou diferenciação ao longo de todo o período analisado. As células que se encontram mais próximas ao câmbio, geralmente na última camada parenquimática, podendo às vezes serem encontradas nas camadas seguintes, são nucleadas (Fig. 4b).

As fibras, entretanto, também foram encontradas se diferenciando por praticamente todo o período, mas houve momento de maior diferenciação, em abril de 2007, tanto em quantidade de células produzidas quanto em número de indivíduos em sincronia (Fig. 4a).

Apesar da disposição em faixas tangenciais dos elementos celulares que compõem o xilema, foi verificado que existe uma certa variação do momento de formação destes elementos, que não é necessariamente uniforme ao longo de toda a área em diferenciação e nem corresponde à sazonalidade de intensificação do processo de diferenciação. Os tipos de célula em diferenciação (fibra ou vaso e parênquima axial) costumam variar em função das regiões em que estão, determinadas pelos raios medulares. Por este motivo, muitas vezes são encontradas fibras se diferenciando em uma região e parênquima axial em outra, que é mais nítido quando a atividade cambial é baixa, dando origem a várias camadas parênquima/fibra ao longo do ano. Portanto, torna-se necessária muita cautela para analisar os dados ou a idade do lenho.

## DIFERENCIAÇÃO DO FLOEMA

A diferenciação do tecido parece ocorrer ao longo de todo o ano, como pode ser observado na figura 5a, principalmente entre os meses de setembro e abril, quando se verificou a presença de núcleos nos elementos de tubo crivado, inclusive com cristais de proteína-P, confirmando sua origem nuclear na espécie, já que costumam ser encontrados livres próximos às placas crivadas (Fig. 5b, 5c e 5d). Também foram observados vários núcleos em uma única célula companheira (Fig. 5e). Entretanto a comprovação se baseou apenas na não distinção visual das paredes transversais que as

separam através de microscopia de luz e de contraste de fase e merece confirmação em microscopia confocal.

O floema parece estar condutor em praticamente toda a região onde não existem células colapsadas. Nessa região, as células companheiras e o parênquima axial geralmente mantêm o conteúdo celular intacto, eventualmente sendo observadas algumas células com perda do protoplasto, mais próximas à região colapsada (Fig. 5f). Mais externamente, onde já se encontram células colapsadas, apenas o parênquima axial se mantém não colapsado, eventualmente transformando-se em fibra.

Entretanto, em alguns meses foi verificada a presença de calose nas placas crivadas de um ou outro indivíduo (Fig. 5g). Estas podem ter sido originadas durante o processo de coleta, apesar de isso ser pouco provável. Entretanto, no mês de julho de 2007, quase todos os indivíduos apresentaram evidências muito claras de bloqueio do fluxo floemático, inclusive em elementos do tubo crivado próximos à zona cambial. Tal evento parece refletir mudanças nos fatores ambientais, o que parece caracterizar uma calose sazonal.

Além de julho de 2007, a deposição da calose também foi observada, apesar de esporadicamente, em junho e outubro de 2006 e abril de 2007.

## DISCUSSÃO

### FENOLOGIA

Os eventos de senescência/deiscência, apesar de ocorrerem ao longo de todo o ano, parecem se intensificar antes mesmo da diminuição da precipitação e reduzem aos valores básicos quando se inicia o período de déficit hídrico do solo. Este resultado contrapõe diversos trabalhos que apontam a estação seca como a principal responsável pela queda das folhas (Borchert, 1999; Frankie et al., 1974; Reich e Borchert, 1984). Entretanto, este período é o que apresenta maiores temperaturas médias, que podem estar influenciando a taxa respiratória e transpiratória das folhas. Esse fato pode ser justificado pelo hábito de ocupação da espécie, geralmente associada a grandes altitudes (Lupo e Pirani, 2002), que pode não tolerar temperaturas elevadas.

O evento de brotamento mais relevante se iniciou ainda na estação seca, antes da chegada do período de grandes precipitações. Esse evento, assim como a senescência/deiscência das folhas, ao menos aparentemente, parece não apresentar relações com a precipitação. Entretanto, Frankie et al. (1974), ao estudar 113 espécies em floresta seca, observaram que o pico de maior intensidade de brotamento ocorre logo antes do

início das chuvas. Os autores atribuem o resultado às chuvas passageiras ocasionais, que dariam início ao período de brotação, mas que não permitiriam a expansão foliar necessariamente. O brotamento observado em *R. rhombifolia*, mesmo que de menor intensidade, durante o segundo mês da estação seca, período esse em que ocorreu a recuperação da umidade do solo em função de um período de precipitação, corrobora tal interpretação.

Por outro lado, Nkoju (1963; 1964), observou que *Hildegardia barteri* apresenta quebra de dormência das gemas com o aumento de apenas uma hora no comprimento do dia. A única relação que pode ser realizada com o fotoperíodo no trabalho aqui apresentado é que no início do aumento da atividade cambial em 2006, o comprimento do dia apresentava seus menores valores. Entretanto, em 2007 tal fato não se repetiu, evidenciando que o fotoperíodo sozinho não influencia no aumento da atividade cambial e que outros fatores devem interferir para a mudança na atividade.

A floração, por sua vez, ocorreu apenas em novembro de 2007, logo após um evento de queimada no campo vizinho, atingindo apenas os indivíduos mais externos do capão de mata. Tal evento fenológico somente ocorreu em dois dos seis indivíduos que foram atingidos pela queimada, sendo que um deles sofreu a queima de 95% das suas folhas. Entretanto, acredita-se que os eventos de queimada possam estar influenciando a floração da espécie, pois neste mesmo período não foi verificado nenhum indivíduo não queimado florescendo, mesmo aqueles que possuíam condições semelhantes, como maior produtividade pela presença de copa ampla e maior incidência luminosa por ocupar locais periféricos na borda da mata. Estas informações parecem concordar com estudos de impacto de queimada na floração de espécies de cerrado, apesar deles geralmente se referirem a espécies herbáceas/arbustivas (Coutinho, 1990; Miranda, 1995). Entretanto, contrariam os dados de Hoffmann (1998), que observou impacto negativo das queimadas na reprodução sexual de *R. montana*. Os indivíduos analisados pelo autor reproduziam anualmente, mostrando que as espécies, dependendo de onde se encontram, podem apresentar estratégias reprodutivas variadas.

## MARCAÇÃO CAMBIAL

Os estudos de atividade cambial geralmente são realizados em coletas periódicas no tronco de árvores. Quando o tronco não é robusto o suficiente para permitir o número de coletas adequadas sem afetar o crescimento, ocorre o estresse da planta, influenciando

inclusive nos resultados da atividade cambial, que pode apresentar comportamento anômalo. O mesmo pode ocorrer com as marcações cambiais do tipo janela de Mariaux, que podem chegar a estressar e comprometer o crescimento de toda a árvore (Cardoso, 1991).

O problema apontado parece não ter influenciado os resultados das marcações, pelo menos até o terceiro ferimento. A partir deste momento, foi verificado um pequeno crescimento dos indivíduos, mas este fato também pode ter causas naturais, o que é mais provável, já que foi identificado o mesmo comportamento em todos os indivíduos marcados, independente do diâmetro do caule. A espessura do ferimento também auxiliou na minimização do impacto no crescimento do caule, já que ocasiona um aumento localizado de crescimento em função da cicatrização do ferimento.

Apesar do apresentado, as marcações cambiais foram de grande importância para auxiliar na caracterização do crescimento da espécie, no que tange o comportamento de formação do lenho. A espécie, apesar das oscilações na formação do lenho, apresentou crescimento ao longo de todo o ano, inclusive no período de precipitação muito baixa. Entretanto os intervalos das marcações, apesar de mais frequentes que os sugeridos pela literatura tradicional (Mariaux, 1967a, b, 1969, 1970), não permitem afirmar a ausência de parada de crescimento de *R. rhombifolia*, contrariando, aparentemente, os estudos que identificam parada na atividade cambial em espécies tropicais de ambientes com estação seca bem marcada (Borchert, 1999; Marcati et al., 2008; Worbes, 1999). Neste caso, a sazonalidade de formação da madeira parece estar vinculada a períodos mais favoráveis ou menos ao crescimento em espessura. Se houve parada de crescimento, esta deve ter ocorrido em períodos inferiores aos intervalos de marcação cambial.

## ANÁLISE CAMBIAL E DIFERENCIAÇÃO DOS TECIDOS CONDUTORES

Assim como verificado nas amostras de marcação cambial, o estudo da zona cambial também verificou uma maior atividade associada ao período de maior precipitação, principalmente o início deste. Entretanto, o início deste período de atividade cambial intensa ocorreu logo antes do início das primeiras chuvas fortes, em agosto de 2006, juntamente com o período do mais alto pico de brotamento das folhas. O aumento da atividade cambial parece estar vinculado à elevação do gradiente de auxina no câmbio, resultante da produção de novas folhas (Oribe et al., 2003), e por este motivo, muitos trabalhos apontam a retomada da atividade cambial associada à quebra da dormência das



gemas vegetativas, e às vezes florais (Amobi, 1973, 1974; Borchert, 1999; Rao e Rajput, 1999; Venugopal e Liangkuwang, 2007), inclusive nas espécies sempre-verdes (Fahn e Werker, 1990).

Apesar da menor intensidade, o mesmo fator pode ser associado à elevação da atividade cambial de abril de 2007. Desta forma, parece que o brotamento e expansão das folhas, que estão associados à intensa produção de auxina (Wareing et al., 1964), sinalizam a intensificação da atividade cambial, mas o fato das folhas ainda manterem características morfológicas semelhantes à folha jovem (coloração) parece não ter relação com a atividade cambial.

A maioria dos trabalhos que relacionam a fenologia foliar com a atividade cambial assumem uma retomada da atividade do câmbio após um período de dormência. Diferentemente, em *R. rhombifolia*, a atividade cambial parece ser contínua, apesar de bastante reduzida durante grande parte do ano, apresentando apenas uma intensificação da sua atividade com o brotamento de novas folhas. O mesmo comportamento do câmbio foi observado por Tomazello-Filho e Cardoso (1999) na espécie decídua *Tectona grandis*, e também por Marcati et al. (2008) em *Schizolobium parahyba*. Enquanto *T. grandis* apresentou o período de maior atividade cambial associado à expansão e desenvolvimento foliar, *S. parahyba* apresentou associação com folhas maduras. Estes eventos ocorreram, para as duas espécies, durante o período chuvoso.

Apesar de registrarmos um evento de floração, infelizmente não foi possível analisar a sua associação com a atividade cambial e diferenciação dos tecidos condutores, pois o evento ocorreu apenas após o término das coletas periódicas do câmbio, não sendo possível incluir amostras à análise devido ao fato da inclusão do material em historresina ser muito lenta, realizada neste trabalho em mais de 6 meses.

Segundo Fahn e Werker (1990), mesmo quando a atividade cambial parece ser contínua, a não uniformidade da atividade do câmbio pode originar a formação de camadas de crescimento, tal como foi observado na madeira de *Schizolobium parahyba* (Marcati et al., 2008). Em *R. rhombifolia*, a demarcação da camada de crescimento da madeira parece ser mais complexa, não sendo possível identificar o momento de formação de tais marcadores, pois amostras muito pequenas, que não contemplam a circunferência como um todo, como as utilizadas neste estudo, podem apenas refletir variações localizadas que corriqueiramente ocorrem ao longo da circunferência do caule. Ainda, a formação assincrônica das estruturas dificulta a análise do xilema, principalmente na face

transversal, onde se identificam as estruturas diferenciadas ou em diferenciação e os demarcadores das camadas de crescimento.

No floema, há que se destacar a dificuldade em analisar a formação dos elementos de tubo crivado, que apresentam dimensões semelhantes às células parenquimáticas axiais, além da aparência muito parecida das paredes celulares, quando não visíveis áreas e placas crivadas. Quando houve qualquer dúvida a respeito da identidade celular, as observações não foram consideradas.

O fator que melhor auxiliou na identificação da diferenciação do floema foi a presença de cristais de proteína-P ainda no núcleo, que são frequentemente encontrados livres no elemento de tubo crivado. Apesar de não ter estudado a origem dos cristais de proteína-P para o gênero, Behnke (1995) já havia proposto sua origem nuclear em alguns grupos de Proteaceae.

A ausência de marcador de crescimento no floema dificultou a análise da sazonalidade de diferenciação do tecido, não permitindo reconhecer variações na intensidade de formação e diferenciação do floema, principalmente se há ou não interrompimento no processo de diferenciação das células mãe de floema, assim como ocorre em *Pyrus malus* (Evert, 1963). Portanto, apesar do câmbio e do xilema apresentarem variações sazonais, aparentemente o floema apresenta formação contínua, ou seja, não há sazonalidade na diferenciação do tecido.

## CONCLUSÃO:

Apesar de diversos trabalhos apontarem parada cambial para espécies tropicais de ambientes sazonais com período seco bem demarcado, a espécie estudada não apresentou parada total da atividade cambial, sendo observadas divisões celulares esporádicas durante o período de menor atividade cambial, acompanhado da diferenciação das células produzidas. A intensificação da atividade meristemática do câmbio está associada positivamente aos eventos de brotamento de folhas e à precipitação.

