

INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA
GOIANO - CAMPUS RIO VERDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E
CONSERVAÇÃO

IMPLICAÇÕES ECOFISIOLÓGICAS DAS VARIAÇÕES ESTRUTURAIS E
FUNCIONAIS DE COMPONENTES DA CASCA EM ESPÉCIES DO CERRADO:
UMA ESTRUTURA MOLDADA PELO FOGO, MAS TAMBÉM PELA ÁGUA

Autor: Lucas Loram Lourenço
Orientador: Dr. Paulo Eduardo de Menezes Silva

RIO VERDE – GO

Fevereiro – 2018

INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA
GOIANO - CAMPUS RIO VERDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E
CONSERVAÇÃO

IMPLICAÇÕES ECOFISIOLÓGICAS DAS VARIAÇÕES
ESTRUTURAIS E FUNCIONAIS DE COMPONENTES DA
CASCA EM ESPÉCIES DO CERRADO: UMA ESTRUTURA
MOLDADA PELO FOGO, MAS TAMBÉM PELA ÁGUA

Autor: Lucas Loram Lourenço
Orientador: Dr. Paulo Eduardo de Menezes Silva

Dissertação, como parte das exigências para obtenção do título de MESTRE EM BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO, no Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação do Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano – Campus Rio Verde - Área de Concentração Biodiversidade.

RIO VERDE – GO

Fevereiro – 2018

Sistema desenvolvido pelo ICMC/USP
Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema Integrado de Bibliotecas - Instituto Federal Goiano

L892i Lourenço, Lucas Loram
Implicações ecofisiológicas das variações estruturais e funcionais de componentes da casca em espécies do cerrado : uma estrutura moldada pelo fogo, mas também pela água. / Lucas Loram Lourenço; orientador Paulo Eduardo de Menezes Silva. -- Rio Verde, 2018.
41 p.

Dissertação (Graduação em Biodiversidade e conservação) -- Instituto Federal Goiano, Câmpus Rio Verde, 2018.

1. Cerrado. 2. Variação estrutura da casca. 3. Tolerância ao fogo. 4. Relações hidricas. 5. Transporte de carboidratos. I. Silva, Paulo Eduardo de Menezes, orient. II. Título.

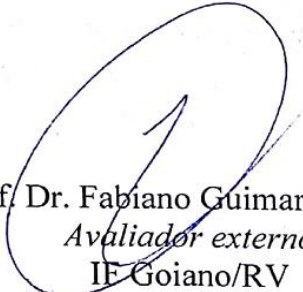
**INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA
GOIANO – CAMPUS RIO VERDE
DIRETORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO, PESQUISA E INOVAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E
CONSERVAÇÃO**


**IMPLICAÇÕES ECOFISIOLÓGICAS DAS VARIAÇÕES
ESTRUTURAIS E FUNCIONAIS DE COMPONENTES DA
CASCA EM ESPÉCIES DO CERRADO: UMA ESTRUTURA
MOLDADA PELO FOGO, MAS TAMBÉM PELA ÁGUA**

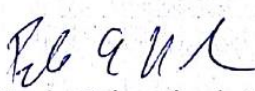
Autor: Lucas Loram Lourenço
Orientador: Paulo Eduardo de Menezes Silva

TITULAÇÃO: Mestre em Biodiversidade e Conservação – Área de
concentração Conservação dos Recursos Naturais.

APROVADA em 27 de fevereiro de 2018.


Prof. Dr. Fabiano Guimarães Silva
Avaliador externo
IF Goiano/RV


Prof. Dr. Lucas Anjos de Souza
Avaliador interno
IF Goiano/RV


Prof. Dr. Paulo Eduardo de Menezes Silva
Presidente da banca
IF Goiano/RV

DEDICO ESTE TRABALHO:

A minha Família e amigos que sempre me apoiaram. Aos mestres que souberam ensinar e guiar na direção correta para que esse crescimento seja possível e, que continuem indeterminadamente. Àqueles que nos inspiram e fazem sempre querer prosseguir e melhorar.

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar a Deus, por me dar a inspiração e força para a realização de meus sonhos e poder, assim, concluir mais uma etapa da minha vida.

Aos meus pais Eptácio Silva Peres e Sejane Gonçalves de Moraes, meu irmão Orley Fausto Lourenço e toda a minha família, tios (as), avôs (as), primos (as), ao meu companheiro e amigo Lucas Vieira de Souza e aos amigos Cindy Lauper (Dom Quixote), Kallebi Paula e Samuel Almeida Silva (Saslle).

Ao Professor Dr. Paulo Eduardo de Menezes Silva, meu orientador e amigo, meu agradecimento todo especial, por seu profissionalismo, paciência e pela oportunidade de me compartilhar seus conhecimentos. Também aos Professores Dr. Alan Carlos Costa e Fernanda dos Santos Farnese, meu apreço, pela orientação, dedicação, amizade e pelas sugestões feitas para enriquecimento deste trabalho.

Em especial ao mestrando em Biodiversidade e Conservação - Rauander Douglas Ferreira Barros Alves e a doutoranda em Ciências Agrárias – Luciana Minervina de Freitas Moura, por ter me ajudado muito durante todo o mestrado.

Minha amiga e companheira de Fisiologia Vegetal, mestranda em Biodiversidade e Conservação – Daniela Ataídes.

E a toda equipe do laboratório Vicejar (fisiologia dos estresses abióticos), que também me ajudou muito durante todo o mestrado.

A Prof.^a Regina Celi Moreira Vilarinho, que disponibilizou e mostrou a área para pesquisa.

MUITO OBRIGADO!

BIOGRAFIA

Lucas Loram Lourenço, natural de Montes Claros de Goiás – GO, filho de Eptácio Silva Peres e Sejane Gonçalves de Moraes. Sua formação profissional iniciou em 2009, no curso de Licenciatura Plena em Ciências Biológicas pela Universidade Estadual de Goiás - UEG. Em 2016, iniciou a pós-graduação *Stricto sensu* - Mestrado em Biodiversidade e Conservação – IF Goiano – Campus Rio Verde, com prazo para concluir em março de 2018.

ÍNDICE

| | Página |
|---|--------|
| AGRADECIMENTOS | iii |
| BIOGRAFIA | iv |
| ÍNDICE DE FIGURAS | vii |
| ÍNDICE DE TABELAS | ix |
| LISTA DE SÍMBOLOS, SIGLAS, ABREVIACÕES E UNIDADES | xi |
| RESUMO | xiii |
| ABSTRACT | xv |
| 1. INTRODUÇÃO..... | 1 |
| 2. OBJETIVOS..... | 3 |
| 3. MATERIAL E MÉTODOS..... | 3 |
| 3.1. Generalidades | 3 |
| 3.2. Análises morfológicas | 5 |
| 3.2.1. Estrutura da casca | 5 |
| 3.2.2. Densidade da casca e madeira | 5 |
| 3.2.3. Taxa de crescimento de ramos | 5 |
| 3.3. Relações hídricas | 6 |
| 3.3.1. Conteúdo de água em folhas, caules e cascas..... | 6 |
| 3.3.2. Potencial hídrico foliar e caulinar..... | 6 |
| 3.3.3. Capacitância caulinar..... | 6 |
| 3.3.4. Condutividade hidralica do caule | 7 |
| 3.4. Trocas gasosas | 7 |

| | |
|---|----|
| 3.4.1. Assimilação líquida de carbono..... | 7 |
| 3.5. Análise estatísticas..... | 7 |
| 4. RESULTADOS | 8 |
| 4.1 Variação estrutural e funcional nos componentes do caule em espécies do Cerrado | 8 |
| 4.2 Relação entre a casca e variáveis fisiológicas relacionadas com a tolerância ao fogo , relações hídricas e transporte de carboidratos | 14 |
| 4. 3. Múltiplas relações entre as variáveis demonstram o papel da casca na manutenção de processos fisiológicas centrais | 18 |
| 5. DISCURSÃO | 20 |
| 5.1. Casca e seu papel central na proteção contra o fogo em plantas do Cerrado | 20 |
| 5.2. Propriedades estruturais e funcionais da casca interna estão relacionadas com o transporte e armazenamento de água e carboidratos em plantas do Cerrado | 21 |
| 6. CONCLUSÕES | 24 |
| 7. REFERÊNCIAS | 24 |

ÍNDICE DE FIGURAS

| | Página |
|---|--------|
| <p>Figura 1. Correlações entre parâmetros estruturais da casca [espessura total da casca (ETC), espessura da casca externa (ECE), espessura da casca interna (ECI) e densidade da casca (D_{casca}) e do caule [diâmetro do caule (DC)] em 31 espécies nativas do Cerrado. ns, $P > 0,05$; *, $P \leq 0,05$; **, $P \leq 0,01$.13</p> | 13 |
| <p>Figura 2. Imagem da área de preservação da Universidade de Rio Verde – Campus Rio Verde. Foto tirado logo após a queimada no mês de agosto (a). Foto tirada dias após as primeiras chuvas no mês de novembro (b).....15</p> | 15 |
| <p>Figura 3. Correlações entre componentes estruturais da casca [densidade da casca (D_{casca})] e parâmetros associados às relações hídricas [conteúdo de água na casca (CAC), conteúdo de água na madeira (CAM), conteúdo de água na folha (CAF), porcentagem de água do caule armazenada na casca (%AC), potencial hídrico foliar ao meio-dia ($\Psi_{folha-md}$), potencial hídrico caulinar ao meio-dia ($\Psi_{caule-md}$), condutividade hidráulica do caule (K_{caule}) e capacitância caulinar (C_{caule}) em 31 espécies nativas do Cerrado. ns, $P > 0,05$; *, $P \leq 0,05$; **, $P \leq 0,01$.16</p> | 16 |
| <p>Figura 4. Correlações entre componentes estruturais da casca [espessura da casca interna (ECI) e densidade da casca (D_{casca})] e parâmetros associados ao crescimento [taxa de assimilação líquida de carbono em base de massa (A_{massa}) e taxa de crescimento de ramos (TC_{ramos}) em 31 espécies nativas do Cerrado. ns, $P > 0,05$; *, $P \leq 0,05$; **, $P \leq 0,01$.17</p> | 17 |

