

Arquitetura hidráulica de *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. (Annonaceae): variações dentro de indivíduos e entre classes de alturas

ANDRÉ VITO SCATIGNA¹, MARCELA AQUIYAMA ALONSO¹, PAULO ROBERTO DE LIMA BITTENCOURT¹, THAMARA RODRIGUES DOS REIS^{1,2}

Título resumido: Arquitetura hidráulica de *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart.

¹ Universidade Estadual de Campinas, Graduação em Ciências Biológicas, Instituto de Biologia, 13083-970, Campinas, SP.

² Autor para correspondência: tha_mara17@hotmail.com

RESUMO – Arquitetura hidráulica de *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. (Annonaceae): variações dentro de indivíduos e entre classes de alturas. O transporte de água pelos vasos de xilema possui uma importância fundamental para aspectos da estratégia biológica das plantas, como sua sobrevivência e reprodução. Estudamos variações na distribuição do número e tamanhos de vasos, na densidade da madeira e na condutância potencial máxima de raiz, caule e ramo de *Xylopia aromatica* (Annonaceae). Amostramos três indivíduos pequenos, médios e grandes para as análises e fizemos comparações dos atributos hidráulicos dentro dos indivíduos médios e entre os indivíduos de diferentes estaturas. A densidade da madeira apresentou uma tendência de gradiente crescente da raiz profunda para o caule e decrescente do caule aos ramos. Os diâmetros dos vasos tiveram uma tendência decrescente da raiz profunda até o ramo. Não encontramos diferença significativa no K_{pt} entre as partes da planta. Também encontramos tendências a variações desses atributos entre indivíduos de estaturas diferentes. Os resultados são em parte consistentes com o “trade-off” entre eficiência de condutividade de água e resistência à cavitação.

Introdução

O transporte de longa distância de água em plantas vasculares possui uma importância fundamental na reposição de água perdida na transpiração, prevenção de dissecação e manutenção da fotossíntese. Em angiospermas, este transporte é realizado pelos elementos de vaso do xilema e pode conferir vantagens e desvantagens para o ajuste das plantas às mudanças na disponibilidade de água do meio, contribuindo para a seu sucesso de sobrevivência e reprodução e influenciando suas relações ecológicas (Tyree & Ewers 1991).

O transporte de água através do xilema é um processo passivo, movido pela diferença de potencial hídrico no contínuo solo-planta-atmosfera, no qual a força motriz é a evapotranspiração. De acordo com a teoria da tensão-coesão, a evaporação da água nas paredes celulares do mesófilo puxa a água nos poros das paredes, mas as forças capilares impedem o deslocamento do menisco, colocando a coluna de água sob uma diferença de pressão hidrostática negativa que é transmitida para o solo pelos vasos do xilema fazendo com que a água entra na raiz (Hacke & Sperry 2001).

O funcionamento do sistema de transporte de água é comumente exemplificado com a analogia da lei de Ohm, onde as partes da planta são tomadas como uma série de resistências ao fluxo de água, que é o produto entre a diferença de potencial hidrostático e a condutância oferecida pelas diferentes partes da planta (Tyree & Ewers 1991). Muitos estudos utilizam como modelo da condutividade dos vasos do xilema a lei de Hagen-Poiseuille para fluxo de fluido em tubos cilíndricos circulares e perfeitos, descrito através da equação: $K_p = (\pi \rho \cdot (128 \cdot \eta)^{-1}) \cdot D^4$, onde K_p é a condutividade potencial máxima ($\text{Kg s}^{-1} \text{MPa m}^{-1}$), ρ é a densidade do fluido (Kg m^{-3}), η é a viscosidade dinâmica do fluido (MPa s^{-1}) e D é o diâmetro do vaso (m) (Tyree & Ewers 1991). A condutividade potencial máxima se distingue da real por considerar os vasos circulares e por não considerar a não linearidade dos vasos ao longo do caule, dentre outras variáveis. Esse problema metodológico é ainda mais complicado por a condutividade ser proporcional à quarta potência do diâmetro do vaso, o que leva pequenos erros de medida a possuírem um peso muito grande.

Estudos têm mostrado cada vez mais relações entre a arquitetura hidráulica de plantas e atributos da história da vida de plantas como taxa de crescimento e altura máxima, controle de uso de água, deciduidade e vulnerabilidade à cavitação (Tyree & Ewers 1991). Particularmente relevante para este estudo é o “trade-off” entre condutividade hidráulica e resistência a cavitação.

A cavitação ocorre quando a diferença de pressão hidrostática se torna muito negativa e causa o rompimento da coluna de água. No local do rompimento, forma-se, inicialmente, um vácuo, que é posteriormente preenchido pelo ar que estava diluído na água, formando uma bolha de ar com pressão próxima à da atmosfera, impedindo o fluxo de água (Tyree & Ewers 1991).

Estudos têm encontrado uma relação inversa entre o diâmetro dos vasos e a resistência à cavitação (Poorter *et al.* 2010), o que leva ao “trade-off” entre condutividade e segurança. Ao menos resistência à cavitação por congelamento é inversamente proporcional ao diâmetro dos vasos (Chave, J. *et al.* 2009). Foi, também, sugerido por Chave, J. *et al.* (2009) que há uma relação direta da densidade da madeira com a resistência à cavitação.