---

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aljaro ME, Avila G, Hoffmann A e Kummerow J (1972) The annual rhythm of cambial activity in two woody species of chilean "Matorral". *American Journal of Botany* 59:879-885
- Alves ES e Angyalossy-Alfonso V (2000) Ecological trends in the wood anatomy of some brazilian species. 1. Growth rings and vessels. *Iawa Journal* 21:3-30
- Amobi CC (1973) Periodicity of wood formation in some trees of lowland rainforest in Nigeria. *Annals of Botany* 37:211-218
- Amobi CC (1974) Periodicity of wood formation in twigs of some tropical trees in Nigeria. *Annals of Botany* 38:931-936
- Antonova G e Stasova V (2006) Seasonal development of phloem in scots pine stems. *Russian Journal of Developmental Biology* 37:306-320
- Behnke HD (1995) Sieve-element characters of the Proteaceae and Elaeagnaceae: nuclear crystals, phloem proteins and sieve-element plastids. *Botanica Acta* 108:514-523
- Bencke CSC e Morellato LPC (2002) Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica* 25:269-275
- Borchert R (1999) Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA Journal* 20:239-247
- Cardoso NS (1991) Caracterização da estrutura anatômica da madeira e da fenologia e relações com a atividade cambial de árvores de teca (*Tectona grandis* L.) - Verbenaceae. Ciências Florestais, Dissertação. Universidade de São Paulo - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba
- Detienne P (1989) Appearance and periodicity of growth rings in some tropical woods. *Iawa Bulletin* 10:123-132
- Evert RF (1963) The cambium and seasonal development of phloem in *Pyrus malus*. *American Journal of Botany* 50:149-159
- Fahn A e Werker E (1990) Seasonal cambial activity. In: M. Iqbal (ed) *The vascular cambium*. Research Studies Press, Taunton, pp 139-157
- Feder N e O'Brien TP (1968) Plant microtechnique - some principles and new methods. *American Journal of Botany* 55:123-142

- Frankie GW, Baker HG e Opler PA (1974) Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62:881-919
- Hoffmann WA (1998) Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of Applied Ecology* 35:422-433
- Iqbal M e Ghouse AKM (1987) Anatomy of the vascular cambium of *Acacia nilotica* (L) Del var *telia* Troup (Mimosaceae) in relation to age and season. *Botanical Journal of the Linnean Society* 94:385-397
- Jacoby GC (1989) Overview of tree-ring analysis in tropical regions. *Iawa Bulletin* 10:99-108
- Kraus JE e Arduin M (1997) Manual básico de métodos em morfologia vegetal. EDUR, Seropédica
- Lupo R e Pirani JR (2002) Proteaceae. FAPESP: HUCITEC, São Paulo
- Marcati CR, Angyalossy V e Evert RF (2006) Seasonal variation in wood formation of *Cedrela fissilis* (Meliaceae). *Iawa Journal* 27:199-211
- Marcati CR, Milanez CRD e Machado SR (2008) Seasonal development of secondary xylem and phloem in *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake (Leguminosae : Caesalpinioideae). *Trees-Structure and Function* 22:3-12
- Mariaux A (1967a) Les cernes dans les bois tropicaux africains nature et périodicité. *Revue Bois et Forêts des Tropiques* 114:23-37
- Mariaux A (1967b) Les cernes dans les bois tropicaux africains, nature et périodicité. *Revue Bois et Forêts des Tropiques* 113:3-14
- Mariaux A (1969) La périodicité des cernes dans le bois de Limba. *Revue Bois et Forêts des Tropiques* 128:39-54
- Mariaux A (1970) La périodicité de formation des cernes dans le bois de l'Okoumé. *Revue Bois et Forêts des Tropiques* 131:37-50
- Meguro M, Pirani JR, Mello-Silva R e Giulietti AM (1996) Estabelecimento de matas ripárias e capões nos ecossistemas campestres da Cadeia do Espinhaço, Minas Gerais Bolm. Botânica, vol 15, pp 1-11
- Njoku E (1963) Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria .1. Observations on mature trees. *Journal of Ecology* 51:617-624
- Njoku E (1964) Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria .2. Observations on seedlings. *Journal of Ecology* 52:19-26

- O'Brien TP, Feder N e McCully ME (1964) Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* 59:368-372
- Observatório Nacional. Anuário Interativo do Observatório Nacional. Disponível em <http://euler.on.br/ephemeris/index.php>. Acesso em 22 de novembro de 2008.
- Oliveira J, Santarosa E, Pillar V e Roig F (2009) Seasonal cambium activity in the subtropical rain forest tree *Araucaria angustifolia*. *Trees - Structure and Function* 23:107-115
- Oribe Y, Funada R e Kubo T (2003) Relationships between cambial activity, cell differentiation and the localization of starch in storage tissues around the cambium in locally heated stems of *Abies sachalinensis* (Schmidt) Masters. *Trees-Structure and Function* 17:185-192
- Prance GT e Plana V (1998) The american proteaceae. *Australian Systematic Botany* 11:287-299
- Rao KS (1988) Cambial activity and developmental changes in ray initials of some tropical trees. *Flora* 181:425-434
- Rao KS e Dave YS (1983) Ultrastructure of active and dormant cambial cells in teak (*Tectona grandis* L F). *New Phytologist* 93:447-456
- Rao KS e Rajput KS (1999) Seasonal behaviour of vascular cambium in teak (*Tectona grandis*) growing in moist deciduous and dry deciduous forests. *Iawa Journal* 20:85-93
- Rao KS e Rajput KS (2001) Relationship between seasonal cambial activity, development of xylem and phenology in *Azadirachta indica* growing in different forests of Gujarat State. *Annals of Forest Science* 58:691-698
- Reich PB e Borchert R (1984) Water-stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72:61-74
- Schongart J, Piedade MTF, Ludwigshausen S, Horna V e Worbes M (2002) Phenology and stem-growth periodicity of tree species in amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology* 18:581-597
- Tomazello-Filho M e Cardoso NS (1999) Seasonal variations of the vascular cambium of teak in Brazil. In: R. Wimmer, R. E. Vetter (eds) *Tree-ring analysis*. CAB International, pp 147-154
- Veloso HP, Rangel Filho ALR e Lima JCA (1991) Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro

- Venugopal N e Krishnamurthy KV (1987) Seasonal Production of Secondary Phloem in the Twigs of Certain Tropical Timber Trees. *Annals of Botany* 60:61-67
- Venugopal N e Liangkuwang MG (2007) Cambial activity and annual rhythm of xylem production of elephant apple tree (*Dillenia indica* Linn.) in relation to phenology and climatic factor growing in sub-tropical wet forest of northeast India. *Trees-Structure and Function* 21:101-110
- 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* 87:391-403
- Worbes M (2002) One hundred years of tree-ring research in the tropics - a brief history and an outlook to future challenges. *Dendrochronologia* 20:217-231







Figura 2. Amostra coletada em fevereiro de 2008 com marcações cambiais do tipo janela de Mariaux realizadas em abril de 2006 (1), agosto de 2006 (2), março de 2007 (3) e julho de 2007. Barra de escala 1 cm.

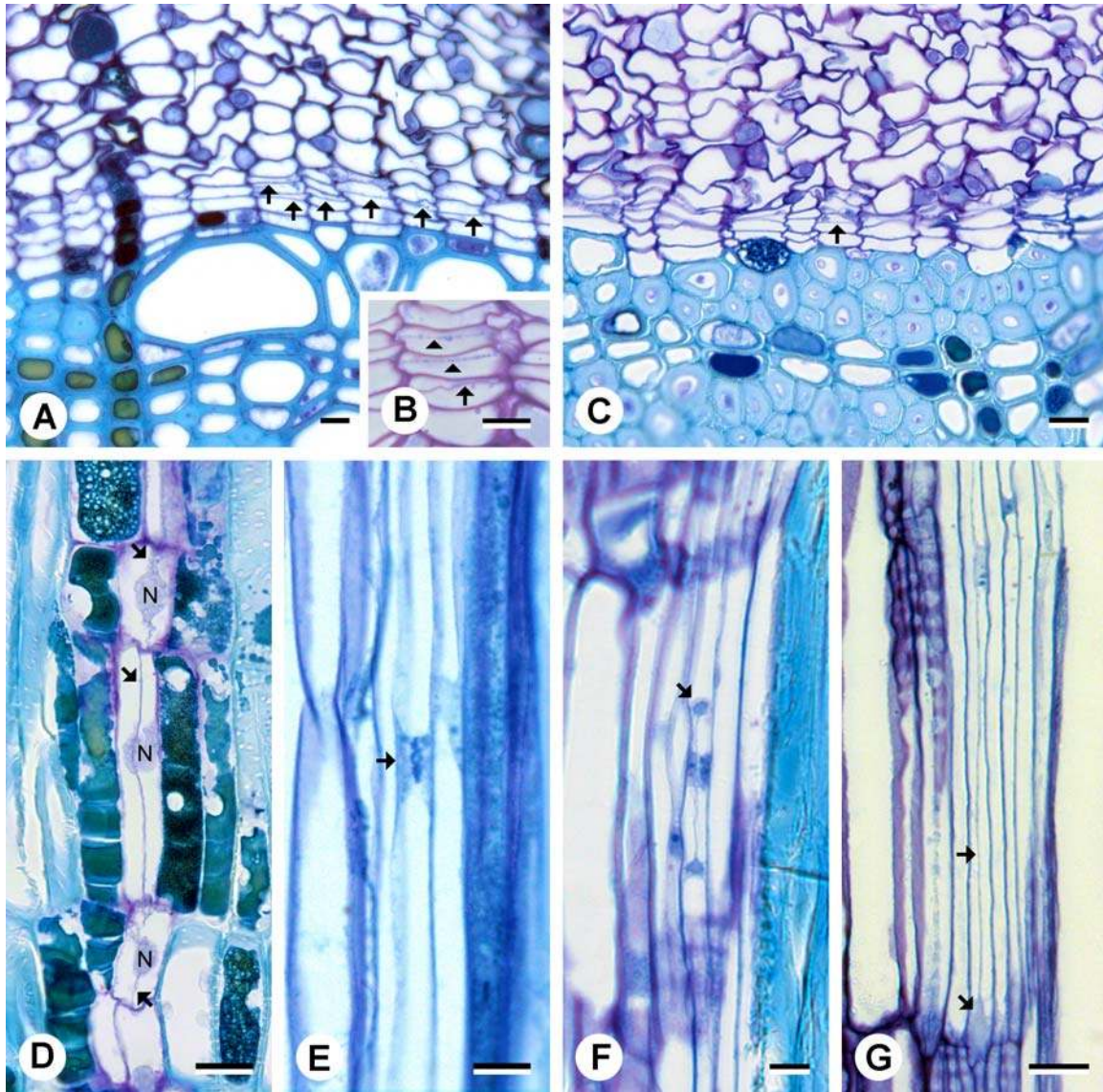


Figura 3. Atividade cambial. A e B – Zona cambial com atividade intensa;  $\uparrow$  – parede celular delgada ou placa celular/lamela média;  $\blacktriangle$  – possíveis fragmossomo ou placa celular. C – Zona cambial com baixa atividade;  $\uparrow$  – parede celular delgada. D – Fragmossomos ( $\blacktriangledown$  ou  $\blacktriangleleft$ ) em iniciais cambiais de células envolventes do raio; N – núcleo. E – Célula cambial em metáfase ( $\rightarrow$ ). F – Célula cambial e início de citocinese evidenciado pela presença de fragmoplasto ( $\blacktriangledown$ ). G – Recente divisão celular, onde ainda são evidentes o fragmoplasto ( $\blacktriangledown$ ) e a placa celular ( $\rightarrow$ ). Barra de escala 10  $\mu\text{m}$  (A-F) e 20  $\mu\text{m}$  (G).