Figura 5. Análise dos dois primeiros componentes principais em 31 espécies nativas do Cerrado. (a) distribuição das variáveis estruturais de casca [espessura total da casca (ETC), espessura da casca externa (ECE), espessura da casca interna (ECI), densidade da casca (D_{casca})] e caule [diâmetro do caule (DC) e densidade da madeira (D_{madeira})], parâmetros associados com as relações hídricas [conteúdo de água na casca (CAC), conteúdo de água na madeira (CAM), conteúdo de água na folha (CAF), porcentagem de água do caule armazenada na casca (%AC) potencial hídrico foliar ao meio dia ($\Psi_{\text{folha-md}}$), potencial hídrico caulinar ao meio dia ($\Psi_{\text{caule-md}}$), condutividade hidráulica caulinar (K_{caule}) e capacitância caulinar (C_{caule})] e variáveis associadas ao crescimento [taxa assimilatória líquida de carbono em base de massa (A_{massa}) e taxa de crescimento de ramos (TC_{ramos}) ao longo dos dois primeiros componentes e; (b) distribuição das 31 espécies entre os dois primeiros componentes.19

ÍNDICE DE TABELAS

| | Página |
|--|--------|
| Tabela 1. Lista de espécies estudadas..... | 4 |
| Tabela 2. Espessura total da casca (ETC, mm), espessura da casca no tronco principal (EC _{DAP}) espessura da casca externa (ECE, mm), espessura da casca interna (ECI, mm), densidade da casca (D_{casca} , g cm ⁻³), diâmetro do caule (DC,cm), densidade da madeira ($D_{madeira}$, g cm ⁻³) e taxa de crescimento de ramos (TC _{ramos} , cm dia ⁻¹) de 31 espécies nativas do Cerrado. Valores são médias ± erro-padrão de cinco repetições. | 9 |
| Tabela 3. Conteúdo de água na casca (CAC, %), conteúdo de água na madeira (CAM, %), conteúdo de água na folha (CAF, %), porcentagem de água do caule armazenada na casca (%AC, %), potencial hídrico foliar ao meio-dia ($\Psi_{folha-md}$, MPa), potencial hídrico caulinar ao meio-dia ($\Psi_{caule-md}$, MPa), variação de potencial hídrico foliar ao longo do dia ($\Delta\Psi_{folha}$, MPa), variação de potencial hídrico caulinar ao longo do dia ($\Delta\Psi_{caule}$, MPa), condutividade hidráulica do caule (K_{caule} ,), capacitância caulinar (C_{caule} , Kg m ⁻³ MPa) e taxa de assimilação líquida de carbono (A_{massa} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$) de 31 espécies nativas do Cerrado. Valores são médias ± erro-padrão de cinco repetições. | 10 |
| Tabela 4. Variações em componentes estruturais do caule (casca e madeira), relações hídricas e crescimento entre 31 espécies nativas do Cerrado, indicadas através de análise de variância (ANOVA). | 11 |

| | |
|--|----|
| Tabela 5. Correlação linear de Pearson entre variáveis estruturais do caule (madeira e casca), relações hídricas e crescimento em 31 espécies nativas do Cerrado..... | 12 |
|--|----|

LISTA DE SIMBOLOS, SIGLAS, ABREVIACOES E UNIDADES

% AC: rea de casca (%)

% CAF: Concentrao de gua da folha (%)

% ERC: Espessura relativa da casca (%)

%CA: Porcentagem da gua do caule armazenada pela casca (%)

%CAC: Teor de gua da casca (%)

%CAM: Contedo de gua da madeira (%)

A_{mass} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$): Taxa de assimilao de carbono baseada em massa ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$)

ANAVA: Anlise de Varincia

C_{caule} ($\text{mmol m}^{-2} \text{ MPa}^{-1}$): Capacidade do caule ($\text{mmol m}^{-2} \text{ MPa}^{-1}$)

CE: Casca externa

CI: Casca interna

DC (cm): Dimetro do caule (cm)

D_{casca} (g cm^{-3}): Densidade da casca (g cm^{-3})

D_{madeira} (g cm^{-3}): Densidade da madeira (g cm^{-3})

EC_{DAP} (cm): Espessura da casca no tronco principal (cm)

ECE (mm): Espessura exterior da casca (mm)

ECI (mm): Espessura interna da casca (mm)

ETC (mm): Espessura da casca (mm)

K_{caule} ($\text{Kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$): Condutância hidráulica específica do caule ($\text{Kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)

MF: Massa fresca

MS: Massa seca

MT: Massa turgida

TC_{ramos} (cm dia^{-1}): Taxa de crescimento do ramo (cm dia^{-1})

TRA: Teor relativo da água

$\Delta\Psi_{\text{caule}}$ (MPa): Variação no potencial da água do caule (MPa)

$\Delta\Psi_{\text{folha}}$ (MPa): Variação do potencial de água foliar (MPa)

$\Psi_{(\text{am})}$: Potencial hídrico na antemanhã

$\Psi_{(\text{md})}$: Potencial hídrico do meio-dia

$\Psi_{\text{caule-md}}$ (MPa): Potencial da água do caule do meio-dia (MPa)

$\Psi_{\text{folha-md}}$ (MPa): Potencial da água nas folhas do meio dia (MPa)

RESUMO

Loram-Lourenço, Lucas, Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde – GO, fevereiro de 2018. **Implicações ecofisiológicas das variações estruturais e funcionais de componentes da casca em espécies do Cerrado: uma estrutura moldada pelo fogo, mas também pela água.** Orientador: Prof. Dr. Paulo Eduardo de Menezes Silva. Coorientadores: Prof. Dr. Alan Carlos Costa e Prof. Dr.^a Fernanda dos Santos Farneses

O clima do Cerrado é caracterizado por um longo período de estiagem e com frequência ocorrem queimadas. Essa combinação de fogo e restrição hídrica, possivelmente foi fator determinante no surgimento de grande número de espécies vegetais, que contrastam significativamente em seus investimentos relativos em madeira e casca. No entanto, é importante destacar que, até o momento, boa parte dos estudos relacionados à casca em plantas do Cerrado teve como foco principal apenas os ajustes induzidos pelo fogo. Dessa forma, ainda pouco se sabe sobre quais impactos as variações estruturais da casca podem exercer em outros aspectos ecológicos, tais como transporte de água e assimilação de carbono, principalmente entre as espécies com diferentes estratégias de crescimento presentes nesse bioma. Nesse sentido, o presente trabalho teve como principal objetivo analisar como as variações nas propriedades estruturais e funcionais da casca se relacionam com processos fisiológicos centrais entre diferentes espécies do Cerrado. Para isso, 31 espécies nativas, amplamente distribuídas no Cerrado, foram analisadas quanto aos seguintes parâmetros: análises morfológicas (espessura total da casca, espessura da casca interna e externa, diâmetro do caule, densidade da casca e da madeira, taxa de crescimento de ramos); relações hídricas (conteúdo de água em folhas,

madeira e casca, porcentagem de água no caule armazenada pela casca, potencial hídrico foliar e caulinar, capacitância caulinar, condutividade hidráulica do caule e; fixação de carbono (assimilação líquida de carbono). Após a realização das análises morfológicas e fisiológicas, a área experimental sofreu a incidência de grande queimada, que permitiu observar a taxa de sobrevivência das espécies, após o fogo. De modo geral, a notável tolerância ao fogo das plantas que compõe o Cerrado pôde ser claramente observada no presente estudo, uma vez que nenhum indivíduo das 31 espécies estudadas morreu após a ocorrência de queimada. Ao que tudo indica, essa capacidade de tolerar o fogo esteve diretamente relacionada com aspectos estruturais da casca, mais especificamente a espessura. Os resultados também confirmam a hipótese de que as variações estruturais da casca em plantas do Cerrado, além de ser uma resposta à pressão seletiva exercida pelo fogo, possivelmente envolve a participação dessa estrutura na regulação do status hídrico, bem como a fixação e transporte de carboidratos. Além disso, também demonstra que as diferentes estruturas da casca podem assumir funções ecológicas contrastantes, sendo que a porção externa está mais diretamente associada à proteção contra o fogo, enquanto a porção interna se relacionou mais fortemente com a regulação do status hídrico e transporte de carboidratos. Dessa forma, o presente trabalho aumenta de forma significativa o conhecimento sobre a ecofisiologia das plantas que compõe um dos maiores e mais diversos biomas brasileiros.