Outro fator relacionado a este “trade-off” é a utilização de poucos vasos grandes pela planta que podem conferir uma maior eficiência no transporte de água com menor custo, mas, simultaneamente, a perda de um vaso grande significaria um enorme prejuízo para a planta em relação à perda de um vaso pequeno. Vale ressaltar que esse “trade-off” existe devido ao fato da condutividade ser proporcional à quarta potência do diâmetro,

Entendendo que há variações da arquitetura hidráulica da planta dependendo de sua necessidade fisiológica, e da função de cada parte da planta e que estas variam conforme a estatura da planta, este estudo avaliou variações na arquitetura hidráulica de diferentes partes de indivíduos de *Xylopia aromatica* de mesma estatura e de estaturas diferentes. Isto foi feito testando duas hipóteses. (1) Há diferenças entre diâmetros dos vasos, condutividade e densidade de madeira entre partes de indivíduos de estatura média, (2) Há diferenças entre diâmetros dos vasos e condutividade entre indivíduos de estaturas diferentes e entre partes destes indivíduos.

Material e métodos

A área de coleta foi o fragmento do Valério, no cerrado de Itirapina, SP, situado entre 22°13' S e 47°48' W administrada pelo Instituto florestal de Estado de São Paulo, na estação experimental de Itirapina (Miranda-Melo *et al.* 2007). O fragmento do Valério encaixa-se em uma fisionomia de cerrado denso até cerradão.

Coletamos as amostras de madeira no dia 1º de fevereiro de 2010, na estação chuvosa. Designamos três classes de tamanho para os indivíduos coletados: pequenos, de 0,6 m a 0,8 m de altura; médios, de 2,3 m a 3 m; e grandes, de 7 a 10 m. Em cada classe, amostramos três indivíduos, coletando amostras da raiz pivotante, na junção com o caule e na porção terminal, exceto para os indivíduos grandes; da raiz lateral; do caule; do galho, estrutura ligada ao caule, exceto para os indivíduos pequenos; e do ramo, estrutura ligada aos galhos e que contém as folhas, das plantas. Para tais coletas, usamos podão, enxada, facão e um trado para madeira. Usamos parte das amostras de cada região da planta para o preparo de lâminas para análise da anatomia dos órgãos, utilizando micrótomo e coloração com Azul de Astra e Safranina. A outra parte usamos para a estimativa da densidade da madeira através da medição do volume e da massa seca das amostras com uma balança de precisão.

Após o preparo das lâminas, fotografamos a imagem do microscópio em um aumento de 120 vezes utilizando uma câmera digital compacta posicionada junto à lente ocular do microscópio. Cada lâmina continha mais de um corte da mesma região. Tiramos seis fotos por lâmina. As imagens foram transferidas para o programa ImageJ. Em cada imagem, dispomos um quadrado de área constante igual a 0,29 mm² para estimativa da área dos vasos do xilema ativo nesta área para posterior extrapolação para a área total do xilema ativo da secção do corte anatômico. As áreas de xilema ativo foram estimadas com auxílio de um paquímetro, descontando-se as áreas de medula e floema. Consideramos que a secção transversal de cada vaso era um círculo perfeito e estimamos, a partir das áreas dos vasos, seus diâmetros.

Para o cálculo da condutividade potencial máxima K_p ($\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$) utilizamos a equação de Hagen-Poiseuille com a densidade do fluido (ρ) igual a $998,2 \text{ kg m}^{-3}$ a $20 \text{ }^\circ\text{C}$ e a viscosidade (η) igual a $1,002 \times 10^{-3} \text{ Pa}$ a $20 \text{ }^\circ\text{C}$.

Para a condutividade potencial máxima total (K_{pt}) somamos os K_p de cada vaso de nossa amostra e multiplicamos pela razão entre a área de xilema ativa da seção transversal que analisamos (A_x) e a área de nossa amostra (A_a), segundo a equação: $K_{pt} = \sum K_p (A_x \cdot A_a^{-1})$

Para o cálculo da condutividade potencial máxima específica multiplicamos o K_{pt} pela densidade de vasos (DV), segundo a equação: $K_h = (\pi \rho_w \cdot (128 \eta)^{-1}) \cdot DV \cdot \sum D_h^4$; $D_h = [(1 \cdot n^{-1}) \sum_{i=1}^n d^4]^{1/4}$

Usamos o programa Statistica 7 para as análises estatísticas e o Microsoft Excel para fazer as figuras.

Resultados

Não encontramos diferença significativa no K_{pt} entre as partes da planta segundo o teste de Duncan, apesar de haver uma tendência de um gradiente crescente dos ramos para a raiz (figura 1). Encontramos diferença significativa entre as densidades da madeira das diferentes partes da planta: a porção superior da raiz pivotante e o caule apresentaram as maiores densidades. Há uma tendência de aumento de densidade da raiz para o caule e diminuição do caule para o ramo (figura 2). Também encontramos uma tendência à diminuição dos tamanhos médios e máximos dos vasos do xilema partindo da raiz até os ramos (figura 3).