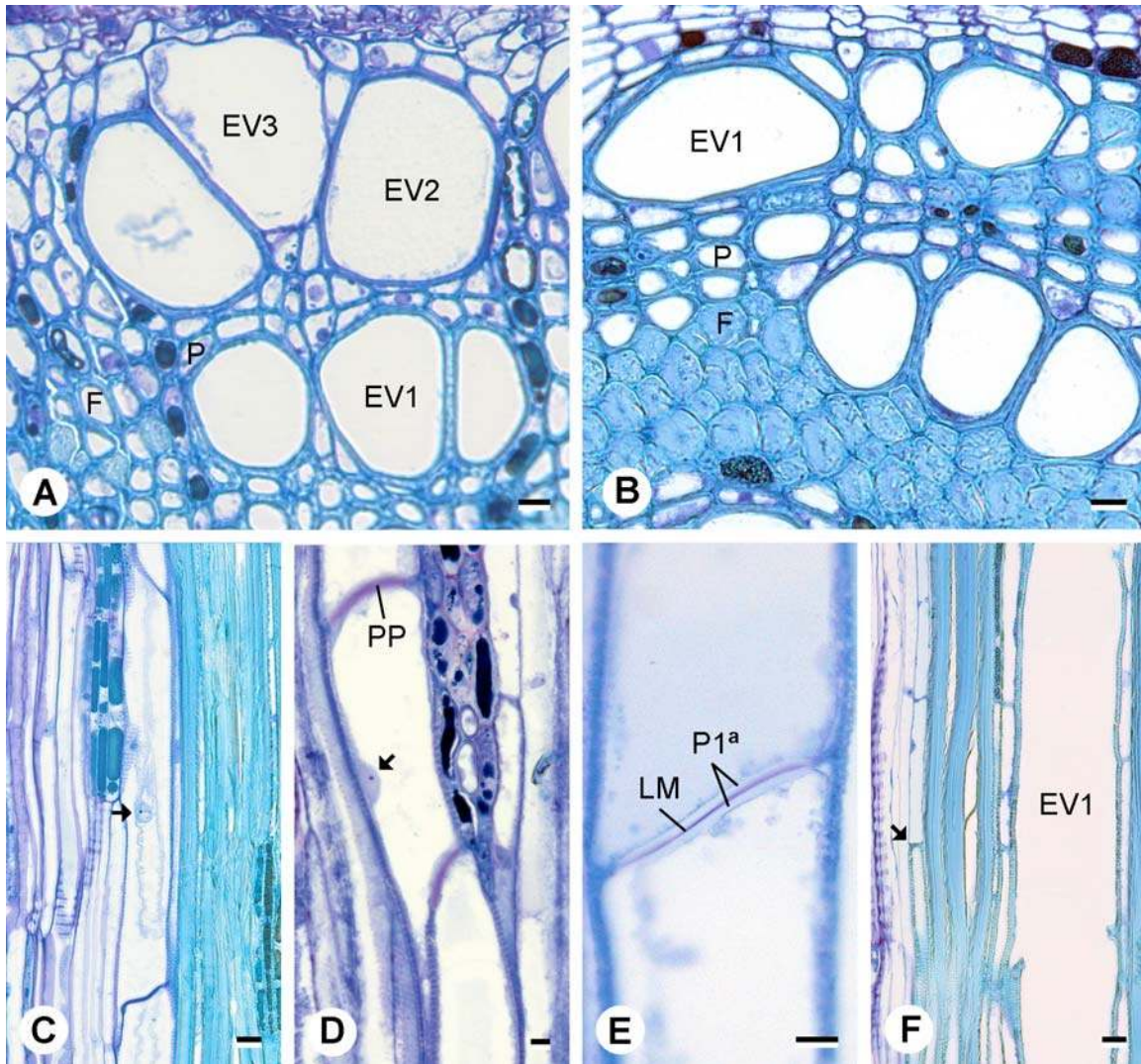


Figura 4. Diferenciação do xilema. A – Xilema em diferenciação intensa, com formação de fibra (F), parênquima (P) e vaso, que apresenta elementos de vaso em diferentes estágios de diferenciação, totalmente diferenciado (EV1), expandido com formação da parede secundária e protoplasto (EV2) e em expansão (EV3). B – Xilema em parada de diferenciação ou com diferenciação tênue; EV1 – elemento de vaso totalmente diferenciado, P – parênquima, F – fibra. C – Elemento de vaso em diferenciação com início de deposição de lignina na parede celular e núcleo evidente (→). D – Elemento de vaso em início de degradação do conteúdo celular, com núcleo ainda com nucléolo (◀) e placa de perfuração em parede primária (PP). E – Placa de perfuração evidenciando a lamela média (LM) e a parede primária em degradação (P1<sup>a</sup>). F – Vaso totalmente diferenciado (EV1); note à esquerda, próximo à zona cambial, a diferenciação assincrônica de um vaso ou ducto condutor (◀). Barra de escala 10 μm (A-E) e 20 μm (F).



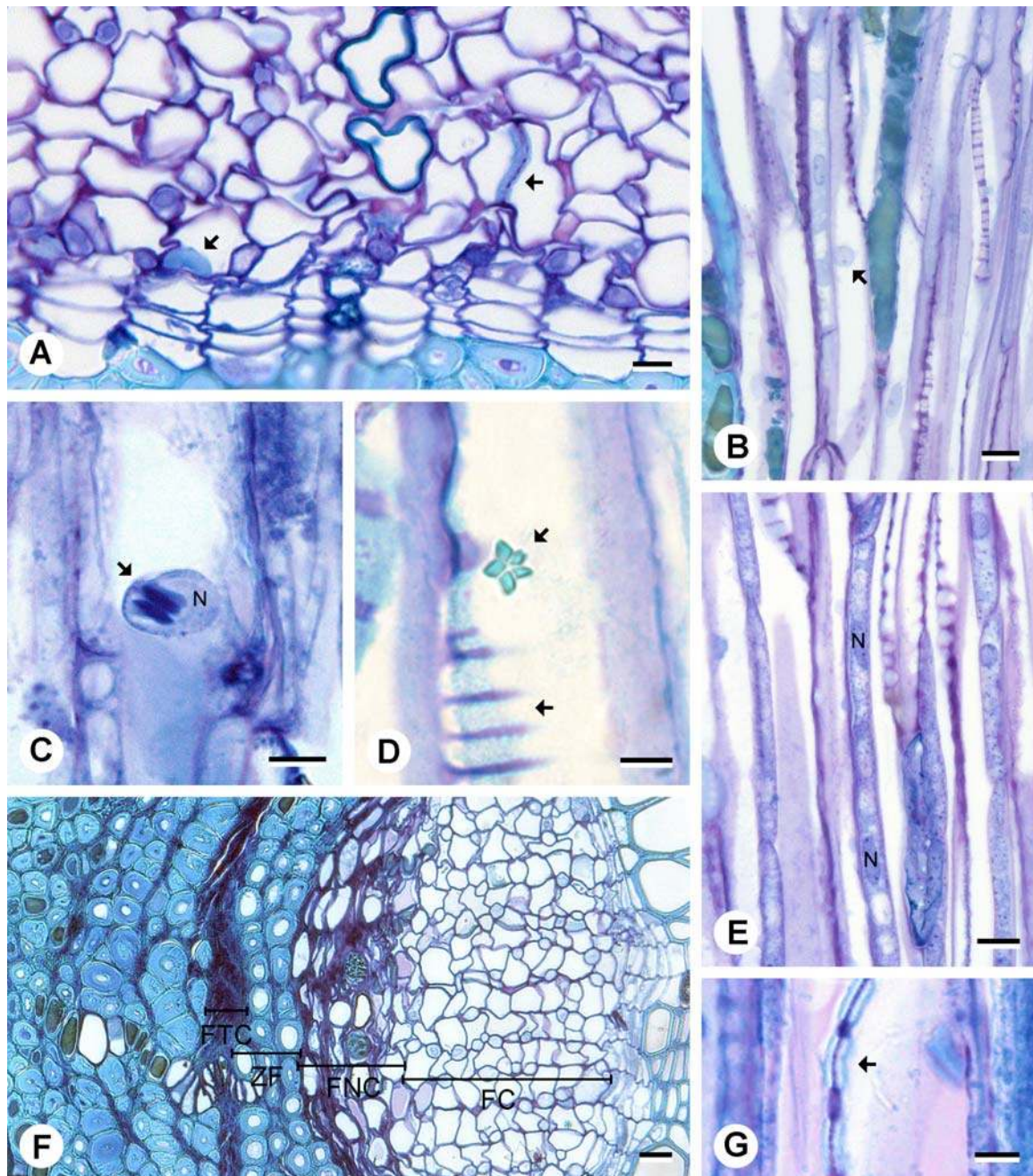


Figura 5. Diferenciação do floema. A – Vista transversal do floema em diferenciação evidenciando corpos protéicos (⬛) e proteína P na placa crivada (⬅). B – Elemento do tubo crivado com núcleo (⬛). C – Núcleo de elemento de tubo crivado (N) com cristal de proteína P (⬛). D – Cristal de proteína P (⬛) em elemento de tubo crivado totalmente diferenciado, próximo à placa crivada (⬅). E – Célula companheira binucleada; N – núcleo. F – Floema condutor (FC), próximo ao câmbio, seguido por floema não condutor, com células em degradação e colapsadas (FNC), zona fibrosa (ZF), com fibras em espessamento, que a seguir se intercala com floema totalmente colapsado (FTC). G – Calose temporária formada nas áreas crivadas da placa crivada (⬅). Barra de escala 10  $\mu$ m (A-E) e 20  $\mu$ m (F).

## Anatomia Ecológica do Lenho de *Roupala rhombifolia*: Uma Abordagem Microambiental

### RESUMO

Mudanças nas características do lenho das plantas muitas vezes são resultado do equilíbrio entre segurança e eficiência no transporte hídrico, sendo esse balanço modulado pelas relações hídricas entre as plantas e o ambiente. O presente trabalho teve como objetivo analisar a resposta de *Roupala rhombifolia* às variações ambientais em pequena escala, com ênfase nas diferenças edáficas, em três formações vegetacionais adjacentes, uma mata ciliar, uma mata de topo de morro e uma região de campo. Os resultados da análise de variância (ANOVA) e da análise de agrupamento (CLUSTER) mostram que existem distinções claras entre os indivíduos de cada uma das formações vegetacionais, na qual os indivíduos do campo são mais distintos, possuindo os menores valores de densidade e área de vasos, altura de raio, comprimento de fibra e porcentagem de área condutora, e os maiores valores de comprimento do elemento de vaso. Os indivíduos de mata ciliar foram os que apresentaram maiores valores em todas as variáveis, com exceção da densidade de vaso, maior nos de topo de morro. Os indivíduos da mata de topo de morro em geral obtiveram valores intermediários. Grande parte dessas diferenças provavelmente se deve às características de cada formação vegetacional, como proximidade do corpo d'água e principalmente às diferenças físicas e químicas dos solos.

**PALAVRAS CHAVES:** Proteaceae, *Roupala*, microambiente, solo, anatomia ecológica, mata ciliar, floresta semi-decídua, campo.

### INTRODUÇÃO

Trabalhos clássicos em anatomia ecológica da madeira comprovam que as plantas respondem aos fatores ambientais e que a madeira apresenta fenótipos variados em resposta a estes fatores (Baas *et al.* 1983; Barajas-Morales 1985; Carlquist 1975 e 1988; Van den Oever *et al.* 1981). Diversas espécies podem apresentar um mesmo padrão anatômico quando submetidas aos mesmos fatores ambientais limitantes (Carlquist 1977, Baas *et al.* 1983, Baas & Schweingruber 1987, Lindorf 1994), entretanto podem apresentar mudanças estruturais em função das variações contrastantes dos locais em que estão situadas (Baas 1973; Roig 1986; Van den Oever *et al.* 1981). A maioria dos trabalhos que

analisaram essas mudanças compararam madeiras procedentes de locais distantes e, muitas vezes, não existe controle dos fatores que influenciam no crescimento das plantas. Quando a proximidade das áreas analisadas é maior, há uma diminuição das diferenças ambientais de maior escala, facilitando a análise dos fatores ambientais entre as áreas que se quer comparar, uma vez que há menos fatores variando, fica mais fácil a visualização e entendimento dos elementos variáveis.

A organização dos tecidos condutores das plantas é resultado do equilíbrio entre a segurança e a eficiência no transporte da água (Carlquist 1977). Esse equilíbrio, associado à plasticidade dos tecidos condutores e às características filogenéticas da espécie, permite que as plantas consigam sobreviver em ambientes diferentes do considerado ótimo, respeitando a amplitude de condições em que cada espécie consegue sobreviver (Mayle *et al.* 2000).

Os trabalhos de anatomia ecológica da linha sistemática geralmente apresentam estudos de gêneros ou espécies de amplas distribuição. Exemplos clássicos são os de Baas (1973), que estudou a anatomia do lenho em 81 espécies do gênero *Ilex* distribuídas nos hemisférios norte e sul do Novo e Velho Mundos, e Oever *et al.* (1981), que analisaram 31 espécies de *Symplocos* ocorrentes na Ásia, Malásia, e Pacífico, vivendo em locais desde ao nível do mar até 3900 m de altitude. Esses trabalhos estabeleceram tendências que nortearam muitos estudos em anatomia ecológica da madeira. Eles mostram que as plantas possuem estratégias comuns para lidar com as grandes variações nas condições macroambientais, mas pouco se conhece do efeito de pequenas variações ambientais.

Trabalhos como o de Roig *et al.* (1986) mostram que as plantas não respondem apenas a gradientes de variação ambiental em larga escala, mas também a variações ambientais de menor escala. Nesse trabalho os autores estudaram a anatomia do lenho de *Adesmia horrida* presente na Sierra de Uspallata, onde há um gradiente de precipitação variável em relação à posição geográfica da encosta, maior na encosta leste. Associada a esta variação está a distribuição de *A. horrida*, que é encontrada em abundância na encosta leste, mas é rara na oeste, sendo apenas encontrada em locais onde existam fendas nas quais a água da chuva possa se acumular.

O mesmo foi realizado por Marcati *et al.* (2001), que estudaram a anatomia comparada do lenho de *Copaifera langsdorffii* em dois biomas brasileiros, a floresta e o cerrado, na qual verificaram diferenças qualitativas e quantitativas entre os indivíduos das duas áreas.

O presente trabalho propõe analisar, através da anatomia do lenho, de que maneira *Roupala rhombifolia* Mart. ex. Meisn (Proteaceae) responde às condições ambientais em micro-escala, principalmente variações edáficas, porém, estando submetidas às mesmas condições macroambientais, como o regime de chuvas e fotoperíodo, já que as localidades são bastante próximas. Por outro lado, cada área analisada apresenta características próprias, e assim, influenciam na expressão fenotípica das espécies ali viventes.

## MATERIAL E MÉTODOS

O trabalho foi realizado na Serra do Cipó, uma cadeia montanhosa rica em endemismos e característica por sua vegetação de campo rupestre, mas que possui formações de vegetação de maior porte devido a fatores edáficos localmente diferenciados (Meguro *et al.* 1996). As florestas da região são classificadas segundo Veloso *et al.* (1991) como Floresta Estacional Semidecidual Montana. São florestas de 10-15 m de altura que se encontram isoladas (capões de mata) ou associadas aos corpos d'água (mata ciliar), ocupando áreas pequenas e específicas na Serra do Cipó.