Palavras-chave: Cerrado, variação estrutural da casca, tolerância ao fogo, relações hídricas, transporte de carboidratos

ABSTRACT

Loram-Lourenço, Lucas, Goiano Instituto Federal – Campus Rio Verde – GO, February of 2018. **Ecophysiological implications of structural and functional variations of hulls components on Cerrado species: a structure shaped by fire, but also by water.** Adviser: Prof. Dr. Paulo Eduardo de Menezes Silva. Co-advisers: Prof. Dr. Alan Carlos Costa e Prof. Dr.^a Fernanda dos Santos Farneses

The climate of the Cerrado is characterized by a long period of drought and the occurrence of fires is frequent. This combination of fire and water restriction was possibly a determining factor in the emergence of the large numbers of plant species, which contrasted significantly in their relative investments in wood and hulls. However, it is important to highlight that, to date, a good part of the studies related to the hulls in Cerrado plants had as its main focus only the adjustments induced by fire. Thus, little is known about what impacts the structural variations of the hulls can cause on other ecological aspects, such as water transport and carbon assimilation, especially among species with different growth strategies present in this biome. In this sense, the main objective of this work was to analyze how the variations in the structural and functional properties of the hulls are related to central physiological processes among different species of the Cerrado. For this, 31 native species, widely distributed in the Cerrado, were analyzed for the following parameters: morphological analysis (total hulls thickness, internal and external hulls thickness, stem diameter, hulls and wood density, braches growth rate); water relations (water content in leaves, wood and hulls, percentage of water in the stem stored by the hulls, leaf and stem water potential, stem capacitance, stem hydraulic conductivity); and carbon fixation (net carbon assimilation).

After the analysis of the morphological and physiological traits, the experimental area suffered the incidence of a large burn, which allowed observing the survival rate of the species after the fire. In general, the remarkable fire tolerance of the plants from Cerrado could be clearly observed in the present study, since no individual of the 31 species studied died after the occurrence of burning. By all indications, this ability to tolerate fire was directly related to structural aspects of the hulls, more specifically thickness. Our results also confirm the hypothesis that the structural variations of the bark in Cerrado plants, besides being a response to the selective pressure exerted by the fire, possibly involves the participation of this structure in the regulation of the water status, as well as the fixation and transport of carbohydrates. In addition, we have also demonstrated that different hulls structures may assume contrasting ecological functions, with the outer portion being more directly associated with fire protection, while the inner portion was more strongly related to water status regulation and transport of carbohydrates. Thus, the present work significantly increases the knowledge about the Ecophysiology of plants from one of the largest and most diverse Brazilian biomes.

Key words: Cerrado, structural variation of hulls, fire tolerance, water relations, carbohydrates transport

1. INTRODUÇÃO

Devido a sua natureza séssil, as plantas são continuamente expostas a uma série de fatores potencialmente estressantes, tanto de natureza biótica quanto abiótica, que podem limitar o seu crescimento e desenvolvimento. Em resposta a esses fatores, as plantas desenvolveram, ao longo do seu período evolutivo, uma série de ajustes que resultaram no aparecimento de espécies com diferentes estratégias de crescimento (Flexas *et al.* 2014; Trueba *et al.* 2017). Com efeito, diversos estudos já demonstraram que as propriedades estruturais e funcionais de diferentes órgãos estão intimamente relacionadas com aspectos centrais do crescimento vegetal (e.g. transporte de água e balanço de carbono) e, assim, exercem influência direta na composição e dinâmica das comunidades vegetais ao redor do globo (Brown *et al.* 2016; Lu *et al.* 2017; O'Brien *et al.* 2017). Dentre essas estruturas, uma das mais estudadas é o caule, órgão que assume funções primordiais relacionadas à sustentação, defesa, transporte e armazenamento de água e nutrientes (van Gelder *et al.* 2006; Santiago *et al.* 2014; Sakschewski *et al.* 2015). No entanto, alguns componentes centrais desse órgão ainda permanecem pouco estudados, como é o caso da casca (Rosell, 2016). De fato, apesar da grande variabilidade estrutural encontrada entre diferentes espécies, as consequências ecológicas das variações nas propriedades estruturais e funcionais da casca ainda permanecem pouco conhecidas (Poorter *et al.* 2014; Rosell *et al.* 2014, 2017).

A casca é definida como o conjunto de tecidos externos ao câmbio vascular, e estruturalmente pode ser dividida em duas porções distintas: casca externa (CE) e casca interna (CI) (Lawes *et al.* 2013; Rosell *et al.* 2017). A CE é composta por células mortas e fornece suporte estrutural e proteção contra danos mecânicos e ataque de patógenos. A CI, por sua vez, é formada por um conjunto de células vivas, que incluem o floema, responsáveis pelo armazenamento e transporte de água e solutos ao longo do corpo da planta (Rosell *et al.* 2017). Dentre as diversas funções ecológicas assumidas pela casca, talvez a mais estudada seja a proteção contra o fogo. Com efeito, diversos trabalhos têm demonstrado que algumas propriedades estruturais da casca são determinantes na sobrevivência de espécies que habitam regiões expostas a episódios de queimadas, como é o caso das savanas (Hoffmann *et al.* 2009; Lawes *et al.* 2013; Rosell 2016). A capacidade protetiva da casca frente ao fogo se deve às ótimas propriedades isolantes, que previnem contra danos irreversíveis ao câmbio vascular (Graves *et al.* 2014). Este

efeito isolante, por sua vez, tende a aumentar exponencialmente com a espessura da casca, de tal forma que esse parâmetro tem sido um dos melhores preditores das taxas de sobrevivência de espécies vegetais, após os eventos de queimadas (Hoffmann *et al.* 2009; Lawes *et al.* 2013; Pellissier *et al.* 2013; Poorter *et al.* 2014; Anderegg *et al.* 2016; Pellegrini *et al.* 2017). Nesse sentido, é esperado que espécies que apresentem diferentes estratégias de proteção contra o fogo difiram significativamente no investimento de carbono alocado para a formação da casca.

Além da proteção contra o fogo, exercida principalmente pela CE, algumas evidências sugerem que a CI também pode assumir diversas outras funções ecológicas de suma importância. Uma dessas funções envolve o armazenamento e manutenção do transporte de água, tanto ao longo do dia, quanto ao entre estações (Poorter *et al.* 2014; Rosell, 2016). De fato, já foi demonstrado que a água armazenada na casca é fundamental para a regulação das variações do status hídrico ao longo do dia e, também, no surgimento de novas folhas, especialmente em regiões que passam por longos períodos de estiagem (Scholz *et al.* 2007; Poorter *et al.* 2014). Nesse sentido, a casca tem sido apontada como grande capacitor (Pfautsch *et al.* 2015), que atua ativamente na manutenção do transporte de água ao longo do corpo da planta e, portanto, desempenha papel central nas relações hídricas (Poorter *et al.* 2014; Rosell *et al.* 2014; Earles *et al.* 2016). Além de água, a CI também está envolvida no transporte de fotoassimilados, bem como de outras moléculas, reforçando a importância dessa estrutura na manutenção de processos fisiológicos centrais (Rosell *et al.* 2014, 2017).

O papel da casca na regulação de diversos aspectos das relações hídricas sugere que, além da pressão seletiva exercida pelo fogo, as variações dessa estrutura também podem ser o resultado de diferentes estratégias de manutenção e uso de água entre diferentes espécies. Nesse sentido, é esperado que espécies que habitam regiões sujeitas a essas duas pressões seletivas (fogo e restrição hídrica) apresentem grandes variações estruturais e funcionais nos componentes da casca. Esse pode ser o caso das plantas que habitam o Cerrado, segundo maior bioma brasileiro, e um dos maiores hotspots mundiais de biodiversidade, devido ao grande número de espécies que ali se encontram (Nobre *et al.* 2007). O clima do Cerrado é caracterizado por longo período de estiagem, de aproximadamente cinco meses, ao longo do qual a ocorrência de queimadas é frequente (Hoffmann *et al.* 2009). Essa combinação de fogo e estiagem, possivelmente foi um fator determinante no surgimento do grande número de espécies vegetais, que contrastam significativamente em seus investimentos relativos em madeira e casca

(Hoffmann *et al.* 2012; Rossatto and Franco 2017). No entanto, é importante destacar que, até o momento, boa parte dos estudos relacionados à casca em plantas do Cerrado teve como foco principal apenas os ajustes induzidos pelo fogo (Hoffmann *et al.* 2009; Pausas 2015a; b; Schafer *et al.* 2015). Dessa forma, ainda pouco se sabe sobre quais impactos as variações estruturais da casca podem exercer em outros aspectos ecológicos, tais como transporte de água e assimilação de carbono, principalmente entre as espécies com diferentes estratégias de crescimento presentes nesse bioma.

Diante do exposto, o presente trabalho teve como principal objetivo analisar como as variações nas propriedades estruturais e funcionais da casca se relacionam com processos fisiológicos centrais entre diferentes espécies do Cerrado. Para isso, 31 espécies nativas, amplamente distribuídas no Cerrado, foram analisadas para testar as seguintes hipóteses: i) além da pressão seletiva exercida pelo fogo, a variação na disponibilidade hídrica também representa importante modulador das propriedades estruturais da casca em plantas do Cerrado; ii) a casca é um importante componente na regulação do status hídrico vegetal e, conseqüentemente, pode influenciar as variações de água em outros tecidos e; iii) os diferentes componentes da casca captam funções ecológicas distintas, sendo que CE está mais fortemente associada com a proteção contra o fogo e danos mecânicos, enquanto variações em CI estão relacionadas com a manutenção do transporte de água e fotoassimilados.