Na nossa amostra de $0,29 \text{ mm}^2$ do xilema ativo de cada parte dos indivíduos médios, os ramos apresentaram maior número de vasos concentrados em classes de diâmetros pequenos; raízes apresentaram poucos vasos, distribuídos homogeneamente pelas classes de diâmetro; caule e galho apresentaram um número baixo de vasos com uma maior concentração em classes intermediárias de diâmetro de vaso. Apenas as raízes possuíam vasos nas maiores classes de diâmetro (figura 4).

O Kp por classe de diâmetro dos vasos foi exponencialmente maior nas maiores classes para todos os órgãos, enquanto as classes menores, mesmo em grande quantidade, contribuíram muito pouco para o Kpt (figura 5). Na raiz, os vasos que contribuíram mais para o Kpt foram vasos de maior diâmetro que os maiores vasos das outras partes. No caule e no galho, a diminuição do número de vasos, com o aumento do diâmetro, exibiu um aumento muito grande na contribuição cumulativa para o Kp.

Os diâmetros médio e máximo entre os diferentes tamanhos de planta apresentaram uma tendência de diminuição partindo da raiz para o ramo. Além disso, a amplitude de variação do tamanho dos vasos entre ramo e raiz aumenta com o aumento do tamanho das plantas. (figura 6). Todos os tamanhos de planta apresentaram uma tendência a ter poucos vasos de grande calibre (figura 7).

A distribuição do número de vasos por classes de diâmetro e por partes da planta nos diferentes tamanhos de plantas (figura 8) apresentou uma tendência a maior quantidade de vasos de menor diâmetro no galho em todos os tamanhos de planta. Todos os órgãos, além do galho, apresentaram maior quantidade de vasos intermediários em relação a vasos pequenos e grandes.

Observamos diferenças nas contribuições das classes de diâmetro no Kpt entre as partes das plantas de todos os tamanhos (figura 8). Encontramos uma tendência de maior contribuição de vasos maiores para o Kpt da raiz para todos os indivíduos. Em todos os órgãos, foram os maiores vasos que tiveram as maiores contribuições para o aumento do Kpt para todos os indivíduos.

Discussão

Nas plantas médias, as densidades da madeira do ramo e do galho se mostraram semelhantes entre si e diferentes do caule e das raízes pivotantes superficial e profunda. Esperávamos que a densidade do caule fosse a maior, mas o caule apresentou a segunda maior densidade, precedido pela porção superior da raiz pivotante. Ambas as partes suportam a maior parte da massa da árvore,

o que sugere que a densidade pode estar relacionada com a sustentação mecânica da planta. A densidade da madeira pode estar também relacionada a resistência a cavitação (Poorter *et al.* 2010).

A diferença entre os K_{pt} de cada parte não foi significativa, mas houve uma tendência de diminuição do K_{pt} da raiz profunda até o ramo, nas plantas médias. O ramo e o galho eram mais parecidos entre si e diferentes do caule e das raízes, os quais também eram muito semelhantes entre si. A tendência sugere que uma diferença mais significativa entre as partes das plantas poderia ser encontrada se o número de árvores médias estudadas fosse maior.

Os diâmetros médios e máximos dos vasos, nas plantas médias, apresentaram uma tendência de gradiente decrescente da raiz profunda até o ramo, o que vai de acordo com a hipótese de que a estrutura hidráulica da planta varia do ápice inferior até o superior. Além disso, considerando que a lei de Hagen-Poiseuille diz que a condutância é proporcional à quarta do diâmetro do vaso, podemos inferir que, em *X. aromatica*, o K_{pt} deve decrescer da raiz para os ramos, demonstrando uma boa conformidade com o gradiente de potencial de pressão na planta, que segue o mesmo padrão (Tyree 1991).

Com relação ao diâmetro dos vasos e suas respectivas contribuições para o K_{pt} da área amostrada nas plantas médias, podemos ressaltar a grande importância dos vasos de maior calibre em relação aos de menor em todos os órgãos. O ramo foi a parte que melhor ilustrou a pouca contribuição que um grande número de pequenos vasos em comparação com um pequeno número de grandes vasos. Outra observação que corrobora fortemente essa idéia é o fato de haver uma diminuição do número de vasos a partir de um diâmetro de 91,2 μm no galho e no caule, mas um aumento muito grande na contribuição para o K_{pt} dessas partes, graças ao aumento do calibre dos vasos.

Segundo a relação de Hagen-Poiseuille, um pequeno aumento no diâmetro de um vaso pode significar um aumento dramático na condutância específica do mesmo (McElrone *et al.* 2010). Nossos dados apontam nessa direção. Ainda, podemos discutir a relação da condutância de cada parte da planta com a respectiva função, ou seja, a raiz, órgão com a menor diferença de potencial

de pressão em relação ao meio, é responsável pela captação de água para toda a planta e, por isso, precisa ter uma condutância alta. Assim, seus vasos exibem os maiores calibres de vaso.