Visando trabalhar com localidades de características microambientais diferentes, foram selecionadas duas matas e um campo adjacentes, localizados no Parque Nacional da Serra do Cipó (Santana do Riacho, MG - 19°15'36,4''S e 43°32'37,9''W) que possuíssem a mesma espécie em número adequado e que estivessem próximas o bastante para estarem sob influência dos mesmos fatores macroambientais (Fig. 1).

Como observado na figura 1, as duas áreas florestais selecionadas, apesar de muito próximas, diferem em altitude e em proximidade ao corpo d'água, o que caracteriza um microambiente distinto, principalmente relacionado à disponibilidade hídrica, maior e mais constante na mata ciliar. Entretanto vale ressaltar que o corpo d'água está bem encaixado, ou seja, não chega a formar alagados em épocas de maiores precipitação, pois a declividade no seu entorno é elevada o suficiente a ponto de impedir tais eventos. Portanto, apesar da mata associada sofrer influências do corpo d'água, essa não sofre alagamentos, sejam eles perenes ou periódicos.

Para a caracterização climática foram utilizados dados da estação meteorológica Alto do Palácio (IBAMA), localizada a 1,26 km dos locais de estudo. A temperatura anual média é de 19,3° C e a precipitação anual de 1312 mm. O regime sazonal de chuvas, mais intenso entre os meses outubro e abril, e de seca entre os meses maio e setembro, favorece uma mudança rápida no déficit hídrico no solo, já entre os meses maio e setembro (Fig. 2).



O solo foi caracterizado com três amostras de cada fisionomia de estudo, coletadas a aproximadamente 15 cm da superfície, devido à pequena profundidade de algumas localidades. As amostras foram analisadas pelo Instituto Agronômico de Campinas (IAC), que utilizou amostras indeformadas para as análises físicas do solo e métodos de oxirredução para matéria orgânica; solução de cloreto de cálcio ( $\text{CaCl}_2$ ) para pH; resina de troca iônica para fósforo, potássio, cálcio e magnésio; solução tampão SMP para acidez potencial; e ácido sulfúrico para nitrogênio.

A espécie estudada foi *Roupala rhombifolia* Mart. ex. Meisn (Proteaceae), comumente encontrada em ambientes sazonais de altitude (Prance & Plana 1998). É uma espécie pioneira, sempre-verde, que muito provavelmente está relacionada com a formação e expansão dos capões de mata.

Inicialmente foi realizado um estudo de maturidade do lenho em uma amostra de galho de aproximadamente 2 cm de raio de um indivíduo de mata, no qual foram medidos os comprimentos de fibra e elemento de vaso a cada milímetro, desde o câmbio até a medula, através de macerações (Franklin 1945). Esse estudo preliminar auxiliou na padronização do tamanho mínimo de coleta dos indivíduos do campo, que também foi baseada na maturidade foliar, já que se trata de uma espécie com heterofilia, ou seja, possui folhas compostas quando jovem e simples quando madura. A coleta dos indivíduos de campo foi realizada em julho de 2006, na qual os 5 maiores indivíduos foram selecionados e coletados desde a base. Como estes possuíam diâmetros muito próximos do limite estabelecido previamente, estes ainda foram submetidos à mesma análise de maturidade de lenho.

Para os indivíduos de floresta, foram feitas coletas não destrutivas do tronco principal na altura do peito, de diâmetro superior a 4 cm, com auxílio de serra, formão e martelo. Foram coletados 8 indivíduos adultos em cada mata, em julho de 2006 e fevereiro de 2008.

Para o estudo de anatomia ecológica, foram medidos os comprimentos de elemento de vaso e fibra, área de vaso, densidade de vasos, largura e altura de raios e porcentagem de área condutora média, obtido através da fórmula (área total de vasos/ área amostral) x 100, semelhante à porosidade calculada por Jourez *et al.* (2001). As medições de comprimento foram realizadas em macerados de amostras próximas ao câmbio. Já as demais medições foram obtidas de seções de amostras, também próximas ao câmbio,

amolecidas em etilenodiamina 10% (adaptação de Carlquist 1982) e incluídas em polietilenoglicol 1500 (Rupp 1964), utilizando micrótomo de deslize Leica SM 2000R.

Foram feitas 30 medições para cada variável analisada, com exceção das variáveis de raio, fixadas em 20 medições, devido ao número baixo de raios obtidos em cada seção, e porcentagem de área condutora média, que foi calculada a partir dos valores médios de área total de vasos por indivíduo. Na análise de maturidade de lenho, inicialmente foram feitas 30 medições e depois de analisada a redundância de amostragem, foram reduzidas para 15. As medições de comprimento foram feitas utilizando o software Zeiss KS100 3.0, e para as demais, o software livre ImageJ versão 1.38x (NIH, 2007). Os dados obtidos foram analisados utilizando testes não paramétricos (Kruskal-Wallis) e paramétricos (análise de variância - ANOVA (Sokal & Rohlf 1981) e testes de Tukey-Kramer (Underwood 1981)), e análise multivariada de agrupamento (CLUSTER), segundo método *Ward* de agrupamentos hierárquicos (Mingoti 2007). Excetuando a densidade de vasos, todas as variáveis não obedeciam os pressupostos da ANOVA, sendo necessário realizar uma transformação dos dados ( $\log_{10}$ ). As análises estatísticas foram realizadas com o auxílio do programa JMP versão 5.0.1 (SAS Institute Inc, 2002).

## RESULTADOS

### CARACTERIZAÇÃO AMBIENTAL

Os dados de solo mostram que existe uma diferença microambiental que caracteriza as fisionomias estudadas, entretanto a variabilidade encontrada entre as amostras dificulta a análise (Tabela 1).

Na tabela 1 é possível observar que para as características físicas do solo (amostra saturada, capacidade de campo, potencial de murcha permanente e densidade), que influenciam na capacidade de retenção de água, a mata ciliar difere das outras fisionomias, nos quais os maiores valores, com exceção da densidade, foram encontrados na mata ciliar, sendo que as outras duas fisionomias apresentaram valores bastante semelhantes.

Considerando as características associadas à nutrição das plantas, foi possível identificar diferenças significativas entre as fisionomias nas variáveis matéria orgânica, capacidade de troca catiônica, acidez potencial e nitrogênio. Esta análise permite apenas afirmar que existem diferenças entre os grupos extremos, no caso o campo e a mata ciliar, podendo a mata de topo ser semelhante às outras fisionomias, já que apresenta valores intermediários para estas variáveis. Portanto, a mata ciliar, que apresenta os maiores

valores médios, possui o solo com maior capacidade nutricional, enquanto o campo, com menores valores médios, possui a menor capacidade.

De uma forma geral foi possível perceber que existe uma diferença mais clara entre o solo do campo e o da mata ciliar, e que na mata de topo apresenta características ora semelhantes às de uma fisionomia, ora a outra, sendo mais nítida a semelhança física do solo com o campo e química com a mata ciliar. Desta forma, pode-se dizer que a mata de topo apresenta um ambiente intermediário dentro do gradiente existente entre a mata ciliar e o campo, quando apenas se consideram as características de solo.

### CARACTERIZAÇÃO ANATÔMICA QUALITATIVA

O lenho de *R. rhombifolia* é característico pela presença de raios multiseriados largos e altos, que aumentam ainda mais as dimensões quanto mais distantes da medula.

O parênquima axial é escalariforme com disposição arqueada entre os raios, e pode estar ou não associado aos vasos, mas geralmente sim (Fig. 3a e b). Já os raios, apresentam células de dimensões diferenciadas quando analisadas em secção tangencial, maiores no centro do raio (Fig. 3c e d), além de apresentarem células procumbentes e eretas, sendo que este último tipo pode se localizar nas bordas dos raios (Fig. 3e e f).

### MATURIDADE DO LENHO

Através da amostra de galho foi considerado maduro o lenho encontrado acima de 1 cm de raio (Fig. 4). Este resultado permitiu a padronização da coleta dos indivíduos do campo em pelo menos 2 cm de diâmetro de tronco.

Os gráficos a seguir exemplificam a variação do comprimento das fibras (Fig. 5) e dos elementos de vaso (Fig. 6) nos indivíduos de campo, mostrando que existe uma oscilação dos comprimentos celulares ao longo do crescimento dos espécimes, apesar de não haver uma estabilização clara dos valores de comprimento, indicando uma possível juvenilidade dos indivíduos.

Nas figuras 4 e 5, ainda, é possível observar que existe uma oscilação mais ou menos coordenada dos comprimentos de fibra, que ocorre aproximadamente a cada três medições.

## ANATOMIA ECOLÓGICA

As diferenças encontradas entre as fisionomias para o lenho de *R. rhombifolia* são visíveis. Elas podem ser observadas nas imagens representativas, em secções transversal e longitudinal tangencial (Fig. 7).

Os valores médios dos indivíduos de Campo foram inferiores aos das outras fisionomias para densidade de vasos, área de vaso, altura e largura de raio e comprimento de fibra, e superior para comprimento de elemento de vaso. Inversamente, encontra-se a mata ciliar com os maiores valores em área de vaso, altura e largura de raio e comprimento de fibra. Já a mata de topo, de maneira geral, apresentou valores intermediários, excetuando em densidade de vasos, que apresentou o maior valor médio, e em comprimento do elemento de vaso, o menor valor.

Analisando as características do lenho através da ANOVA, foi possível verificar uma diferença significativa em cada uma das variáveis, como mostrado na tabela 2.

Através do teste de Tukey-Kramer foi possível distinguir estatisticamente cada uma das fisionomias nas variáveis de raio (altura e largura), comprimento de fibra, comprimento de elemento de vaso e densidade de vasos, na qual se verificam semelhanças de ordenação das classes em altura e largura de raio e comprimento de fibra (Tabela 2). A única variável que não apresentou distinção de todas as fisionomias foi área de vaso. Não foram encontradas diferenças significativas entre o campo e a mata de topo de morro, porém estas fisionomias se diferenciam significativamente da mata ciliar, que apresentou maior área de vaso (Tabela 2).

Os sete caracteres escolhidos para o desenvolvimento deste estudo (comprimento do elemento de vaso, comprimento de fibra, área e densidade de vasos, largura e altura de raio, e área condutora) mostraram que existe um padrão coerente de semelhança entre os indivíduos de cada fisionomia estudada, como é observado na análise multivariada de agrupamento hierárquico (Fig. 8). Esta análise permite afirmar que, para estes caracteres, a fisionomia com estas características da madeiras mais uniforme é o campo, com distanciamento euclidiano relativo máximo entre os indivíduos de 1,93, seguida pela mata de topo de morro com 3,45 e mata ciliar com 3,56. Por outro lado, as fisionomias mata ciliar e mata de topo de morro apresentaram madeiras mais semelhantes entre si, com observado no dendrograma hierárquico da figura 8.

---

## DISCUSSÃO

### MATURIDADE DO LENHO

O padrão de maturidade encontrado na amostra de galho não se mostrou totalmente confiável com os indivíduos de campo coletados, pois os maiores indivíduos de campo possuíam o diâmetro mínimo identificado pelo estudo de maturidade. Para saber se o padrão realmente é o mesmo, seriam necessárias coletas de indivíduos de campo de maior diâmetro (inexistentes no local de estudo) para confirmar quando ocorre a sua maturação. A origem diferente dos lenhos, de ramificação e de eixo principal, podem influenciar na maturação dos elementos vasculares, podendo o de eixo principal apresentar uma maturação mais tardia em relação às ramificações de indivíduos adultos. Outro fator que também pode ter grande influência é o ambiente na qual a planta está submetida. A amostra de galho foi retirada de um indivíduo de mata e, apesar de se localizar na borda desta, possui grandes diferenças microambientais no que se refere à luz, temperatura, umidade e principalmente nutricional, como comprovado pela análise química do solo.

Apesar disso, foi possível constatar uma oscilação coordenada do comprimento das fibras ao longo do lenho da planta entre os indivíduos analisados. Esta oscilação pode estar relacionada às variações sazonais dos fatores climáticos associadas ao crescimento das plantas, como a variação da disponibilidade de água ao longo do tempo, que influencia indiretamente na maior ou menor distensão celular (Lipshitz & Waisel 1970). Estas variações geralmente ficam marcadas nas madeiras como camada de crescimento, comumente encontradas em madeiras temperadas, porém, diversos trabalhos já comprovam sua existência em espécies tropicais (Alves & Angyalossy-Alfonso 2000; Borchert 1999; Marcati *et al.* 2006; Marcati *et al.* 2008; Schongart *et al.* 2002; Worbes 1999). Neste caso, a camada de crescimento não seria visível a olho nu e nem mesmo com o auxílio de lentes, mostrando a importância da análise quantitativa para auxiliar o reconhecimento destas, como demonstrado por Verheyden *et al.* (2005) em *Rhizophora mucronata*.

Também é importante ressaltar que maturidade foliar pode não necessariamente significar maturidade no lenho, uma vez que alguns indivíduos coletados podiam não apresentar maturidade xilemática, apesar de já possuir folhas simples, característica da maturidade foliar para a espécie (Prance & Plana 1998).

## ANATOMIA DO LENHO DE *R. RHOMBIFOLIA*

A espécie apresentou diversas características descritas como estados de caráter da família Proteaceae, sendo essas, vasos solitários ou em pequenos agrupamentos de disposição tangencial, parênquima axial em faixas associado aos vasos e em faixas adicionais não associados aos vasos, raios largos (maior que 5-10 mm), matriz formada por fibras libriformes, assim como a presença de traqueídes (Johnson & Briggs 1975). Menega (1966), que utilizou a espécie em seu estudo comparativo de *Euplassa*, caracterizou *R. rhombifolia* como portadora de muitos vasos, com uma média de 50 vasos por mm<sup>2</sup>, mais que o dobro do encontrado neste trabalho. Entretanto, Menega se utilizou apenas de um único espécime.