2. OBJETIVOS

Analisar como as variações nas propriedades estruturais e funcionais da casca se relacionam com processos fisiológicos centrais entre diferentes espécies do Cerrado, buscando analisar a contribuição relativa das porções externa e interna da casca na proteção contra o fogo e, também, na modulação dos processos de armazenamento e transporte de água e carboidratos.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Generalidades

Para entender em maior profundidade as conseqüências ecológicas das variações estruturais da casca em plantas do Cerrado, no presente trabalho, 31 espécies representativas desse bioma foram amostradas. Para cada espécie, cinco plantas adultas foram analisadas. As espécies selecionadas abrangem grande diversidade de famílias (Tabela 1), e também apresentam grande variabilidade estrutural e funcional (Tabelas 2

e 3), e garantiu ao estudo ampla representatividade da flora do Cerrado. Todas as amostragens e análises foram realizadas no remanescente de Cerrado pertencente à Universidade de Rio Verde (17°47'09.2"S 50°57'50.63" W, 715 m altitude), ao longo do período chuvoso com uma precipitação anual de 1681,2 mm segundo Instituto Nacional de Meteorologia (INMET, 2018). É importante destacar que, após as análises morfológicas e fisiológicas, a região de estudo sofreu a incidência de intensa queimada, possibilitando a análise da taxa de sobrevivência ao fogo das espécies daquela região.

Tabela 1. Lista de espécies estudadas

| Nome Popular | Nome científico | Família |
|---------------------|------------------------------------|----------------|
| Aguai | <i>Chrysophyllum marginatum</i> | Sapotaceae |
| Araticum | <i>Annona coriacea</i> | Annonaceae |
| Aroeira | <i>Myracrodruon urundeuva</i> | Anacardiaceae |
| Baru | <i>Dipteryx alata</i> | Fabaceae |
| Cagaita | <i>Stenocalyx dysenterica</i> | Myrtaceae |
| Cajazinho | <i>Spondias mombin</i> | Anacardiaceae |
| Caju Árvore | <i>Anacardium occidentale</i> | Anacardiaceae |
| Capitão | <i>Terminalia argentea</i> | Combretaceae |
| Carne de vaca | <i>Roupala montana</i> | Proteaceae |
| Erva-largato | <i>Casearia Sylvestris</i> | Salicaceae |
| Fruta do lobo | <i>Diospyros hispida</i> | Ebenaceae |
| Gordinho | <i>Kielmeyera speciosa</i> | Calophyllaceae |
| Guapeva | <i>Pouteria gardneriana</i> | Sapotaceae |
| Ipê Amarelo | <i>Handroanthus albus</i> | Bignoniaceae |
| Ipê Branco | <i>Handroanthus roseo-albus</i> | Bignoniaceae |
| Ipê Roxo | <i>Handroanthus impetiginosus</i> | Bignoniaceae |
| Ipezinho do Cerrado | <i>Handroanthus ochraceae</i> | Bignoniaceae |
| Jacarandá | <i>Machaerium opacum</i> | Fabaceae |
| Jatobá | <i>Hymenaea courbaril</i> | Fabaceae |
| Jenipapo de Cavalo | <i>Tocoyena formosa</i> | Rubiaceae |
| Lixeira | <i>Curatella americana</i> | Dilleniaceae |
| Mama Cadela | <i>Brosimum gaudichaudii</i> | Moraceae |
| Mamica de Porca | <i>Zanthoxylum rigidum</i> | Rutaceae |
| Marmelada grande | <i>Alibertia edulis</i> | Rubiaceae |
| Murici bravo | <i>Byrsonima basiloba</i> | Malpighiaceae |
| Murici Miúdo | <i>Byrsonima intermedia</i> A.Juss | Malpighiaceae |
| Paineira | <i>Ceiba speciosa</i> | Malvaceae |
| Pau terra | <i>Qualea parviflora</i> | Vochysiaceae |
| Pequi | <i>Caryocar brasiliensis</i> | Caryocaraceae |
| Pimenta de macaco | <i>Xylopia aromatica</i> | Annonaceae |
| Xixá | <i>Sterculia striata</i> | Malvaceae |

3.2. Análises morfológicas

3.2.1. Estrutura da casca

As análises estruturais e funcionais da casca foram conduzidas na base de ramos expostos ao sol, com aproximadamente 1 metro de comprimento, em 5 indivíduos por espécie. Segmentos dos caules, de aproximadamente 10 mm, foram removidos e fotografados para posterior análise. As medições de diâmetro do caule (DC), bem como a espessura total (ETC), espessura da porção externa (ECE) e espessura da porção interna (ECI) da casca foram medidas com o auxílio do programa Image J, seguindo o proposto por (Rosell *et al.* 2017). O diâmetro do caule na altura do peito foi medido para todas as espécies, e o valor de ETC para o tronco principal foi estimado com base em um modelo de ajuste linear com base na relação entre DC e ETC dos ramos (Lawes *et al.* 2013).

3.2.2. Densidade da casca e madeira

A determinação da densidade da casca (D_{casca}) e madeira ($D_{madeira}$) foi realizada nos mesmos segmentos caulinares utilizados para as medições de espessura da casca. Para essas medições, as porções externa e interna da casca foram removidas do caule com o auxílio de um bisturi cirúrgico. A densidade foi calculada através da estimativa do volume fresco do tecido, usando o método de deslocamento de água. Posteriormente, as amostras foram secas em estufa por 48 h a 72°C, e a massa seca resultante foi obtida com auxílio de balança de precisão ($\pm 0,0001$ g). A densidade (g cm^{-3}) foi calculada como a massa seca do tecido/volume do tecido (Markesteyjn *et al.* 2011; Silva *et al.* 2013)

3.2.3. Taxa de crescimento de ramos

Para a determinação da taxa de crescimento de ramos (TC_{ramos}), quatro ramos expostos ao sol, de 5 indivíduos por espécies, foram marcados e mensalmente medidos com auxílio de fita métrica. Os valores de TC_{ramos} (cm dia^{-1}) representam o crescimento médio ao longo de um período de 3 meses (Silva *et al.* 2013).

3.3. Relações hídricas

3.3.1. Conteúdo de água em folhas, caule e casca

O conteúdo de água em folhas (CAF), caule (CAM) e casca (CAC) foi determinado ao meio dia, com base na seguinte fórmula:

$$\text{Conteúdo de água: } 100 \times (\text{massa fresca} - \text{massa seca}) / \text{massa seca}$$

A partir desses dados, a porcentagem de água do caule armazenada pela casca (%AC) foi calculada seguindo o proposto por Poorter *et al.* (2014), em que:

$$\%AC = CAC / (CAM + CAC) \times 100$$

3.3.2. Potencial hídrico foliar e caulinar

O potencial hídrico foliar foi determinado em folhas individuais com uma bomba de pressão tipo Scholander, na antemanhã (04h30 – 05h30) (Ψ_{am}) e ao meio-dia (Ψ_{md}). O potencial hídrico do caule na antemanhã (Ψ_{am}) e ao meio-dia (Ψ_{am}) foi estimado através da medição do potencial hídrico de uma folha não transpirante (envolta em saco plástico coberto por papel alumínio) (McCulloh *et al.* 2014).

3.3.3. Capacitância caulinar

Para determinação da variação do teor relativo de água de caules ao longo do dia, necessária para o cálculo da capacitância caulinar (C_{caule}), segmentos de caule foram coletados na antemanhã e ao meio dia e, em seguida, levados ao laboratório. Após a obtenção da massa fresca (MF), o material foi imerso em água por 48 horas, para a determinação da massa túrgida (MT). Em seguida, os tecidos foram secos em estufa por 48 horas, ou até atingirem peso constante, para a determinação da massa seca (MS) (Referência). Com base nesses dados, o TRA para cada material foi determinado como:

$$TRA = (MF-MS)/(MT-MS) \times 100$$

A determinação da C_{caule} ao longo do dia foi estimada através da seguinte fórmula:

$$C_{caule} = \Delta TRA_{caule} / \Delta \Psi_{caule} = (TRA_{caule-am} - TRA_{caule-md}) / (\Psi_{caule-pd} - \Psi_{caule-md})$$

Em que o $TRA_{caule-am}$ é o teor relativo de água do caule na antemanhã, $TRA_{caule-am}$ é o teor relativo de água do caule ao meio dia, $\Psi_{caule-pd}$ é o potencial hídrico do caule na antemanhã e $\Psi_{caule-md}$ representa o potencial hídrico do caule ao meio dia. Os valores de C_{caule} foram então normalizados pelo peso da água por volume por MPa ($\text{Kg m}^{-3} \text{Mpa}^{-1}$), seguindo o proposto por Zhang *et al.* (2013).

3.3.4. Condutividade hidráulica do caule

A condutividade hidráulica de segmentos caulinares foram determinadas com o auxílio de um sistema de fluxo, seguindo o proposto por Torres-Ruiz *et al.* (2014). A massa de solução fluindo por unidade de tempo através dos segmentos foi monitorada constantemente com o uso de pipetas volumétricas. Esse valor, juntamente com a pressão aplicada e o comprimento do segmento utilizado, foram todos utilizados para a obtenção da condutividade hidráulica (K) com base na seguinte fórmula:

$$K \text{ (Kg m s}^{-1} \text{ Mpa}^{-1}) = \text{fluxo (Kg s}^{-1}) \times \text{comprimento do caule (m)}/\text{pressão aplicada Mpa}$$

Posteriormente, os valores de K foram utilizados para o cálculo da condutividade hidráulica específica do caule (K_{caule}).

3.4. Trocas gasosas

3.4.1. Assimilação líquida de carbono

A taxa de assimilação líquida do carbono (A), foi determinada em sistema aberto, sob luz saturante ($1000 \mu\text{mol de fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e pressão parcial de CO_2 de 40 Pa, com um analisador de gases a infravermelho (LI-6400, Li-Cor Inc., Nebraska, EUA), equipado com uma fonte de luz azul/vermelho (modelo LI-6400-02B, LI-COR). Posteriormente, os dados de A foram transformados em unidade de massa, seguindo o proposto por Poorter e Bongers (2006).