Em todas as classes de tamanho, o ramo foi a estrutura que apresentou o maior número de vasos com diâmetros pequenos, contudo, distribuídos em maior quantidade ao longo da estrutura, enquanto que sua contribuição ao K_{pt} da planta foi baixo; em contrapartida, a raiz foi a estrutura que apresentou o menor número de vasos, contudo, estes tinham um diâmetro de maior tamanho; é notório que uma ínfima variação no diâmetro destes causava uma grande contribuição para o K_{pt} da planta. Este resultado condiz com a lei de Poiseuille. Os resultados confirmam as hipóteses levantadas. A arquitetura hidráulica das diferentes partes da planta está intimamente relacionada às funções que elas desempenham na planta, o que afeta diretamente no tamanho do diâmetro dos vasos. Mudanças ontogênicas também foram observadas, sendo que as plantas de maior tamanho apresentaram os maiores diâmetros de vasos e que o tamanho destes decresceram da planta de tamanho médio para a pequena. Contudo, essa afirmativa é válida para os vasos de raízes e caule, já que foi percebido um padrão no diâmetro dos vasos de galho e ramo entre as diferentes classes de tamanho, variando-se somente a quantidade destes vasos por estrutura. Notou-se com isso, que há um “trade-off” entre diâmetro e número de vasos, já que quanto maior o diâmetro dos vasos, menor o número destes na planta, enquanto que quanto menor o diâmetro dos vasos, maior o número destes na planta. Isso remete a um segundo “trade-off” entre condutância total da água e segurança da planta, uma vez que quanto maior o diâmetro dos vasos, maior o risco de cavitação, ou seja, quanto maior a eficiência da planta em condução de água, maior será também o risco de formação de embolia.

Sendo a transpiração da planta a força motriz de todo o processo de movimento ascendente da água nos vasos do xilema, é importante ressaltar que a arquitetura hidráulica tem implicações no entendimento do transporte de água do solo à atmosfera (interações biosfera-atmosfera); questões de cunho ecológico e evolutivo também podem ser respondidas através de estudos mais aprofundados em arquitetura hidráulica de plantas, já que a disponibilidade de água

em um determinado local afeta a configuração desta arquitetura e espécies com maior resistência à cavitação podem ter maiores taxas de sobrevivência quando expostas a secas severas.

Referências bibliográficas

- CHAUD, J., COOMES, D., JANSEN, S., LEWIS, S.L., SWENSON, N.G. & ZANNE, A.E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12: 351–366
- HACKE, U.G. & SPERRY, J.S. 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4: 97-115.
- MCELRONE, A.J., POCKMAN, W.T., MARTÍNEZ-VILALTA, J. & JACKSON, R.B. 2004. Variation in xylem structure and function in stems and roots of trees to 20m depth. *New Phytologist* 163: 507-517.
- MIRANDA-MELO, A.A., MARTINS, F.R., SANTOS, F.A.M. 2007. Estrutura populacional de *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. e de *Roupala montana* Aubl. em fragmentos de cerrado no Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 501-507. POORTER, L., MCDONALD, I., ALARCÓN, A., FICHTLER, E., LICONA, J.-C., PEÑA-CLAROS, M., STERCK, F., VILLEGAS, Z. & SASS-KLAASSEN, U. 2010. The importance of Wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* 185: 481-492.
- TYREE, M.T. & EWERS, F.W. 1991. Tansley Review No. 34. The Hydraulic Architecture of Trees and Other Woody Plants. *New Phytologist* 119: 345-360.

Figura 1. Variação do K_{tp} ($\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$) em diferentes partes da planta de média estatura. A condutância hídrica apresenta um gradiente do ramo para as raízes sendo maior na parte da raiz junto ao caule.

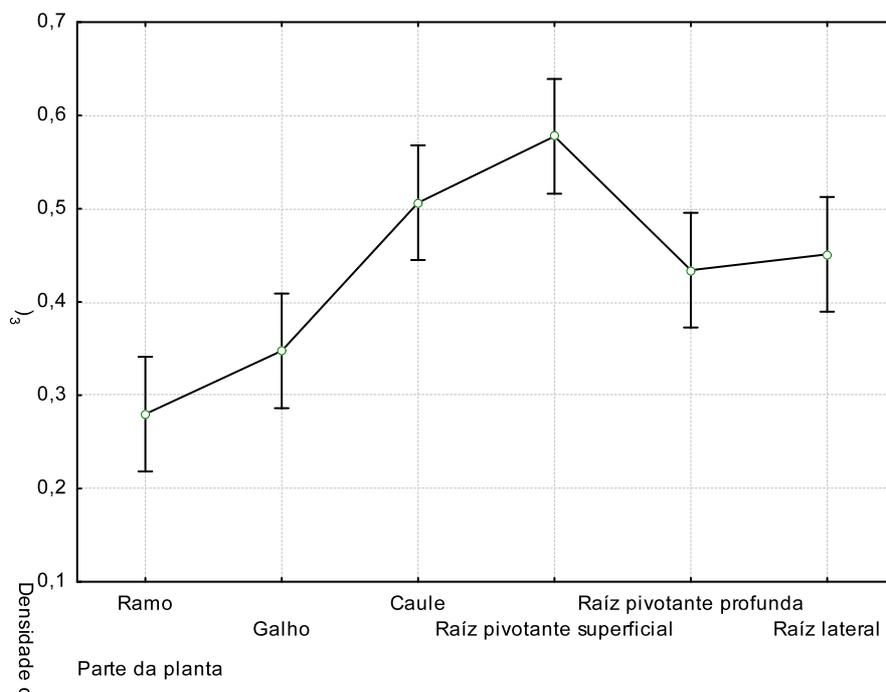


Figura 2. Variação de densidade da madeira em diferentes partes da planta de média estatura. Há uma tendência de aumento de densidade da raiz para o caule e diminuição do caule para o ramo. O caule e a raiz pivotante superficial apresentam a maior densidade.