As células eretas dos raios parecem originar-se das iniciais fusiformes do câmbio vascular. Esta interpretação se baseou na disposição destas células quando em contato com o parênquima axial, também sendo chamadas de células envolventes de raio. Isto remete ao conceito de bainha envolvente do raio, que tem sua origem das iniciais fusiformes (Wheeler *et al.* 1989), entretanto em *R. rhombifolia*, diferentemente do que considera a literatura, apresenta uma bainha incompleta.

## ANATOMIA ECOLÓGICA

A distinção das madeiras dos diferentes tipos vegetacionais encontrada pela análise de cluster corrobora os resultados encontrados na ANOVA e no teste de Tukey-Kramer, excetuando para este último a área de vaso. Com a análise de cluster é possível afirmar que as madeiras de mata de topo de morro e mata ciliar são mais parecidas entre si que com o campo. Este fato ocorre pois essas fisionomias devem possuir maior semelhança nos fatores que controlam a formação do lenho, sejam elas endógenas, como é o caso da maturidade, ou exógenas. A existência de diferenças nas características abióticas foi demonstrada pela análise de solo, principalmente pelas características químicas, como menor quantidade de matéria orgânica e capacidade de troca catiônica, fortes fatores de influência na retenção de água, e menor disponibilidade de nitrogênio, fósforo e potássio, importantes para o crescimento e desenvolvimento das plantas. Fatores como estes têm influência na formação do lenho, entretanto as espécies podem responder diferentemente (Arnold & Mauseth 1999).

A maior distância euclidiana relativa dos indivíduos de campo em relação às demais fisionomias, observada na análise de agrupamento, pode estar associada à maior

distinção das características ambientais que influenciam na formação da madeira e/ou à juvenilidade dos indivíduos.

O campo, também localizado no alto do morro, apresenta características físicas do solo bastante semelhantes à mata de topo de morro, entretanto as diferenças químicas, como matéria orgânica, acidez potencial e capacidade de troca catiônica, são as que influenciam na distinção dos solos destas fisionomias e conseqüentemente no estabelecimento e desenvolvimento das plantas destes locais.

Fatores como matéria orgânica e capacidade de campo, maiores na mata ciliar, estão relacionados à retenção de água no solo, diminuindo a perda da água por transpiração e escoamento, e conseqüentemente permitindo a sua maior obtenção pelas plantas. Associados a esses fatores devem estar a necessidade hídrica dos indivíduos do campo, que por serem menores/jovens necessitam um aporte hídrico também menor, e o estresse ocasionado pelo isolamento dos indivíduos, sujeitando-os à maior transpiração devido aos níveis de insolação e vento, que também atuam da mesma maneira no solo. Este conjunto de fatores podem explicar os vasos de pequeno calibre e em baixa densidade encontrados nos indivíduos de campo, pois as primeiras funções a serem afetadas com um déficit hídrico são a fotossíntese e o crescimento celular (Chaves 1991; Chaves *et al.* 2009). Entretanto, não é impossível que alguma juvenilidade destes indivíduos também pode estar influenciando nas características analisadas.

Apesar de não ter sido estudado em detalhes pelo trabalho, deve se considerar a importância da cobertura vegetal sobre as propriedades do solo, que exercem forças de favorecimento recíproco (Delitti 1984). Solos onde a cobertura vegetal é menos complexa tende a apresentar valores nutricionais menores quando comparados com solos de áreas florestadas, como verificado por Silva *et al.* (2007) quando compararam áreas adjacentes de floresta, capoeira e pastagem. Os autores verificaram que há o empobrecimento do solo com a diminuição da cobertura vegetal, mas que esta é aos poucos reestabelecida com o aumento da mesma. Da mesma forma, solos mais ricos tendem a apresentar cobertura vegetal mais complexa e solos mais pobres cobertura vegetal menos complexa. Então, a ciclagem de nutrientes, maior em áreas florestadas que em áreas campestres, é influenciada tanto pelas características do solo quanto pelas características da cobertura vegetal.

A complexidade da cobertura vegetal afeta também a capacidade de retenção de água no solo, já que há um aumento de matéria orgânica e da capacidade de campo. A mata ciliar é a que apresenta maior umidade de solo, influenciada tanto pelas

características físico-químicas do solo quanto pela proximidade ao corpo d'água. Isso permite uma maior acessibilidade e constância ao recurso hídrico, uma vez que o corpo d'água é perene. Barij *et al.* (2007) ainda demonstram que o nível de água do solo é maior nas áreas mais baixas de uma montanha em relação as áreas mais elevadas, tal como a mata ciliar e a mata de topo de morro que variam em altitude, localizadas na mesma vertente do mesmo morro, entretanto uma na base e outra no alto do morro.

Os resultados da anatomia do lenho apresentam-se de acordo com o esperado, na qual a maior eficiência condutiva está na mata ciliar e a menor no campo, demonstradas claramente pela porcentagem de área condutora. No caso da mata ciliar a característica que mais influenciou este índice foi o calibre dos vasos e não a densidade destes. Isto remete aos trabalhos que demonstram menor redundância de vasos em vegetações de locais mais úmidos, porém não alagados, assim como maior diâmetro, e conseqüentemente, área de vaso (Baas & Carlquist 1985; Baas *et al.* 1983; Barajas-Morales 1985; Carlquist 1989). Comprimento de fibra é outra característica que apresentou variação em relação a umidade local, também de valores maiores na mata ciliar e menores no campo, assim como encontrado por Barajas-Morales (1985). Entretanto, ao contrário do que vem dizendo a literatura (Baas & Carlquist 1985; Barajas-Morales 1985), o comprimento de elemento de vaso apresenta valores muito maiores para o campo, apesar de mostrar coerência para os indivíduos das formações florestais.

Por outro lado, além dos diversos fatores ambientais, as plantas estão expostas a interações simultâneas com muitas espécies, o que pode influenciar na plasticidade fenotípica (Valladares *et al.* 2007). A coocorrência dos fatores, tanto bióticos quanto abióticos, pode mascarar o efeito de uma única variável sobre a plasticidade, já que a planta apresenta um fenótipo resultado do conjunto de fatores que influenciam no seu crescimento, dificultando a identificação e a compreensão dos benefícios obtidos de cada fator ambiental.

Desta forma as plantas podem se utilizar de mais de uma estratégia ecológica para suprir suas necessidades biológicas, ou até utilizar a mesma estratégia em diferentes propósitos (Anfodillo *et al.* 2006; Preston *et al.* 2006; West *et al.* 1999). Nesses trabalhos ficou demonstrada uma correlação positiva das dimensões do vaso (diâmetro e área) com a altura da planta, mostrando que variações nesta característica pode não estar relacionada apenas à disponibilidade hídrica maior.



Além disso, as características anatômicas e fisiológicas das folhas também auxiliam no controle hídrico e por sua vez interferem na plasticidade das características da madeira. A perda das folhas em épocas menos favoráveis é uma das estratégias utilizadas para controlar a perda de água. As espécies tropicais que não se utilizam desta estratégia necessitam investir em outras que minimizem o embolismo causado pela seca, como a diminuição do diâmetro ou área do vaso e a redundância no número de vasos, ou seja, um aumento na densidade (Choat *et al.* 2007). Provavelmente a presença de traqueídes vasicêntricas é uma estratégia utilizada por *R. rhombifolia*, que, associada às demais características do lenho abordadas anteriormente, aumenta a segurança no transporte hídrico (Carlquist 1985; Carlquist 1989; Rosell *et al.* 2007). Os mesmos autores verificaram que a presença de traqueídes verdadeiras diminuem o agrupamento de vasos, entretanto as traqueídes vasicêntricas não foram quantificadas para este trabalho.

Comparando as duas matas analisadas e assumindo as considerações de eficiência *versus* segurança propostas por Carlquist (1977), é possível perceber que o microambiente da mata ciliar permite maior eficiência no transporte de água, verificado pela maior área e menor densidade de vasos. Ao contrário, os indivíduos da mata de topo de morro provavelmente investem mais em segurança, diminuindo o risco de embolismos, já que há maior redundância de vasos e estes são de menor calibre.

Este trabalho pôde mostrar que mesmo na micro-escala há diferenças anatômicas tanto quanto aquelas encontradas por outros autores em centenas de km de distância. Por este motivo sugere-se que trabalhos de anatomia ecológica sistemáticos devam ser mais cautelosos, controlando as variáveis ambientais e analisando um número grande de indivíduos, pois pequenas variações podem influenciar fortemente nos resultados, o que pode levar a conclusões enviesadas.

## CONCLUSÕES

Apesar da grande proximidade entre as áreas estudadas, foi possível identificar diferenças associadas a cada fisionomia (campo, mata de topo de morro e mata ciliar) através das análises quantitativas do lenho de *Roupala rhombifolia*. Estas diferenças se comportaram conforme a disponibilidade hídrica de cada ambiente, segundo as características edáficas.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alves, E.S. & V. Angyalossy-Alfonso. 2000. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 1. Growth rings and vessels. *Iawa Journal* 21(1): 3-30.
- Anfodillo, T., V. Carraro, M. Carrer, C. Fior & S. Rossi. 2006. Convergent tapering of xylem conduits in different woody species. *New Phytologist* 169(2): 279-290.
- Arnold, D.H. & J.D. Mauseth. 1999. Effects of environmental factors on development of wood. *American Journal of Botany* 86(3): 367-371.
- Baas, P. & S. Carlquist. 1985. A Comparison of the ecological wood anatomy of the floras of southern-California and Israel. *Iawa Bulletin* 6(4): 349-353.
- Baas, P. 1973. The wood anatomical range in *Ilex* (Aquifoliaceae) and its ecological and phylogenetic significance. *Blumea* 21:193-258.
- Baas, P. & F.H. Schweingruber. 1987. Ecological trends in the wood anatomy of trees, shrubs and climbers from Europe. *Iawa Bulletin* 8(3): 245-274.
- Baas, P., E. Werker & A. Fahn. 1983. Some ecological trends in vessel characters. *Iawa Bulletin* 4(2-3): 141-159.
- Barajas-Morales, J. 1985. Wood structural differences between trees of two tropical forests in Mexico. *IAWA Bulletin ns* 6(4): 355-364.
- Barij, N., A. Stokes, T. Bogaard & R. Van Beek. 2007. Does growing on a slope affect tree xylem structure and water relations? *Tree Physiology* 27(5): 757-764.
- Borchert, R. 1999. Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA Journal* 20(3): 239-247.
- Carlquist, S. 1975. Ecological strategies of xylem evolution. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London.
- Carlquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolution - floristic approach. *American Journal of Botany* 64(7): 887-896.
- Carlquist, S. 1982. Wood anatomy of *Illicium* (Illiciaceae) - phylogenetic, ecological, and functional interpretations. *American Journal of Botany* 69(10): 1587-1598.
- Carlquist, S. 1985. Vascentric tracheids as a drought survival mechanism in the woody flora of southern California and similar regions; review of vascentric tracheids. *Aliso* 11(1): 37-68.

- Carlquist, S. 1988. Comparative wood anatomy: systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Springer Verlag, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo.
- Carlquist, S. 1989. Adaptive wood anatomy of Chaparral shrubs. In: S.C. Keeley (eds.), The California Chaparral: Paradigms reexamined: 25-35.
- Chaves, M.M. 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. Journal of Experimental Botany 42(234): 1-16.
- Chaves, M.M., J. Flexas & C. Pinheiro. 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. Annals of Botany 103:551-560.
- Choat, B., L. Sack & N.M. Holbrook. 2007. Diversity of hydraulic traits in nine *Cordia* species growing in tropical forests with contrasting precipitation. New Phytologist 175(4): 686-698.
- Delitti, W.B.C. 1984. Aspectos comparativos de ciclagem de nutrientes minerais na mata ciliar, no campo cerrado e na floresta implantada de *Pinus elliottii* engelm. var. *elliottii* (Mogi Guacu, S.P.). PhD Thesis, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil.
- Franklin, G.L. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin Composites, and a new macerating method for wood. Nature 155(3924): 51-51.
- Johnson, L.A.S. & B.G. Briggs. 1975. On the Proteaceae - evolution and classification of a southern family. Botanical Journal of the Linnean Society 70(2): 83-182.
- Jourez, B., A. Riboux & A. Leclercq. 2001. Anatomical characteristics of tension wood and opposite wood in young inclined stems of poplar (*Populus euramericana* cv 'Ghoy'). Iawa Journal 22(2): 133-157.
- Lindorf, H. 1994. Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. IAWA Journal 15(4): 361-376.
- Lipshitz, N. & Y. Waisel. 1970. Effects of environment on relations between extension and cambial growth of *Populus euphratica* Oliv. New Phytologist 69(4): 1059-1064.
- Marcati, C.R., C.R.D. Milanez & S.R. Machado. 2008. Seasonal development of secondary xylem and phloem in *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake (Leguminosae: Caesalpinioideae). Trees-Structure and Function 22(1): 3-12.
- Marcati, C.R., V. Angyalossy & R.F. Evert. 2006. Seasonal variation in wood formation of *Cedrela fissilis* (Meliaceae). Iawa Journal 27(2): 199-211.