3.5. Análises estatísticas

Entre espécies, diferentes entre os parâmetros morfológicos e fisiológicos foram analisadas através de análise de variância (ANAVA), tendo as espécies fixadas como fator principal. Análises de correlação linear de Pearson foram usadas para investigar as relações entre as propriedades da casca com parâmetros que refletem a fisiologia das espécies do Cerrado. Além disso, com o objetivo de reduzir a dimensionalidade do conjunto de dados e identificar as variáveis que expliquem a maior proporção da variação total, de modo a descrever as diferentes estratégias ecológicas envolvidas com a variação estrutural e funcional da casca, foi empregada a técnica de análise multivariada em componentes principais. Todas as análises estatísticas foram realizadas com o uso do Sistema de Análises Estatísticas e Genéticas da UFV (SAEG-UFV, 1993).

4. RESULTADOS

4.1. Variação estrutural e funcional nos componentes do caule em espécies do Cerrado

As espécies analisadas apresentaram grande divergência estrutural entre os componentes do caule (casca e madeira), sendo que as maiores variações foram encontradas para ETC, ECE e ECI (Tabela 2 e 4). As variações de ETC estiveram diretamente relacionadas com o aumento de DC ($r^2 = 0,87$, $P \leq 0,01$), e envolveram a contribuição similar de ECE ($r^2 = 0,69$, $P \leq 0,01$) e ECI ($r^2 = 0,75$, $P \leq 0,01$) (Tabela 5). No entanto, apesar da grande variação de ECE entre as espécies (~16 vezes), ECI mostrou-se melhor preditor das variações de ETC ($r^2 = 0,93$, $P \leq 0,01$), quando comparado a ECE ($r^2 = 0,67$, $P \leq 0,01$) (Figura 2 e Tabela 5). As variações na composição da casca, representada por D_{casca} , foram explicadas unicamente por alterações em ECI ($r^2 = -0,63$, $P \leq 0,01$) (Figura 2), uma vez que correlações significativas não foram encontradas para ECE (Tabela 5). Entre as espécies analisadas, alta coordenação entre o investimento de casca e madeira foi encontrado, como indica as altas correlações positivas entre D_{casca} e $D_{madeira}$ (Tabela 5).

Com base no modelo ajustado entre as correlações de DC com ETC, foi possível constatar que as espécies analisadas também apresentaram grande divergência no investimento em casca no tronco principal (~14 vezes) (Tabelas 2 e 4). No entanto, é importante destacar que, apesar dessa variação, todas as espécies apresentaram valor de EC_{DAP} superior a 15 mm (Tabelas 2 e 4).

Tabela 2. Espessura total da casca (ETC, mm), espessura da casca no tronco principal (EC_{DAP}) espessura da casca externa (ECE, mm), espessura da casca interna (ECI, mm), densidade da casca (D_{casca} , $g\ cm^{-3}$), diâmetro do caule (DC, cm), densidade da madeira ($D_{madeira}$, $g\ cm^{-3}$) e taxa de crescimento de ramos (TC_{ramos} , $cm\ dia^{-1}$) de 31 espécies nativas do Cerrado. Valores são médias \pm erro-padrão de cinco repetições.

| Espécie | ETC | EC_{DAP} | ECE | ECI | D_{casca} | DC | $D_{madeira}$ | TC_{ramos} |
|-----------------------------------|--------------|--------------|-------------|-------------|-------------|-------------|---------------|---------------|
| <i>Sterculia striata</i> | 2,66 (0,02) | 106,1 (6,3) | 0,28 (0,03) | 2,39 (0,14) | 0,33 (0,02) | 1,28 (0,14) | 0,46 (0,03) | 0,011 (0,002) |
| <i>Caryocar brasiliensis</i> | 1,66 (0,00) | 67,0 (4,8) | 0,18 (0,01) | 1,48 (0,05) | 0,27 (0,01) | 1,31 (0,13) | 0,38 (0,03) | 0,028 (0,007) |
| <i>Spondias mombin</i> | 1,07 (0,00) | 82,5 (7,1) | 0,12 (0,01) | 0,95 (0,03) | 0,31 (0,01) | 1,04 (0,10) | 0,36 (0,02) | 0,010 (0,001) |
| <i>Anacardium occidentale</i> | 1,58 (0,01) | 26,9 (0,8) | 0,20 (0,03) | 1,37 (0,08) | 0,36 (0,00) | 1,09 (0,11) | 0,41 (0,02) | 0,019 (0,001) |
| <i>Pouteria caimito</i> | 1,15 (0,01) | 63,4 (3,0) | 0,27 (0,03) | 0,88 (0,11) | 0,35 (0,01) | 0,95 (0,13) | 0,59 (0,03) | 0,015 (0,001) |
| <i>Stenocalyx dysenterica</i> | 0,64 (0,00) | 17,5 (2,0) | 0,09 (0,00) | 0,55 (0,04) | 0,56 (0,04) | 0,78 (0,09) | 0,71 (0,02) | 0,006 (0,001) |
| <i>Handroanthus impetiginosus</i> | 1,05 (0,01) | 89,1 (12,4) | 0,16 (0,01) | 0,88 (0,10) | 0,42 (0,01) | 0,98 (0,11) | 0,56 (0,02) | 0,008 (0,002) |
| <i>Handroanthus roseo-albus</i> | 1,05 (0,01) | 69,9 (3,7) | 0,22 (0,02) | 0,82 (0,09) | 0,45 (0,01) | 0,85 (0,10) | 0,52 (0,01) | 0,004 (0,000) |
| <i>Ceiba speciosa</i> | 1,77 (0,01) | 261,9 (19,1) | 0,16 (0,01) | 1,61 (0,08) | 0,28 (0,01) | 1,02 (0,05) | 0,42 (0,02) | 0,014 (0,002) |
| <i>Dipteryx alata</i> | 1,08 (0,01) | 100,8 (11,5) | 0,14 (0,01) | 0,94 (0,06) | 0,46 (0,02) | 0,98 (0,11) | 0,67 (0,03) | 0,007 (0,001) |
| <i>Myracrodruon urundeuva</i> | 0,84 (0,00) | 72,6 (10,9) | 0,14 (0,01) | 0,70 (0,03) | 0,42 (0,03) | 0,88 (0,06) | 0,50 (0,03) | 0,006 (0,001) |
| <i>Hymenaea courbaril</i> | 0,91 (0,00) | 117,1 (18,1) | 0,25 (0,00) | 0,66 (0,04) | 0,53 (0,02) | 0,86 (0,13) | 0,56 (0,00) | 0,005 (0,001) |
| <i>Handroanthus albus</i> | 1,07 (0,01) | 57,9 (2,9) | 0,28 (0,03) | 0,78 (0,06) | 0,50 (0,01) | 0,76 (0,09) | 0,64 (0,01) | 0,006 (0,001) |
| <i>Chrysophyllum marginatum</i> | 0,88 (0,00) | 34,4 (4,1) | 0,22 (0,02) | 0,66 (0,05) | 0,27 (0,02) | 1,03 (0,17) | 0,42 (0,03) | 0,015 (0,000) |
| <i>Curatella americana</i> | 0,86 (0,01) | 93,3 (4,3) | 0,21 (0,04) | 0,66 (0,04) | 0,40 (0,03) | 0,87 (0,18) | 0,39 (0,02) | 0,017 (0,001) |
| <i>Zanthoxylum rigidum</i> | 1,09 (0,01) | 67,9 (10,4) | 0,24 (0,03) | 0,85 (0,04) | 0,38 (0,03) | 1,11 (0,09) | 0,43 (0,03) | 0,019 (0,002) |
| <i>Qualea parviflora</i> | 0,70 (0,01) | 54,2 (12,5) | 0,24 (0,03) | 0,46 (0,07) | 0,39 (0,06) | 0,74 (0,14) | 0,51 (0,03) | 0,007 (0,001) |
| <i>Roupala montana</i> | 1,16 (0,01) | 31,1 (6,8) | 0,23 (0,01) | 0,92 (0,07) | 0,51 (0,01) | 0,85 (0,05) | 0,51 (0,01) | 0,003 (0,000) |
| <i>Xylopia aromatica</i> | 1,10 (0,01) | 42,8 (8,9) | 0,11 (0,01) | 0,99 (0,06) | 0,36 (0,01) | 0,80 (0,07) | 0,49 (0,03) | 0,033 (0,001) |
| <i>Byrsonima intermedia</i> | 2,38 (0,012) | 39,7 (6,5) | 0,34 (0,04) | 2,04 (0,17) | 0,37 (0,00) | 1,23 (0,15) | 0,47 (0,01) | 0,024 (0,002) |
| <i>Kielmeyera speciosa</i> | 3,16 (0,01) | 25,5 (3,3) | 0,42 (0,06) | 2,74 (0,12) | 0,19 (0,00) | 1,32 (0,11) | 0,37 (0,01) | 0,013 (0,001) |
| <i>Alibertia edulis</i> | 0,93 (0,00) | 30,6 (5,1) | 0,24 (0,02) | 0,69 (0,05) | 0,45 (0,01) | 0,95 (0,12) | 0,67 (0,02) | 0,012 (0,001) |
| <i>Dyospiros hispida</i> | 3,03 (0,01) | 51,0 (10,4) | 1,44 (0,16) | 1,59 (0,08) | 0,25 (0,01) | 1,52 (0,24) | 0,37 (0,01) | 0,014 (0,001) |
| <i>Annona coriacea</i> | 3,07 (0,01) | 38,8 (6,7) | 0,15 (0,01) | 2,92 (0,13) | 0,27 (0,00) | 1,19 (0,11) | 0,30 (0,00) | 0,006 (0,001) |
| <i>Terminalia argentea</i> | 1,47 (0,01) | 69,4 (14,1) | 0,32 (0,03) | 1,15 (0,09) | 0,40 (0,01) | 0,99 (0,09) | 0,68 (0,01) | 0,010 (0,001) |
| <i>Casearia Sylvestris</i> | 1,84 (0,02) | 24,9 (4,1) | 0,61 (0,10) | 1,24 (0,15) | 0,25 (0,00) | 1,06 (0,35) | 0,46 (0,03) | 0,020 (0,001) |
| <i>Handroanthus ochraceae</i> | 2,86 (0,02) | 39,7 (5,5) | 1,04 (0,20) | 1,83 (0,06) | 0,35 (0,03) | 1,41 (0,15) | 0,62 (0,01) | 0,010 (0,002) |
| <i>Tocoyena formosa</i> | 1,42 (0,03) | 21,8 (4,2) | 0,20 (0,03) | 1,22 (0,25) | 0,36 (0,04) | 1,08 (0,28) | 0,56 (0,03) | 0,028 (0,004) |
| <i>Brosimum gaudichaudii</i> | 1,79 (0,01) | 42,9 (6,7) | 0,28 (0,07) | 1,51 (0,12) | 0,31 (0,01) | 1,13 (0,10) | 0,42 (0,02) | 0,008 (0,001) |
| <i>Byrsonima basiloba</i> | 2,56 (0,04) | 55,4 (9,9) | 0,77 (0,23) | 1,79 (0,20) | 0,28 (0,03) | 1,25 (0,39) | 0,42 (0,01) | 0,019 (0,003) |
| <i>Machaerium opacum</i> | 2,96 (0,02) | 39,7 (8,8) | 1,16 (0,25) | 1,80 (0,07) | 0,38 (0,01) | 1,41 (0,14) | 0,53 (0,01) | 0,028 (0,002) |