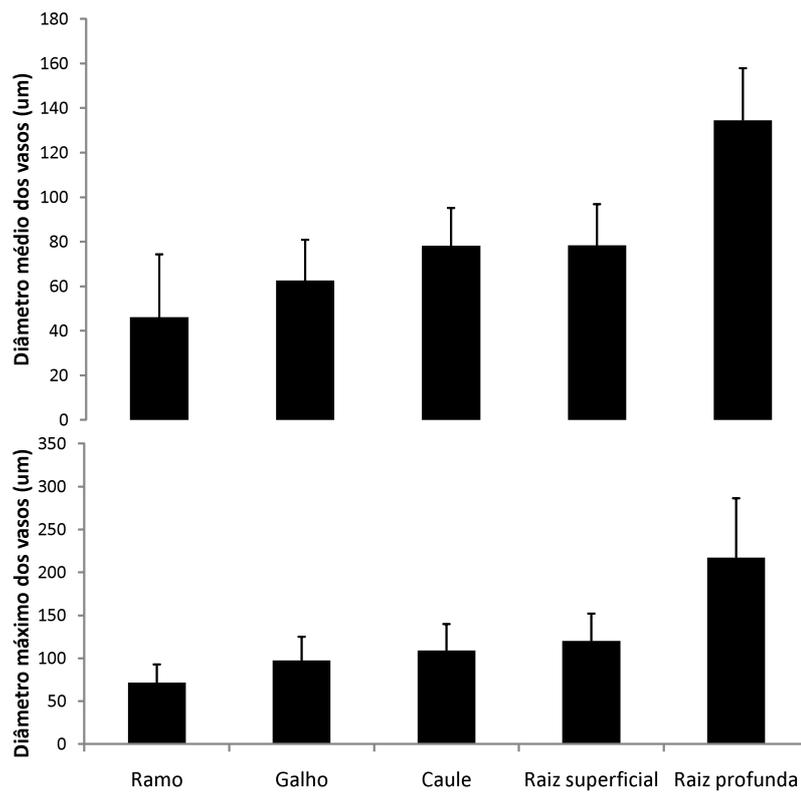


Figura 3. Diâmetro médio e máximo dos vasos do xilema de plantas de média estatura. Em ambos os casos, ocorre um aumento do diâmetro dos vasos do ramo para a raiz.