- Marcati, C.R., V. Angyalossy-Alfonso & L. Benetati. 2001. Anatomia comparada do lenho de *Copaifera Langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinoideae) de floresta e cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 24(3): 311-320.
- Mayle, F.E., R. Burbridge & T.J. Killeen. 2000. Millennial-scale dynamics of southern amazonian rain forest. *Science* 290: 2291-2294.
- Meguro, M., J.R. Pirani, R. Mello-Silva & A.M. Giuliatti. 1996. Estabelecimento de matas ripárias e capões nos ecossistemas campestres da Cadeia do Espinhaço, Minas Gerais *Bolm. Botânica*. 15: 1-11.
- Mennega, A.M.W. 1966. Wood anatomy of the genus *Euplassa* and its relation to other Proteaceae of the Guianas and Brazil. *Acta Botanica Neerlandica* 15:177-129.
- Mingoti, S.A. 2005. Análise de dados através de métodos de estatística multivariada: uma abordagem aplicada. Editora UFMG, Belo Horizonte.
- National Institutes of Health, USA. <http://rsb.info.nih.gov/ij/> Acesso em: 2007.
- Prance, G.T. & V. Plana. 1998. The American proteaceae. *Australian Systematic Botany* 11(3-4): 287-299.
- Preston, K.A., W.K. Cornwell & J.L. DeNoyer. 2006. Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. *New Phytologist* 170(4): 807-818.
- Roig, F.A. 1986. The wood of *Adesmia horrida* and its modifications by climatic conditions. *Iawa Bulletin* 7(2): 129-135.
- Rosell, J.A., M.E. Olson, R. Aguirre-Hernandez & S. Carlquist. 2007. Logistic regression in comparative wood anatomy: tracheid types, wood anatomical terminology, and new inferences from the Carlquist and Hoekman southern Californian data set. *Botanical Journal of the Linnean Society* 154(3): 331-351.
- Rupp, P. 1964. Polyglykol als Einbettungsmedium zum Schneiden botanischer Präparate. *Mikrokosmos* 3:123-128.
- SAS Institute Inc, 2002. Software JMP versão 5.0.1. Cary, NC.
- Schongart, J., M.T.F. Piedade, S. Ludwigshausen, V. Horna & M. Worbes. 2002. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology* 18:581-597.
- Silva, R.C., J.M. Pereira, Q.R. Araújo, A.J.V. Pires & A.J. Del Rei. 2007. Alterações nas propriedades químicas e físicas de um chernossolo com diferentes coberturas vegetais. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 31:101-107.

- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1981. Biometry - The principles and practice of statistics in biological research. W.H. Freeman, New York.
- Underwood, A.J. 1981. Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 19: 513-605.
- Valladares, F., E. Gianoli & J.M. Gomez. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist* 176(4): 749-763.
- Van den Oever, L., P. Baas & M. Zandee. 1981. Comparative wood anatomy of *Symplocos* and latitude and altitude of provenance. *Iawa Bulletin* 2(1): 3-24.
- Veloso, H.P., A.L.R. Rangel Filho & J.C.A. Lima. 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- Verheyden, A., F. De Ridder, N. Schmitz, H. Beeckman & N. Koedam. 2005. High-resolution time series of vessel density in Kenyan mangrove trees reveal a link with climate. *New Phytologist* 167(2): 425-435.
- West, G.B., J.H. Brown & B.J. Enquist. 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400(6745): 664-667.
- Wheeler, E.A., P. Baas & P.E. Gasson. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification - with an Appendix on non-anatomical information. *IAWA Bulletin n.s.* 10(3): 219-332.
- 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* 87(3): 391-403.

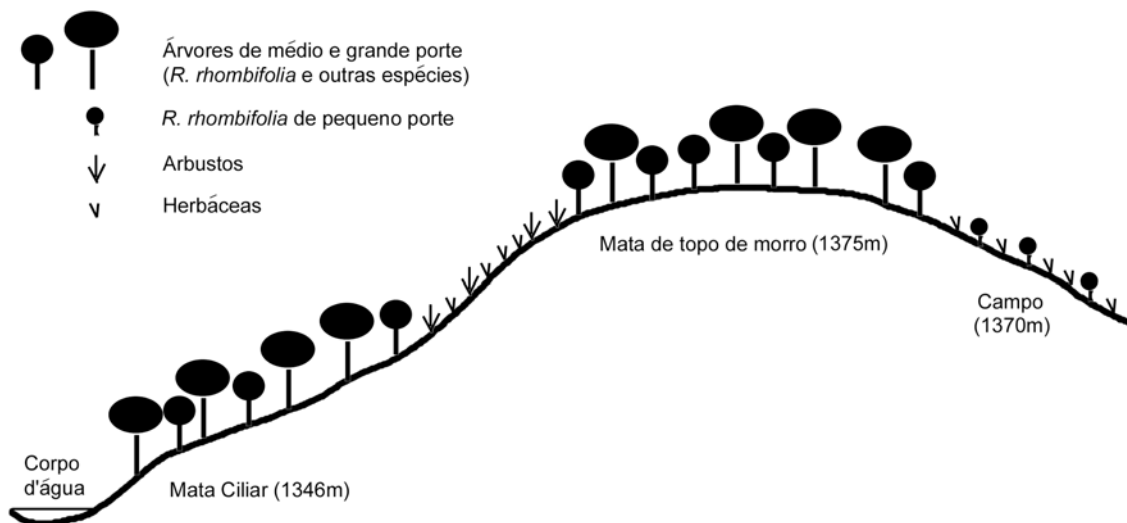
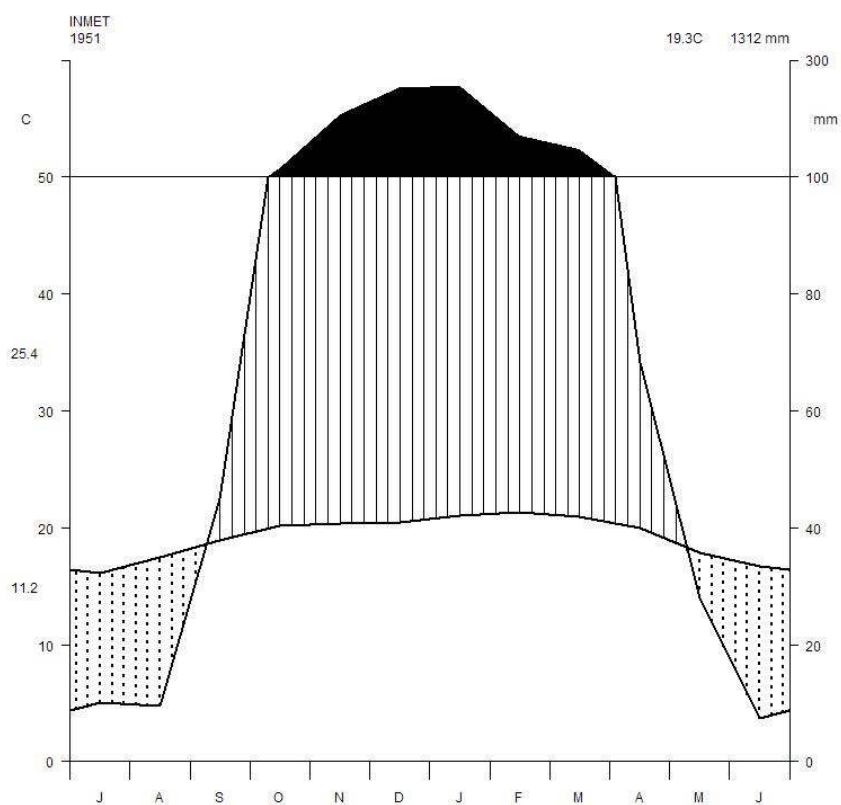


Figura 1. Esquema representativo dos locais de coleta, mata ciliar, mata de topo de morro e campo (eixos fora de escala – apenas ilustrativo).



Fonte: Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), 2008.

Figura 2. Diagrama climático da estação meteorológica de Diamantina, MG.

Tabela 1. Médias, desvios padrão e H de Kruskal-Wallis calculados (\* $\alpha=0.05$  e \*\*  $\alpha=0.10$ ) para as características físico-químicas dos solos de cada fisionomia.

	Local	Média	Desvio Padrão	H
Amostra saturada (m <sup>3</sup> /m <sup>3</sup> )	Campo	0,56	0,04	5,60*
	Mata de topo de morro	0,54	0,03	
	Mata-ciliar	0,72	0,06	
Capacidade de campo 30kPa (m <sup>3</sup> /m <sup>3</sup> )	Campo	0,20	0,04	5,96*
	Mata de topo de morro	0,17	0,02	
	Mata-ciliar	0,37	0,02	
Potencial de murcha permanente 1500kPa (m <sup>3</sup> /m <sup>3</sup> )	Campo	0,17	0,05	6,49*
	Mata de topo de morro	0,14	0,01	
	Mata-ciliar	0,33	0,06	
Densidade do solo (mg/m <sup>3</sup> )	Campo	1,28	0,17	5,42**
	Mata de topo de morro	1,36	0,12	
	Mata-ciliar	0,84	0,12	
Matéria orgânica (g/dm <sup>3</sup> )	Campo	29,00	2,65	5,42**
	Mata de topo de morro	67,33	25,77	
	Mata-ciliar	70,33	11,93	
pH	Campo	4,20	0,00	3,20
	Mata de topo de morro	3,97	0,45	
	Mata-ciliar	3,80	0,00	
Fósforo (mg/dm <sup>3</sup> )	Campo	1,00	0,00	4,10
	Mata de topo de morro	6,33	6,81	
	Mata-ciliar	4,67	3,79	
Potássio (mmolc/dm <sup>3</sup> )	Campo	0,47	0,12	3,95
	Mata de topo de morro	0,93	0,38	
	Mata-ciliar	0,77	0,15	
Cálcio (mmolc/dm <sup>3</sup> )	Campo	1,67	0,58	1,15
	Mata de topo de morro	2,33	1,53	
	Mata-ciliar	1,33	0,58	
Magnésio (mmolc/dm <sup>3</sup> )	Campo	<1	0,00	-
	Mata de topo de morro	1,33	0,58	
	Mata-ciliar	1,00	0,00	
Acidez potencial (mmolc/dm <sup>3</sup> )	Campo	64,67	7,02	5,80*
	Mata de topo de morro	169,00	82,54	
	Mata-ciliar	228,67	24,01	
Soma das bases (mmolc/dm <sup>3</sup> )	Campo	2,13	0,64	3,92
	Mata de topo de morro	4,60	2,39	
	Mata-ciliar	3,10	0,70	
Capacidade de troca catiônica (mmolc/dm <sup>3</sup> )	Campo	66,80	7,40	5,60*
	Mata de topo de morro	173,90	84,86	
	Mata-ciliar	231,93	23,42	
Saturação das bases (%)	Campo	3,33	1,15	4,62
	Mata de topo de morro	2,67	0,58	
	Mata-ciliar	1,33	0,58	
Nitrogênio (g/kg)	Campo	0,70	0,08	5,60*
	Mata de topo de morro	2,27	1,53	
	Mata-ciliar	2,76	0,61	

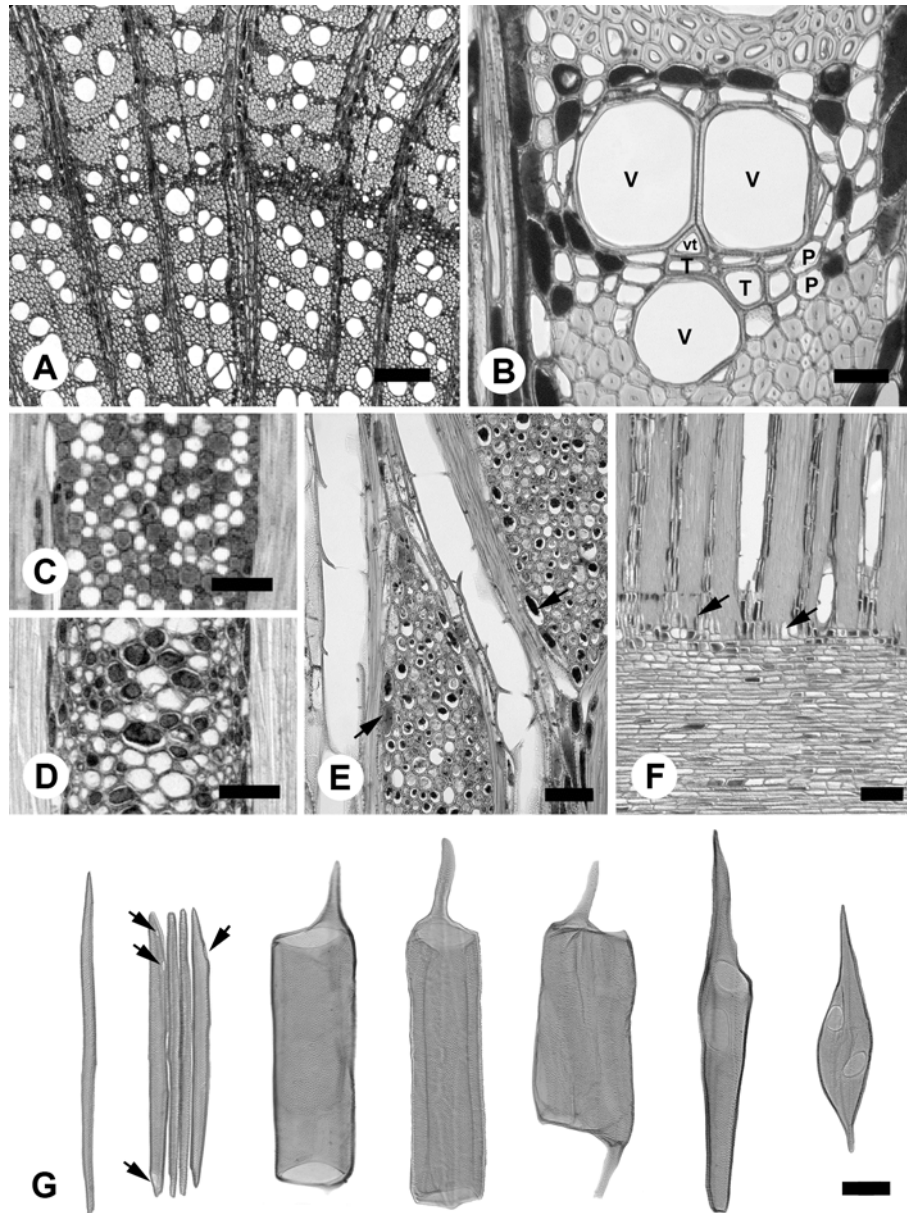


Figura 3. Caracterização do lenho de *R. rhombifolia*. A – Vista geral do lenho em secção transversal; B – Detalhe da associação dos vasos (V) e seus apêndices (vt) com as células parenquimáticas (P) e as traqueídes (T); C – Raio parenquimático de células de mesmas dimensões; D – Raio parenquimático de células com dimensões diferentes; E e F – raios parenquimáticos com células eretas (seta); G – elementos condutores do xilema secundário, traqueídes e elementos de vaso. A seta indica a placa de perfuração nos elementos mais estreitos. Barra de escala: A - 150 µm; B - 50 µm; C, D e E - 100 µm; F - 200 µm; G - 75 µm.