Tabela 3. Conteúdo de água na casca (CAC, %), conteúdo de água na madeira (CAM, %), conteúdo de água na folha (CAF, %), porcentagem de água do caule armazenada na casca (%AC, %), potencial hídrico foliar ao meio-dia ($\Psi_{\text{folha-md}}$, MPa), potencial hídrico caulinar ao meio-dia ($\Psi_{\text{caule-md}}$, MPa), variação de potencial hídrico foliar ao longo do dia ($\Delta\Psi_{\text{folha}}$, MPa), variação de potencial hídrico caulinar ao longo do dia ($\Delta\Psi_{\text{caule}}$, MPa), condutividade hidráulica do caule (K_{caule} , $\text{Kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$), capacitância caulinar (C_{caule} , $\text{Kg m}^{-3} \text{MPa}$) e taxa de assimilação líquida de carbono (A_{massa} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{g}^{-1} \text{s}^{-1}$) de 31 espécies nativas do Cerrado. Valores são médias \pm erro-padrão de cinco repetições.

| Espécie | CAC | CAM | CAF | % AC | $\Psi_{\text{folha-md}}$ | $\Psi_{\text{caule-md}}$ | $\Delta\Psi_{\text{folhas}}$ | $\Delta\Psi_{\text{caule}}$ | K_s | C_{caule} | A_{massa} |
|-----------------------------------|--------------|---------------|--------------|--------------|--------------------------|--------------------------|------------------------------|-----------------------------|-------------|--------------------|--------------------|
| <i>Sterculia striata</i> | 69,08 (1,60) | 55,85 (2,58) | 56,96 (1,07) | 66,57 (1,79) | -0,10 (0,02) | -0,08 (0,01) | 0,09 (0,02) | 0,06 (0,01) | 4,00 (0,33) | 317,9 (111,3) | 137,99 (11,48) |
| <i>Caryocar brasiliensis</i> | 73,12 (0,58) | 62,84 (2,11) | 57,79 (0,84) | 46,10 (1,81) | -0,10 (0,01) | -0,08 (0,01) | 0,09 (0,01) | 0,06 (0,01) | 6,08 (0,81) | 190,9 (6,4) | 211,19 (8,43) |
| <i>Spondias mombin</i> | 71,17 (0,81) | 61,45 (1,18) | 65,10 (0,83) | 44,27 (0,67) | -0,10 (0,03) | -0,07 (0,03) | 0,04 (0,06) | 0,01 (0,03) | 6,36 (0,42) | 810,8 (41,8) | 124,52 (11,46) |
| <i>Anacardium occidentale</i> | 67,40 (0,34) | 58,22 (2,11) | 56,45 (0,33) | 48,22 (1,28) | -0,08 (0,01) | -0,06 (0,06) | 0,05 (0,02) | 0,04 (0,07) | 3,41 (0,26) | 42,0 (7,7) | 158,25 (17,19) |
| <i>Pouteria caimito</i> | 66,48 (1,99) | 49,03 (1,93) | 56,98 (1,17) | 39,89 (3,46) | -0,15 (0,11) | -0,11 (0,03) | 0,07 (0,11) | 0,03 (0,03) | 2,85 (0,21) | 159,1 (23,7) | 119,91 (10,08) |
| <i>Stenocalyx dysenterica</i> | 58,74 (1,51) | 40,390 (1,27) | 45,98 (0,84) | 29,08 (1,80) | -0,46 (0,20) | -0,39 (0,10) | 0,22 (0,12) | 0,15 (0,08) | 2,11 (0,23) | 67,2 (6,7) | 127,20 (9,94) |
| <i>Handroanthus impetiginosus</i> | 61,59 (0,90) | 49,78 (1,56) | 56,49 (0,94) | 39,91 (2,42) | -0,28 (0,07) | -0,27 (0,05) | 0,20 (0,05) | 0,19 (0,03) | 2,10 (0,35) | 20,3 (5,6) | 123,82 (23,56) |
| <i>Handroanthus roseo-albus</i> | 60,40 (0,32) | 52,39 (1,05) | 55,49 (1,33) | 51,66 (0,86) | -0,39 (0,35) | -0,25 (0,16) | 0,26 (0,34) | 0,12 (0,19) | 1,57 (0,09) | 25,1 (7,4) | 111,79 (10,47) |
| <i>Ceiba speciosa</i> | 73,19 (1,08) | 53,70 (1,06) | 65,48 (0,90) | 61,39 (1,24) | -0,34 (0,12) | -0,33 (0,25) | 0,24 (0,12) | 0,23 (0,25) | 3,88 (0,13) | 57,6 (1,1) | 73,54 (6,42) |
| <i>Dipteryx alata</i> | 58,56 (1,58) | 44,01 (2,01) | 55,28 (3,55) | 43,90 (1,03) | -0,38 (0,09) | -0,37 (0,10) | 0,23 (0,05) | 0,21 (0,09) | 0,64 (0,07) | 26,2 (3,9) | 53,83 (6,35) |
| <i>Myracrodruon urundeuva</i> | 63,67 (1,89) | 50,37 (2,29) | 60,90 (1,84) | 30,08 (0,79) | -0,06 (0,05) | -0,05 (0,03) | 0,05 (0,06) | 0,04 (0,04) | 2,20 (0,16) | 315,5 (50,2) | 72,20 (7,16) |
| <i>Hymenaea courbaril</i> | 53,59 (1,00) | 43,70 (0,93) | 50,73 (0,76) | 40,32 (1,58) | -0,40 (0,18) | -0,35 (0,20) | 0,21 (0,17) | 0,16 (0,19) | 1,74 (0,19) | 189,5 (25,1) | 100,95 (6,92) |
| <i>Handroanthus albus</i> | 51,02 (0,65) | 43,28 (1,23) | 50,72 (0,96) | 47,71 (1,29) | -0,18 (0,01) | -0,17 (0,03) | 0,14 (0,03) | 0,12 (0,01) | 1,38 (0,16) | 6,4 (1,0) | 79,15 (11,75) |
| <i>Chrysophyllum marginatum</i> | 73,92 (1,70) | 57,55 (2,91) | 65,65 (1,64) | 30,38 (0,93) | -0,15 (0,02) | -0,14 (0,03) | 0,08 (0,05) | 0,07 (0,06) | 5,22 (0,16) | 428,9 (13,9) | 99,15 (8,20) |
| <i>Curatella americana</i> | 58,66 (4,02) | 64,08 (1,54) | 60,27 (0,53) | 26,14 (1,53) | -0,18 (0,03) | -0,15 (0,04) | 0,16 (0,03) | 0,14 (0,04) | 2,11 (0,27) | 93,4 (14,3) | 162,52 (11,43) |
| <i>Zanthoxylum rigidum</i> | 64,89 (2,30) | 52,62 (1,57) | 60,28 (0,95) | 40,49 (0,96) | -0,36 (0,20) | -0,33 (0,16) | 0,23 (0,22) | 0,20 (0,18) | 3,26 (0,30) | 36,8 (1,8) | 140,24 (9,79) |
| <i>Qualea parviflora</i> | 67,57 (0,93) | 52,30 (1,35) | 67,39 (0,28) | 27,33 (2,12) | -0,30 (0,03) | -0,27 (0,03) | 0,15 (0,04) | 0,13 (0,02) | 1,89 (0,11) | 123,8 (8,4) | 77,08 (12,75) |
| <i>Roupala montana</i> | 53,54 (0,60) | 54,23 (0,80) | 57,33 (0,95) | 38,32 (0,65) | -0,15 (0,02) | -0,14 (0,01) | 0,12 (0,02) | 0,10 (0,01) | 4,58 (0,34) | 107,5 (20,2) | 120,56 (4,82) |
| <i>Xylopia aromatica</i> | 68,03 (1,08) | 47,82 (2,16) | 57,08 (0,42) | 53,52 (0,97) | -0,13 (0,05) | -0,12 (0,04) | 0,09 (0,04) | 0,07 (0,03) | 2,91 (0,11) | 369,9 (52,7) | 80,79 (18,43) |
| <i>Byrsonima intermedia</i> | 63,41 (0,77) | 58,28 (0,76) | 54,48 (0,65) | 52,11 (0,46) | -0,14 (0,03) | -0,12 (0,04) | 0,09 (0,02) | 0,07 (0,03) | 1,60 (0,17) | 90,3 (13,3) | 106,53 (6,83) |
| <i>Kielmeyera speciosa</i> | 77,35 (0,49) | 63,17 (1,48) | 65,79 (0,63) | 55,08 (0,74) | -0,07 (0,02) | -0,05 (0,02) | 0,05 (0,04) | 0,03 (0,03) | 3,49 (0,10) | 422,3 (54,6) | 157,49 (14,56) |
| <i>Alibertia edulis</i> | 51,06 (0,46) | 43,23 (1,20) | 53,79 (1,08) | 54,21 (0,88) | -0,36 (0,15) | -0,28 (0,09) | 0,18 (0,16) | 0,10 (0,10) | 0,56 (0,08) | 98,0 (12,1) | 77,36 (6,27) |
| <i>Dyospiros hispida</i> | 62,17 (1,67) | 62,70 (1,01) | 59,85 (1,17) | 49,74 (0,55) | -0,10 (0,3) | -0,08 (0,08) | 0,07 (0,02) | 0,06 (0,07) | 2,70 (0,38) | 268,6 (39,6) | 163,66 (2,75) |
| <i>Annona coriacea</i> | 71,36 (0,13) | 66,01 (0,74) | 62,51 (0,63) | 51,96 (0,27) | -0,09 (0,02) | -0,08 (0,04) | 0,06 (0,01) | 0,05 (0,03) | 4,22 (0,14) | 834,0 (102,1) | 149,35 (15,86) |
| <i>Terminalia argentea</i> | 58,88 (0,95) | 41,25 (0,65) | 54,18 (0,33) | 58,80 (0,15) | -0,19 (0,03) | -0,17 (0,04) | 0,12 (0,02) | 0,11 (0,04) | 0,97 (0,06) | 141,1 (62,5) | 116,48 (18,09) |
| <i>Casearia Sylvestris</i> | 71,11 (0,69) | 57,65 (2,46) | 59,31 (3,43) | 55,35 (0,92) | -0,19 (0,03) | -0,18 (0,04) | 0,11 (0,02) | 0,09 (0,04) | 3,05 (0,15) | 146,6 (29,0) | 75,08 (14,64) |
| <i>Handroanthus ochraceae</i> | 53,50 (3,63) | 44,17 (0,52) | 53,86 (1,66) | 54,28 (1,76) | -0,20 (0,02) | -0,18 (0,04) | 0,11 (0,03) | 0,09 (0,05) | 1,27 (0,19) | 141,1 (18,1) | 188,01 (28,96) |
| <i>Tocoyena formosa</i> | 69,45 (1,25) | 49,50 (1,91) | 56,17 (0,75) | 58,45 (0,57) | -0,11 (0,02) | -0,09 (0,05) | 0,07 (0,02) | 0,06 (0,04) | 1,56 (0,08) | 28,1 (40,9) | 78,78 (11,52) |
| <i>Brosimum gaudichaudii</i> | 69,84 (1,46) | 55,67 (2,31) | 57,26 (0,41) | 55,84 (0,87) | -0,07 (0,02) | -0,04 (0,01) | 0,05 (0,01) | 0,03 (0,01) | 5,27 (0,07) | 701,6 (132,1) | 222,44 (20,15) |
| <i>Byrsonima basiloba</i> | 65,94 (1,09) | 61,40 (0,88) | 56,20 (0,97) | 51,77 (0,17) | -0,10 (0,03) | -0,08 (0,05) | 0,07 (0,02) | 0,05 (0,05) | 5,22 (0,31) | 415,7 (62,5) | 283,72 (28,35) |
| <i>Machaerium opacum</i> | 60,71 (2,06) | 46,61 (0,60) | 53,53 (0,36) | 56,43 (1,13) | -0,11 (0,01) | -0,10 (0,02) | 0,07 (0,02) | 0,06 (0,03) | 0,48 (0,10) | 161,9 (33,4) | 72,66 (13,95) |