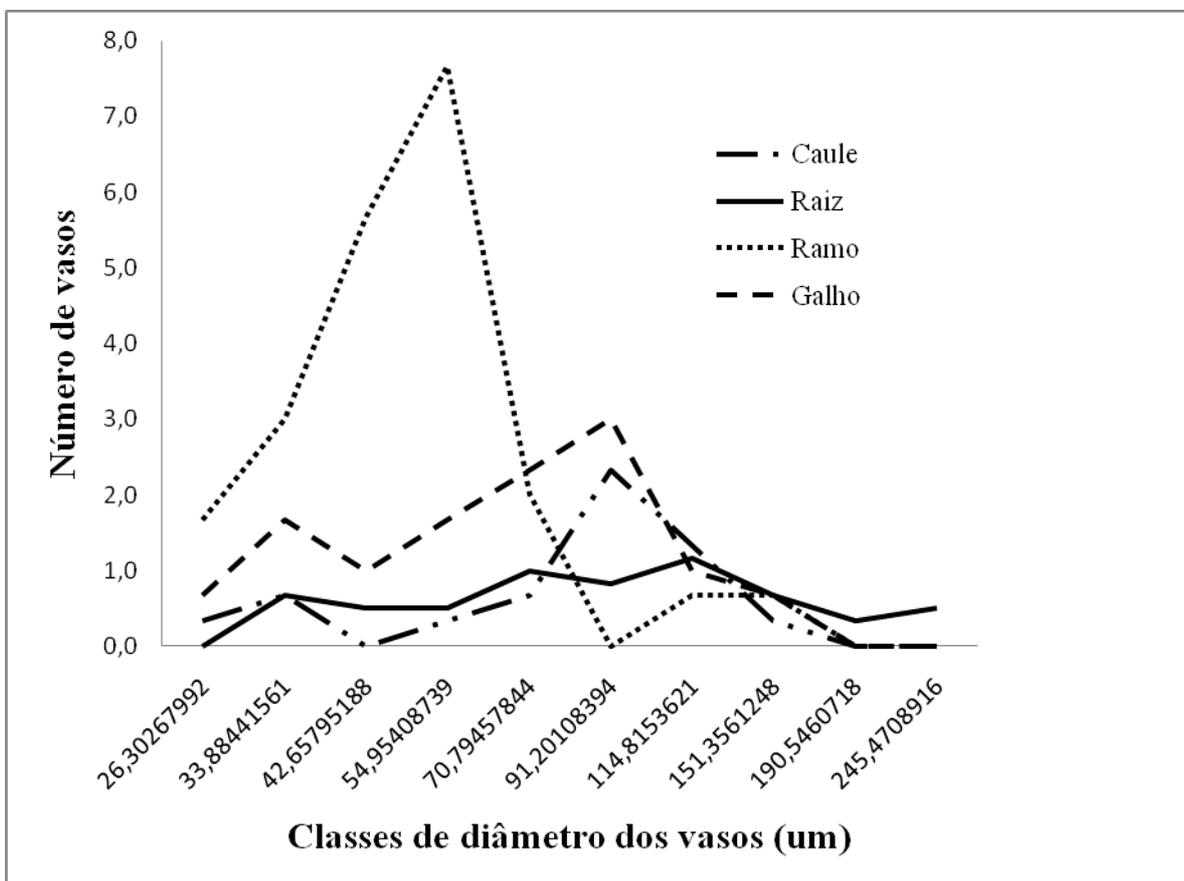


Figura 4. Variação do número de vasos em área de $0,29\text{mm}^2$, por classe de diâmetro em cada parte da planta média. O ramo possui grande quantidade de vasos pequenos em comparação às outras partes. A raiz possui o menor número de vasos, mas possui vasos nas maiores classes.

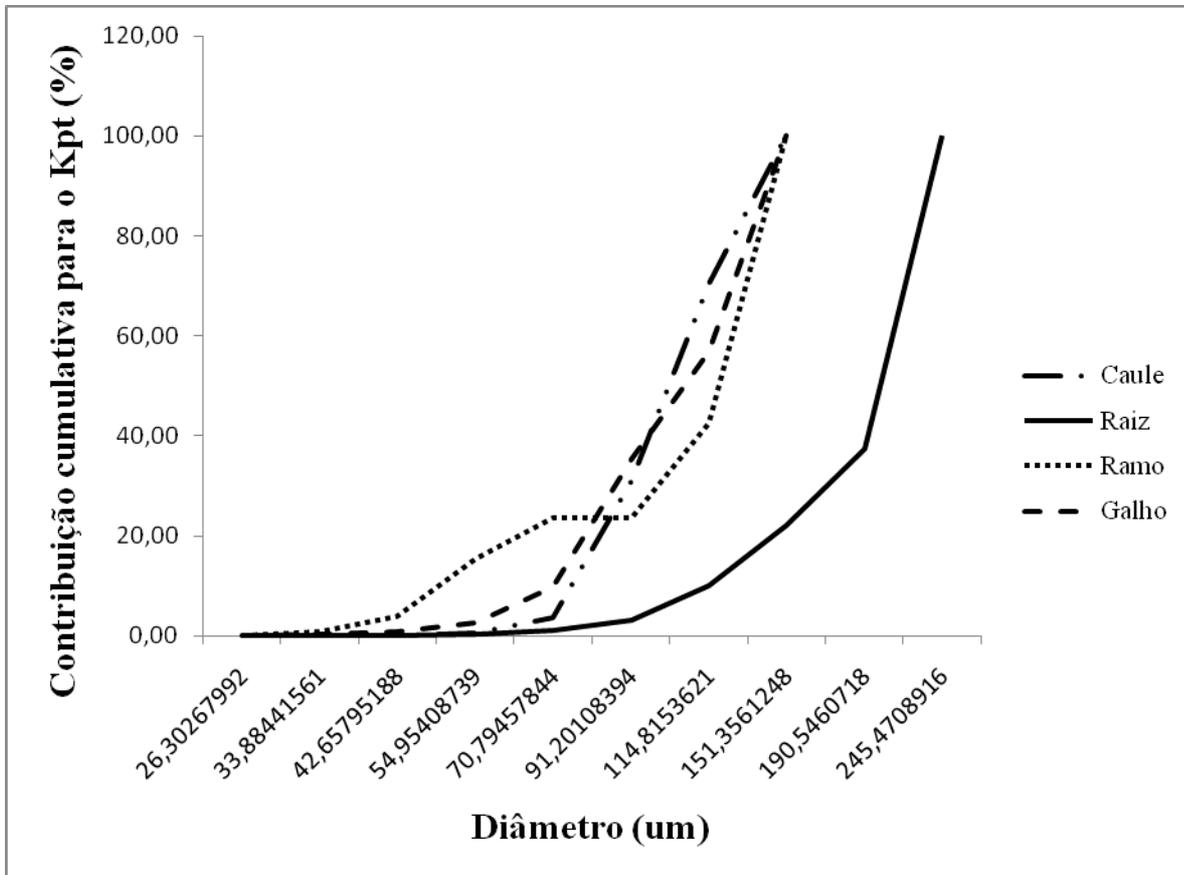


Figura 5. Média cumulativa da contribuição dos Kp (em %) das diferentes classes de tamanhos de vasos. As maiores contribuições para aumento dos Kp estão nos maiores vasos, nas quatro partes da planta média.