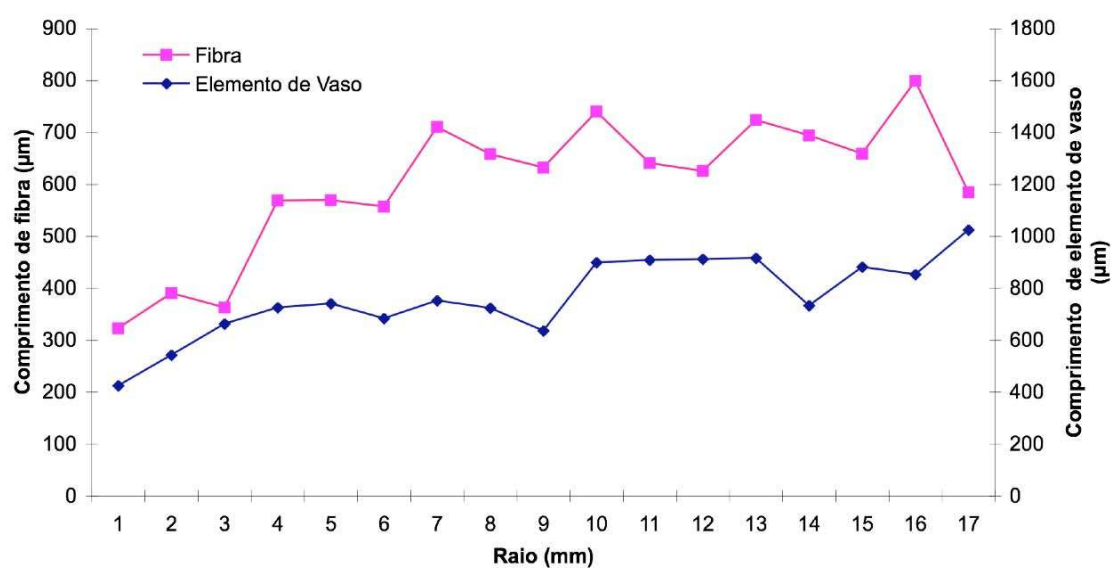


Figura 4. Maturidade xilêmica padrão de *R. rhombifolia* baseada em amostra de galho de aproximadamente 5 cm de diâmetro.

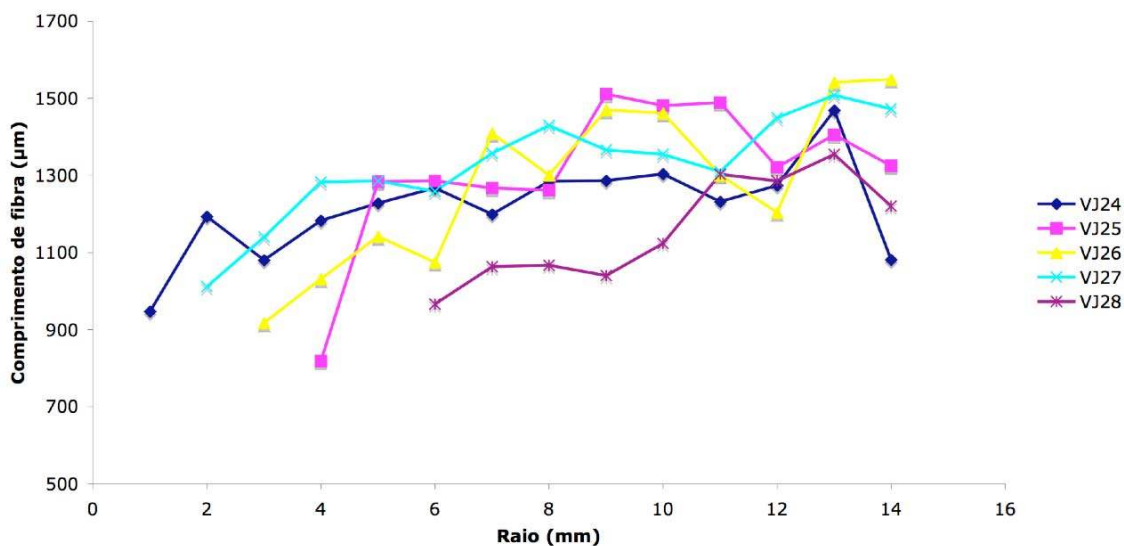


Figura 5. Maturidade xilemática em comprimento de fibra de cinco indivíduos de campo, Serra do Cipó, MG.

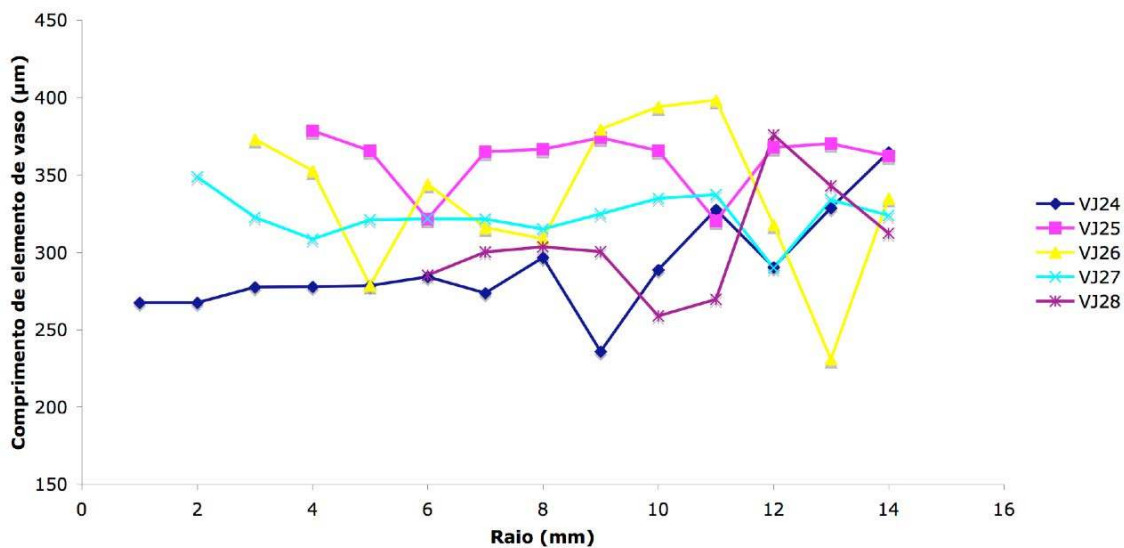


Figura 6. Maturidade xilemática em comprimento de elemento de vaso de cinco indivíduos de campo, Serra do Cipó, MG.

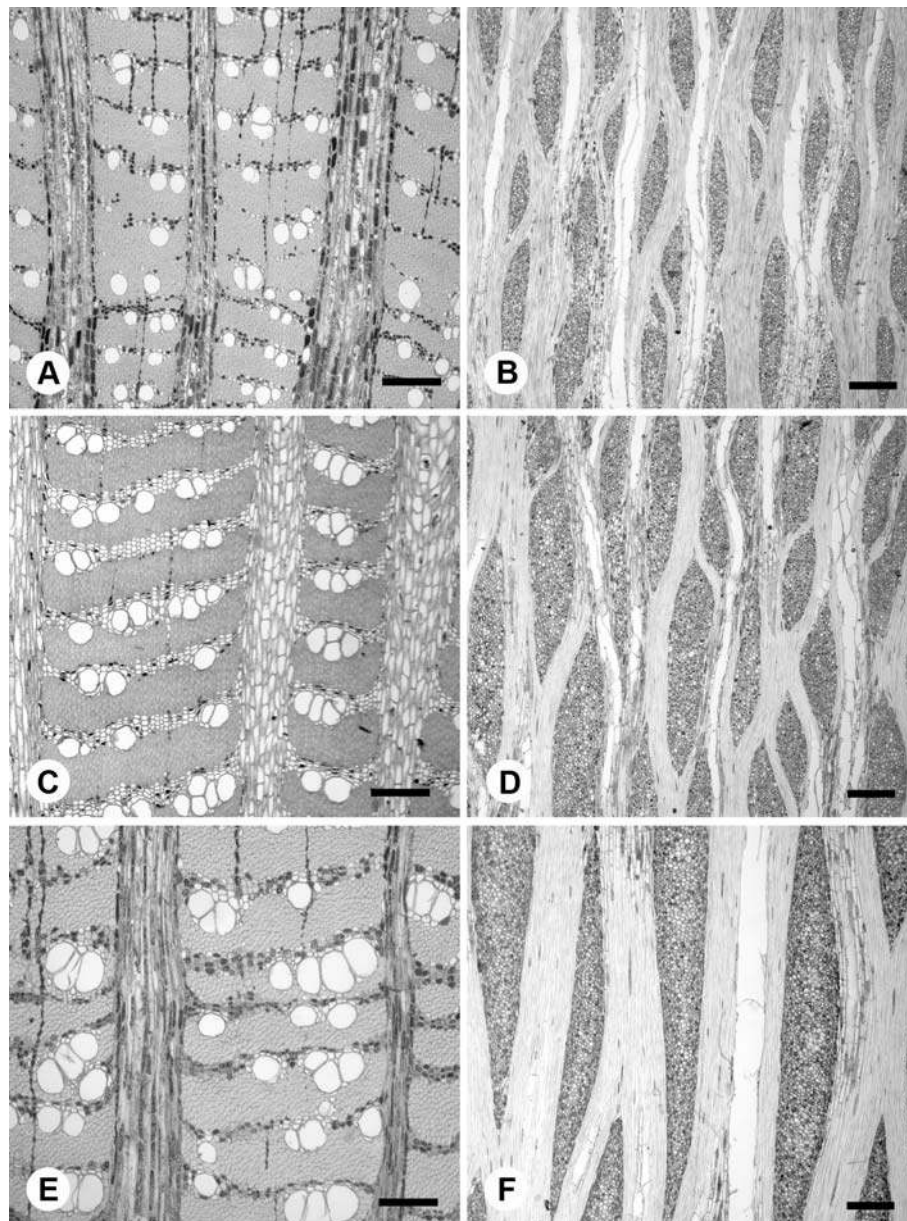


Figura 7. Secções ilustrativas do lenho de cada população analisada. A e B – secção transversal e longitudinal tangencial, respectivamente, de indivíduos do Campo; C e D – secção transversal e longitudinal tangencial, respectivamente, de indivíduos da Mata de topo de morro; E e F – secção transversal e longitudinal tangencial, respectivamente, de indivíduos da Mata Ciliar. Barra de escala: 500  $\mu\text{m}$  (secções transversais) e 800  $\mu\text{m}$  (secções longitudinais).

Tabela 2. Média, desvio padrão, ANOVA e Tukey-Kramer das características do lenho analisadas entre as fisionomias campo, mata de topo de morro e mata ciliar.