Tabela 4. Variações em componentes estruturais do caule (casca e madeira), relações hídricas e crescimento entre 31 espécies nativas do Cerrado, indicadas através de análise de variância (ANAVA).

| Parâmetros | Média | Min | Max | Razão | F | <i>p</i> |
|--------------------------------|--------|-------|---------|-------|------|----------|
| Casca | | | | | | |
| ETC | 1,61 | 0,64 | 3,16 | 4,91 | 15,9 | ** |
| EC _{DAB} | 61,4 | 17,5 | 261,9 | 14,9 | 4,29 | ** |
| ECE | 0,34 | 0,09 | 1,44 | 16,3 | 9,3 | ** |
| ECI | 1,26 | 0,55 | 1,59 | 2,9 | 13,2 | ** |
| <i>D</i> _{casca} | 0,37 | 0,19 | 0,56 | 2,9 | 9,2 | ** |
| Caule | | | | | | |
| DC | 3,33 | 2,32 | 4,76 | 2,0 | 8,8 | ** |
| <i>D</i> _{madeira} | 0,50 | 0,30 | 0,71 | 2,3 | 11,1 | ** |
| Relações hídricas | | | | | | |
| CAC | 63,95 | 51,02 | 77,35 | 1,5 | 10,7 | ** |
| CAM | 52,88 | 40,39 | 66,01 | 1,6 | 9,2 | ** |
| CAF | 57,74 | 45,98 | 67,39 | 1,5 | 5,8 | ** |
| %AC | 47,28 | 26,14 | 66,57 | 2,5 | 24,8 | ** |
| Ψ _{folha-md} | 1,88 | 0,68 | 4,59 | 6,8 | 46,9 | ** |
| Ψ _{caule-md} | 1,61 | 0,45 | 3,93 | 8,8 | 65,2 | ** |
| $\Delta\Psi$ _{folhas} | 1,16 | 0,38 | 2,61 | 6,9 | 16,0 | ** |
| $\Delta\Psi$ _{caule} | 0,90 | 0,20 | 1,22 | 6,2 | 20,2 | ** |
| <i>C</i> _{caule} | 596,24 | 40,22 | 1468,20 | 36,5 | 7,4 | ** |
| <i>K</i> _{caule} | 3,07 | 0,48 | 9,47 | 20 | 19,8 | ** |
| Crescimento | | | | | | |
| <i>A</i> | 124,9 | 53,83 | 283,72 | 5,3 | 9,21 | ** |
| TC _{ramos} | 0,01 | 0,00 | 0,03 | 9,3 | 4,1 | ** |

ETC, espessura total da casca; EC_{DAB}, espessura da casca no tronco principal; ECE, espessura da casca externa; ECI, espessura da casca interna; *D*_{casca}, densidade da casca; DC, diâmetro do caule; CAC, conteúdo de água na casca; CAM, conteúdo de água na madeira; CAF, conteúdo de água na folha; %AC, porcentagem de água do caule armazenada na casca; Ψ _{folha-md}, potencial hídrico foliar ao meio-dia; Ψ _{caule-md}, potencial hídrico caulinar ao meio-dia; $\Delta\Psi$ _{folhas}, variação de potencial hídrico foliar ao longo do dia; $\Delta\Psi$ _{caule}, variação de potencial hídrico caulinar ao longo do dia; *C*_{caule}, capacitância caulinar, *K*_{caule}, condutividade hidráulica caulinar; *A*_{massa}, taxa de assimilação líquida de carbono e; TC_{ramos}, taxa de crescimento de ramos. A tabela mostra a média geral, valores mínimos e máximos, razão entre o maior e menor valor, valores de *F* e significância (*P*) para cada parâmetro entre as 31 espécies analisadas. **, *P* ≤ 0,001.

Tabela 5. Correlação linear de Pearson entre variáveis estruturais do caule (madeira e casca), relações hídricas e crescimento em 31 espécies nativas do Cerrado.