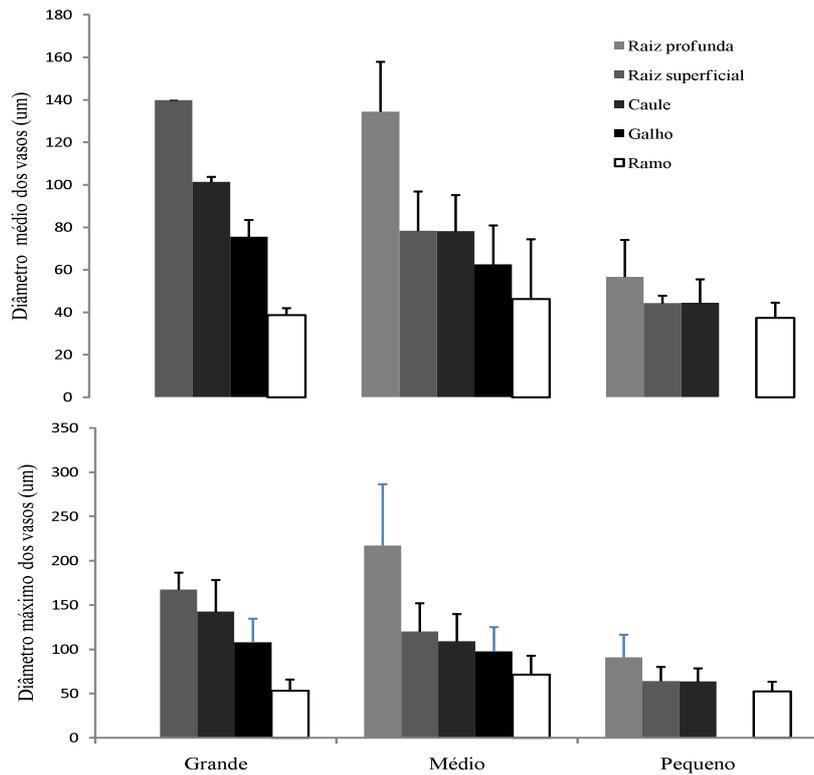


Figura 6. Diâmetro médio e máximo dos vasos do xilema (μm) por tamanho da planta. Em todas as classes, os diâmetros médio e máximo dos vasos do xilema aumentam do ramo para a raiz. Além disso, a amplitude de variação do tamanho dos vasos entre ramo e raiz aumenta com o aumento do tamanho das plantas. Isso sugere um forte ajuste hidráulico com mudanças ontogênicas.

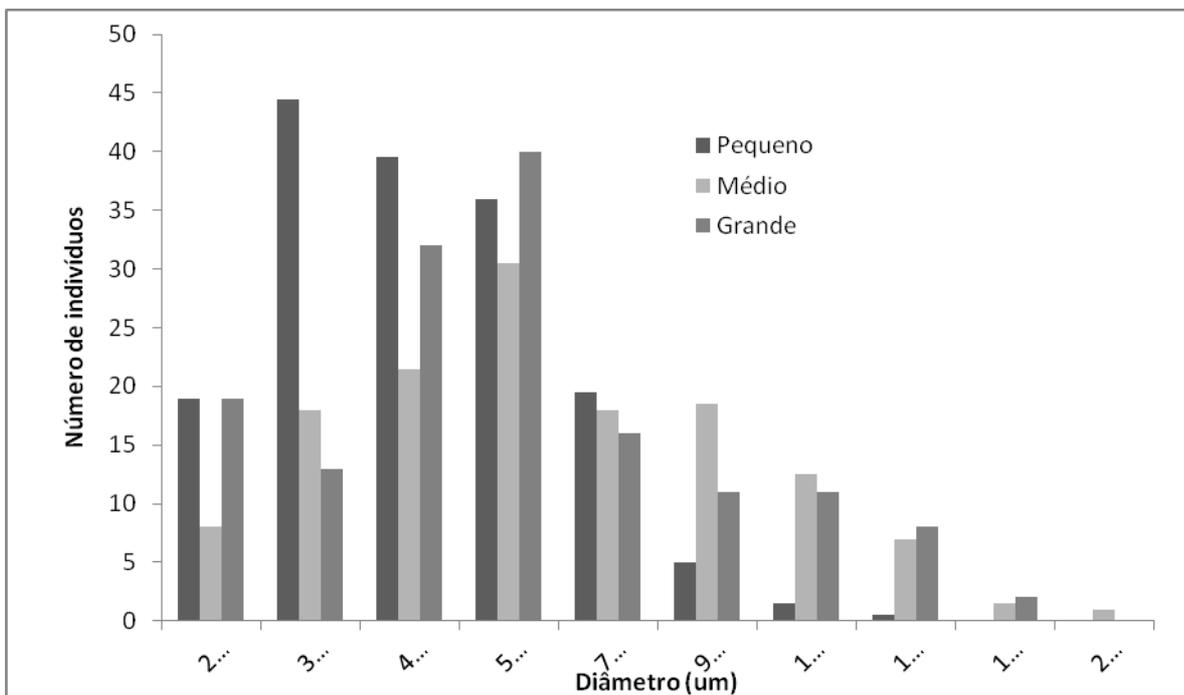
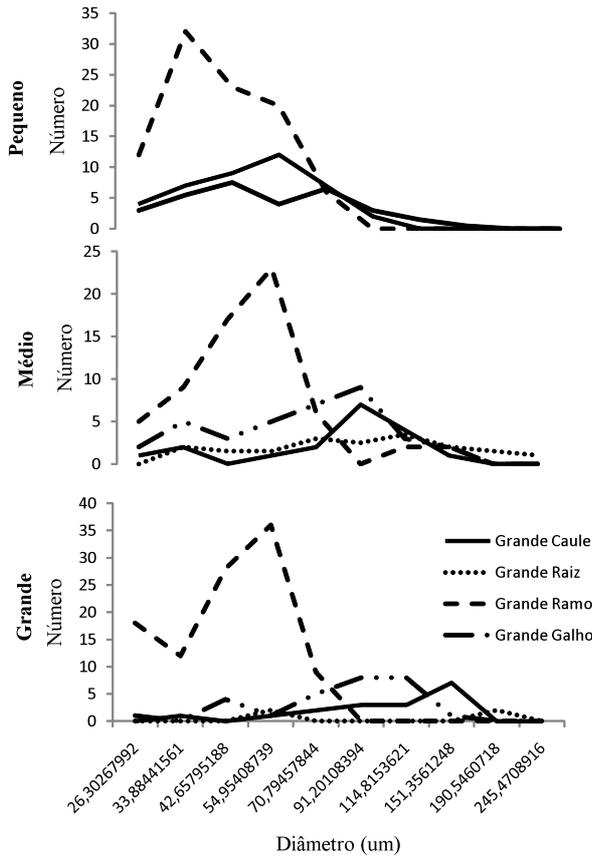