	Local	Estatística Descritiva		ANOVA		Tukey-Kramer
		Média ± desvio padrão	R <sup>2</sup>	Prob > F		
Densidade de vasos (mm <sup>2</sup> )	campo	16,42 ± 5,70				C
	mata de topo de morro	24,64 ± 11,29	0,11	< 0,0001	A	
	mata ciliar	19,04 ± 10,14				B
Área de vaso (µm <sup>2</sup> )	campo	3848,87 ± 1707,76				B
	mata de topo de morro	4405,27 ± 2180,98	0,23	< 0,0001		B
	mata ciliar	8335,67 ± 4172,26			A	
Altura de raio (µm)	campo	1357,05 ± 538,40				C
	mata de topo de morro	2237,95 ± 968,70	0,24	< 0,0001		B
	mata ciliar	2537,61 ± 1105,49			A	
Largura de raio (µm)	campo	269,67 ± 159,65				C
	mata de topo de morro	368,60 ± 130,41	0,18	< 0,0001		B
	mata ciliar	423,58 ± 156,12			A	
Comprimento de fibra (µm)	campo	1404,75 ± 188,91				C
	mata de topo de morro	1636,58 ± 324,12	0,30	< 0,0001		B
	mata ciliar	1988,82 ± 384,34			A	
Comprimento de elemento de vaso (µm)	campo	287,76 ± 69,21				A
	mata de topo de morro	218,12 ± 59,36	0,14	< 0,0001		C
	mata ciliar	231,59 ± 57,14				B
Kruskal-Wallis						
Área condutora (%)	campo	0,06 ± 0,01				
	mata de topo de morro	0,11 ± 0,04		H=11.08*		Não analisado
	mata ciliar	0,16 ± 0,06				

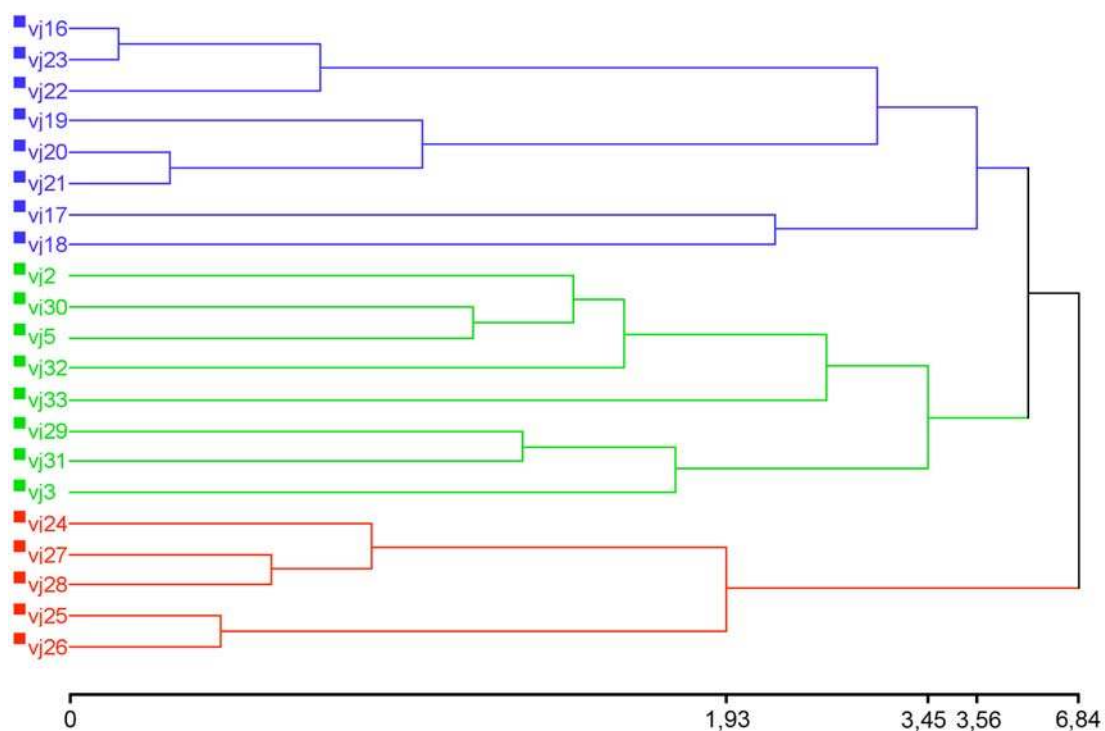


Figura 8. Dendrograma de agrupamento hierárquico (método *Ward*), na qual se observa a identificação das três fisionomias estudadas utilizando características quantitativas do lenho. Mata ciliar - VJ16 a VJ23 (azul); mata de topo de morro – VJ2 a VJ5 e VJ29 a VJ33 (verde); campo – VJ24 a VJ28 (vermelho).

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Apesar do cerne do trabalho ser anatomia de uma planta, *R. rhombifolia*, os resultados também permitem que sejam feitos comentários sobre ecologia, influência climática e dinâmica de crescimento da espécie e das formações vegetacionais em que ocorre.

A sazonalidade climática bem demarcada do local de trabalho foi de suma importância para o reconhecimento de um padrão associativo entre os fatores ambientais e o comportamento de crescimento da espécie. As variações climáticas da região de estudo não ocorrem apenas sazonalmente, mas também diariamente, em função da altitude em que se encontra. A umidade é um fator de grande importância na região, que frequentemente apresenta flutuações diárias, ocasionando a precipitação ou mesmo a formação de neblina, bastante comum quando há grande variação na temperatura diária.

A grande proximidade das áreas estudadas (campo, mata ciliar e mata de topo de morro), que se encontram em contato uma com a outra, tornou interessante a comparação entre elas, pois assim se garantiu que estavam necessariamente submetidas às mesmas variações macroclimáticas. Entretanto, diferenças específicas de cada formação vegetacional, que permitem caracterizá-las como unidades fitofisionômicas, são naturalmente esperadas e dependem não só das espécies que as compõem, mas primariamente dos fatores abióticos locais que influenciam na sua formação.

Diferenças físico-químicas do solo foram identificadas entre cada uma das localidades consideradas nesse estudo. Tais diferenças influenciam tanto na determinação das espécies que ali vão se estabelecer quanto na capacidade de crescimento e desenvolvimento das tais espécies. Entretanto, vale ressaltar que cada localidade apresenta uma dinâmica própria, na qual os fatores se interagem, ou seja, o solo influencia as plantas e as plantas o solo.

A espécie escolhida, que apresenta caráter de pioneira ou secundária inicial, apresenta características que permitem a ocupação das três formações vegetacionais encontradas na área de estudo. A capacidade da espécie em se adaptar ao ambiente permite o seu crescimento em áreas abertas, como o campo, mas também em áreas florestadas, como a mata ciliar e a mata de topo de morro.

Diferenças significativas na anatomia do lenho demonstraram tal capacidade de adaptação da espécie, que apresentou tendência de ter maior segurança no transporte

hídrico para os indivíduos do campo e de maior eficiência no transporte para os indivíduos das áreas florestadas, em maior evidência na mata ciliar, onde a disponibilidade hídrica é maior e provavelmente mais constante.

Entretanto, apesar da grande capacidade de adaptação da espécie e da maior disponibilidade hídrica do solo em áreas fechadas, parece ser mais comum a sua regeneração em áreas mais abertas, provavelmente em função da menor competição com outras espécies.

Mesmo sendo eventos não muito freqüentes, costumeiramente há incidências de queimadas na região. Tais eventos parecem controlar não só o ritmo de ocupação de *R. rhombifolia*, mas também a dinâmica de expansão e contração das pequenas manchas florestais da região.

A espécie parece se beneficiar em relação às demais após os eventos de fogo. Entre outros fatores, é possível que a densidade da madeira exerça algum favorecimento da espécie contra as queimadas, pois a maior densidade dificulta a combustão. Em indivíduos da espécie que sofreram perda total das folhas durante a passagem do fogo não é incomum observar o brotamento de novos ramos, até mesmo naqueles de pequena estatura. Em indivíduos mais robustos, que sofreram parcialmente com a queimada por não atingir a copa na sua totalidade, pode inclusive influenciar na floração. Entretanto, estudos mais detalhados precisam ser realizados para comprovar essa idéia.

Além disso, *R. rhombifolia* é uma espécie sempre-verde, o que permite o crescimento contínuo já que sempre há a possibilidade de realização da fotossíntese. Entretanto, apesar da capacidade produtiva ser constante, a taxa fotossintética pode não ser a mesma ao longo de todo o ano, variando em períodos de maior e menor produtividade, assim como ocorre na atividade cambial, que está associada à formação das folhas novas, e na diferenciação do xilema.

Entretanto, dentro do escopo do trabalho, a taxa fotossintética está associada principalmente à condutividade do floema, que é maior quanto maior for a produtividade nas folhas. Análises à respeito da velocidade de condução não foram realizadas, entretanto foi possível identificar que em períodos de secas mais severas, o floema reduz sua capacidade condutora ao instalar placas de calose na placa crivada, que impedem o fluxo nos tubos crivados, como ocorreu em julho de 2007.

A seguir, com base nos estudos descritos nos capítulos anteriores e no que foi apresentado até o momento, são apresentadas as conclusões que, de maneira geral, sintetizam o trabalho realizado.

## CONCLUSÕES GERAIS

– Foram encontradas diferenças significativas nas características físico-químicas do solo entre as três áreas estudadas.

– Associadas às características do solo, as características de lenho analisadas (densidade de vasos, área de vaso, altura de raio, largura de raio, comprimento de fibra, comprimento de elemento de vaso e área condutora) permitiram diferenciar significativamente as três áreas de estudo (campo, mata ciliar e mata de topo de morro), apesar da grande proximidade entre elas.

– A atividade cambial não apresenta período de dormência e sim redução de atividade, que está associada positivamente principalmente aos eventos de brotamento e expansão das folhas novas.

– Os eventos de brotamento estão relacionados principalmente com a estação seca, mas os fatores que controlam o desenvolvimento foliar e o florescimento de *R. rhombifolia* ainda não são totalmente claros.

– O floema, que se diferencia ao longo de todo o ano, não apresentou nenhuma marcação de crescimento.

– O xilema apresentou marcas visíveis pouco definidas de camada de crescimento, que costumam ser mais evidentes próximas à medula, mas que podem inexistir em regiões mais afastadas, ou seja, mais próximas ao câmbio. Estas são caracterizadas macroscopicamente pela alternância de zonas claras e escuras e microscopicamente pela maior ou menor densidade de vasos e parênquima.

– Foram observadas variações oscilatórias nos comprimentos das fibras e vasos que podem estar relacionadas à sazonalidade ambiental, apesar de ser difícil a sua identificação visual das camadas de crescimento,.



## RESUMO

Nas regiões tropicais, em contraponto com regiões temperadas, as variações ambientais são mais amenas e por anos foi considerado que as espécies tropicais apresentavam crescimento contínuo. Entretanto, as variações ambientais podem ocorrer em grande e pequena escalas, sendo possível que a mesma espécie responda diferentemente aos variados estímulos. Por isso, objetivou-se analisar o comportamento de crescimento de *Roupala rhombifolia* através do estudo da fenologia, atividade do câmbio e mudanças nas características do lenho em função das características ambientais em pequena escala, com ênfase nas diferenças edáficas. Os resultados fenológicos mostraram que a espécie é sempre-verde, com brotamentos periódicos, perda contínua das folhas e floração não anual, observada apenas em novembro de 2007 após evento de queimada. A frutificação, por sua vez, não foi observada, exceto pela manutenção dos frutos e sementes de reprodução anterior. A atividade cambial é sazonal e apresenta relação positiva com o brotamento e expansão das folhas novas, que por sua vez, estão associados principalmente às primeiras chuvas no final da estação seca, em junho (2006), quando se inicia a reposição hídrica do solo. Durante o intervalo dos períodos de brotação, a atividade cambial reduz a níveis mínimos, próximos à inatividade. A diferenciação do xilema e do floema ocorrem ao longo de todo o ano, entretanto, a ausência de marcadores no floema dificultou a avaliação da sazonalidade da intensidade de sua diferenciação. Na anatomia comparada do lenho, os resultados de análises de variância e de agrupamento mostraram que existem distinções claras entre os indivíduos de cada uma das formações vegetais estudadas (campo, mata ciliar e mata de topo de morro). Os indivíduos do campo são mais distintos, possuindo os menores valores de densidade e área de vasos, altura de raio, comprimento de fibra e porcentagem de área condutora, e os maiores valores de comprimento do elemento de vaso. Os indivíduos de mata ciliar, por sua vez, apresentaram maiores valores, com exceção da densidade de vasos, quando comparado com os de topo de morro, que apresentaram no geral valores intermediários. Grande parte dessas diferenças se deve às características de cada formação vegetal, como proximidade do corpo d'água e principalmente às diferenças físicas e químicas dos solos. Desta maneira, é possível concluir que a espécie é capaz de responder a estímulos ambientais e, apesar de sempre-verde, possui crescimento sazonal em função da precipitação e fotoperíodo, além de apresentar modificações anatômicas do lenho em função de variações edáficas.

## ABSTRACT

The intensity of environmental variations is smaller on tropical than temperate regions. Therefore, tropical species were considered for years as evergrowing. In addition, environmental variations can exist in small and big scales and species should respond differently depending on each environmental stimulus. By these reasons, the aim of the study was to analyze the growth pattern of *Roupala rhombifolia*, considering phenology, cambial activity and anatomical wood features changes, concerning the micro-scale with edaphic differences emphasis. Phenological results showed that *R. rhombifolia* is an evergreen specie with periodical flushes, continuous leaf fall and not annual flowering, that weakly happened only in November 2007 after a fire event. The fruiting event was not seen during the observation period, except by the maintenance of fruits and seeds from previous fruiting period. Seasonal cambial activity was found positively associated with bud break and leaf expansion, which were related with water soil restoration after the first rain in June 2006, during seasonal drought end. Cambial activity decreased, reaching minimal values, between flush and expansion periods. Xylem and phloem differentiation were found all over the year, but seasonal phloem differentiation was not evaluated due to the absence of growth markers. In comparative wood anatomy the variance (ANOVA) and cluster analysis showed that the specimens of the areas compared had clear differences and were grouped in each physiognomy. The best distinctiveness was found in the field specimens, which had the lowest values for vessel area, vessel density, ray height, fiber length and conductive area percentage, and the highest values for vessel element length. Riparian forest specimens showed higher values compared to mountain top forest specimens, except by vessel density. Therefore, mountain top forest specimens had intermediated values. Most of those anatomical differences are associated with each physiognomy characteristics like water body distance and essentially physical and chemical soil differences. In conclusion, *R. rhombifolia* can respond to environmental stimulus presenting seasonal growth pattern, concerning rain and photoperiod, and anatomical wood changes, concerning edaphic differences.