Figura 7. Distribuição da frequência de vasos por classe de diâmetro e por tamanho dos indivíduos.

Média do número de vasos por classe de tamanho



Contribuição cumulativa da classe da tamanho para o Kp (%)

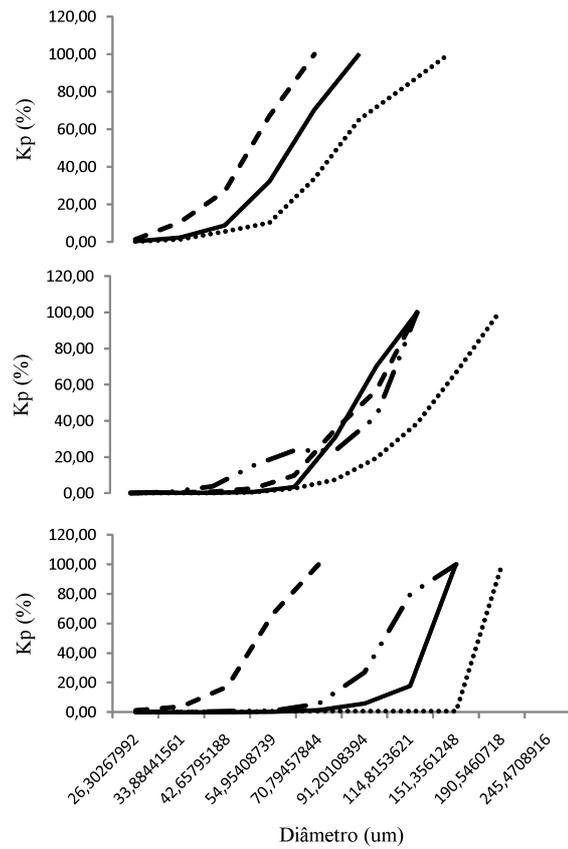


Figura 8: Média do número de vasos e contribuição cumulativa para o K_pt (%) por classe de tamanho do diâmetro dos vasos do xilema. Em todas as classes de planta, um pequeno aumento no calibre dos vasos aumenta drasticamente sua contribuição para o aumento do K_p.

Apêndice: Fotomicrografias dos cortes transversais das diferentes partes de um indivíduo médio de *Xylopia aromática*

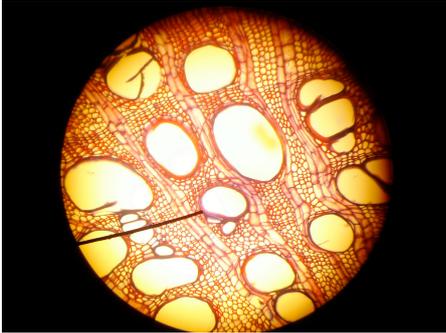


Figura 1: Corte transversal da raiz pivotante profunda de uma planta média.

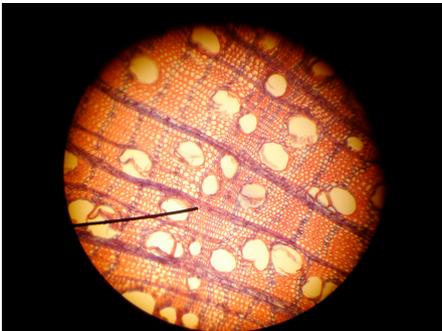


Figura 2: CT de caule de uma planta média.

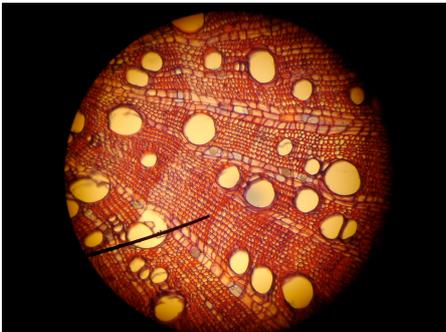


Figura 3: CT de ramo de uma planta média.