| Parâmetros da casca | ETC | ECE | ECI | D_{casca} | DC | $D_{madeira}$ | CAC | CAM | CAF | %AC | $\Psi_{folha-md}$ | $\Psi_{caule-md}$ | $\Delta\Psi_{folhas}$ | $\Delta\Psi_{caule}$ | C_{caule} | K_{caule} | A_{massa} | |
|----------------------------|---------|---------|---------|-------------|---------|---------------|---------|--------|---------|---------|-------------------|-------------------|-----------------------|----------------------|-------------|-------------|-------------|--|
| ECE | 0,67** | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ECI | 0,93** | 0,34ns | | | | | | | | | | | | | | | | |
| D_{casca} | -0,62** | -0,32ns | -0,63** | | | | | | | | | | | | | | | |
| Parâmetros do caule | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| DC | 0,87** | 0,69** | 0,75** | -0,66** | | | | | | | | | | | | | | |
| $D_{madeira}$ | -0,41* | -0,08ns | -0,47* | 0,73** | -0,42* | | | | | | | | | | | | | |
| Relações hídricas | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| CAC | 0,27ns | -0,15ns | 0,42* | -0,80** | 0,30ns | -0,69** | | | | | | | | | | | | |
| CAM | 0,42* | 0,09ns | 0,48* | -0,72** | 0,43* | -0,93** | 0,63** | | | | | | | | | | | |
| CAF | 0,10ns | -0,09ns | 0,17ns | -0,66** | 0,11ns | -0,69** | 0,69** | 0,64** | | | | | | | | | | |
| %AC | 0,63** | 0,29ns | 0,65** | -0,39* | 0,52** | -0,6ns | 0,18ns | 0,01ns | -0,11ns | | | | | | | | | |
| $\Psi_{folha-md}$ | 0,53** | 0,24ns | 0,55** | -0,67** | 0,49* | -0,60** | 0,53** | 0,58** | 0,41ns | 0,33ns | | | | | | | | |
| $\Psi_{caule-md}$ | 0,52** | 0,22ns | 0,55** | -0,67** | 0,48* | -0,61** | 0,53** | 0,60** | 0,39ns | 0,36* | 0,97** | | | | | | | |
| $\Delta\Psi_{folhas}$ | -0,51** | -0,25ns | -0,52* | 0,67** | -0,48** | 0,52** | -0,56** | -0,49* | -0,40ns | -0,36ns | -0,94** | -0,92** | | | | | | |
| $\Delta\Psi_{caule}$ | -0,47** | -0,20ns | -0,49* | 0,62** | -0,42* | 0,49* | -0,53** | -0,47* | -0,32ns | -0,36* | -0,83** | -0,89** | 0,91** | | | | | |
| C_{caule} | 0,35* | -0,05ns | 0,51** | -0,55** | 0,26ns | -0,59** | 0,57** | 0,50** | 0,56** | 0,20ns | 0,53** | 0,55** | -0,61** | -0,61** | | | | |
| K_{caule} | 0,12ns | -0,17ns | 0,24ns | -0,54** | 0,20ns | -0,71** | 0,64** | 0,68** | 0,49* | -0,1ns | 0,49* | 0,50* | -0,48** | -0,49** | 0,58** | | | |
| Crescimento | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| A_{massa} | 0,43* | 0,30ns | 0,39* | -0,44* | 0,49* | -0,44* | 0,21ns | 0,53** | 0,00ns | 0,11ns | 0,34ns | 0,37ns | -0,29ns | -0,30ns | 0,27ns | 0,55** | | |
| TC_{ramos} | 0,16ns | 0,12ns | 0,15ns | -0,38* | 0,31ns | -0,24ns | 0,40* | 0,18ns | 0,01ns | 0,13ns | 0,35ns | 0,29ns | -0,34ns | -0,20ns | 0,16ns | 0,07ns | 0,08ns | |

ETC, espessura total da casca; ECE, espessura da casca externa; ECI, espessura da casca interna; D_{casca} , densidade da casca; DC, diâmetro do caule; CAC, conteúdo de água na casca; CAM, conteúdo de água na madeira; CAF, conteúdo de água na folha; %AC, porcentagem de água do caule armazenada na casca; $\Psi_{folha-md}$, potencial hídrico foliar ao meio-dia; $\Psi_{caule-md}$, potencial hídrico caulinar ao meio-dia; $\Delta\Psi_{folhas}$, variação de potencial hídrico foliar ao longo do dia; $\Delta\Psi_{caule}$, variação de potencial hídrico caulinar ao longo do dia; C_{caule} , capacitância caulinar, K_{caule} , condutividade hidráulica caulinar; A_{massa} , taxa de assimilação líquida de carbono e; TC_{ramos} , taxa de crescimento de ramos. A tabela mostra os coeficientes de correlação e as suas significâncias. ns, não significativo; *, $P \leq 0,05$ e **, $P \leq 0,01$.

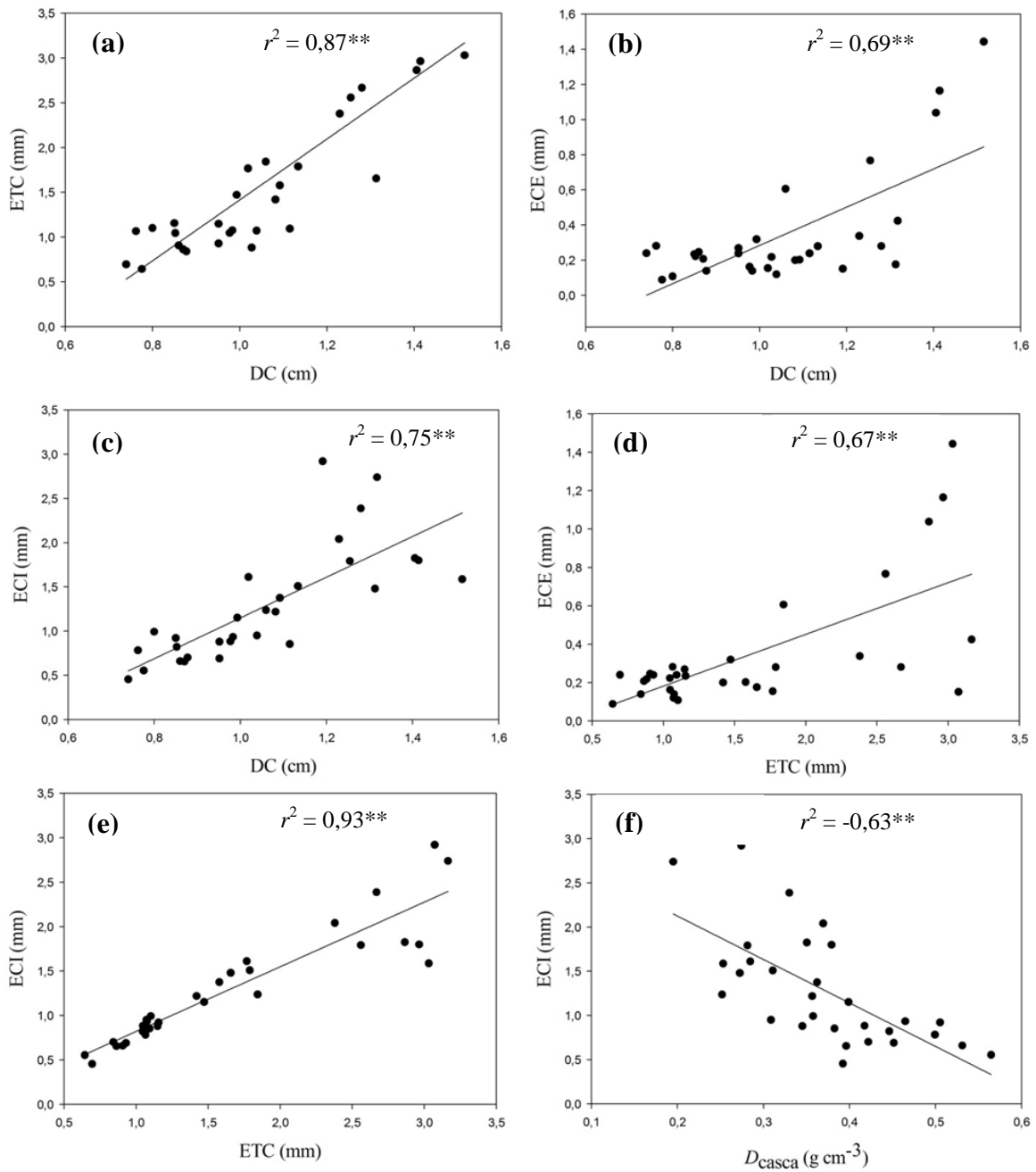


Figura 1. Correlações entre parâmetros estruturais da casca [espessura total da casca (ETC), espessura da casca externa (ECE), espessura da casca interna (ECI) e densidade da casca (D_{casca}) e do caule [diâmetro do caule (DC)] em 31 espécies nativas do Cerrado. ns, $P > 0,05$; *, $P \leq 0,05$; **, $P \leq 0,01$.

4.2. Relação entre a casca e variáveis fisiológicas relacionadas com a tolerância ao fogo, relação hídricas e transporte de carboidratos

A incidência de fogo na área estudada induziu a morte e posteriormente a queda foliar em massa das espécies analisadas. No entanto, apesar da grande intensidade do fogo naquela região, nenhum indivíduo das 31 espécies estudadas morreu após esse evento. Com efeito, após 2 meses da ocorrência do fogo, todas as plantas apresentaram novas folhas e/ou sinais de brotações (Figura 2).

As variações nas propriedades estruturais e funcionais da casca estiveram diretamente relacionadas a parâmetros que refletem diferentes estratégias no manejo e uso de água, bem como transporte de carboidratos (Tabela 3). No que diz respeito às relações hídricas, altas correlações positivas foram encontradas entre ETC com CAM, %AC, $\Psi_{\text{folha-md}}$, $\Psi_{\text{caule-md}}$ e C_{caule} (Tabela 5). No entanto, ao dividir a casca em seus componentes principais, foi possível ver que os processos de armazenamento e transporte de água envolveram apenas a participação de ECI, como demonstra as altas correlações significativas entre ECI com CAM, %AC, $\Psi_{\text{folha-md}}$, $\Psi_{\text{caule-md}}$, $\Delta\Psi_{\text{folhas}}$, $\Delta\Psi_{\text{caule}}$ e C_{caule} (Tabela 5). Por outro lado, nenhuma correlação significativa foi encontrada entre ECE com parâmetros associados às relações hídricas (Tabela 5). No entanto, dentre todas as variáveis analisadas, D_{casca} foi a que a melhor refletiu as diferentes estratégias de manejo e uso de água em plantas do Cerrado, uma vez que apresentou altas correlações significativas com todos os parâmetros associados com as relações hídricas (Tabela 5, Figura 3).



Figura 2. Tolerância ao fogo das espécies do Cerrado. A imagem mostra a unidade de preservação da Universidade de Rio Verde logo após a ocorrência de queimada (a), e a regeneração das espécies dois meses após esse evento (b).

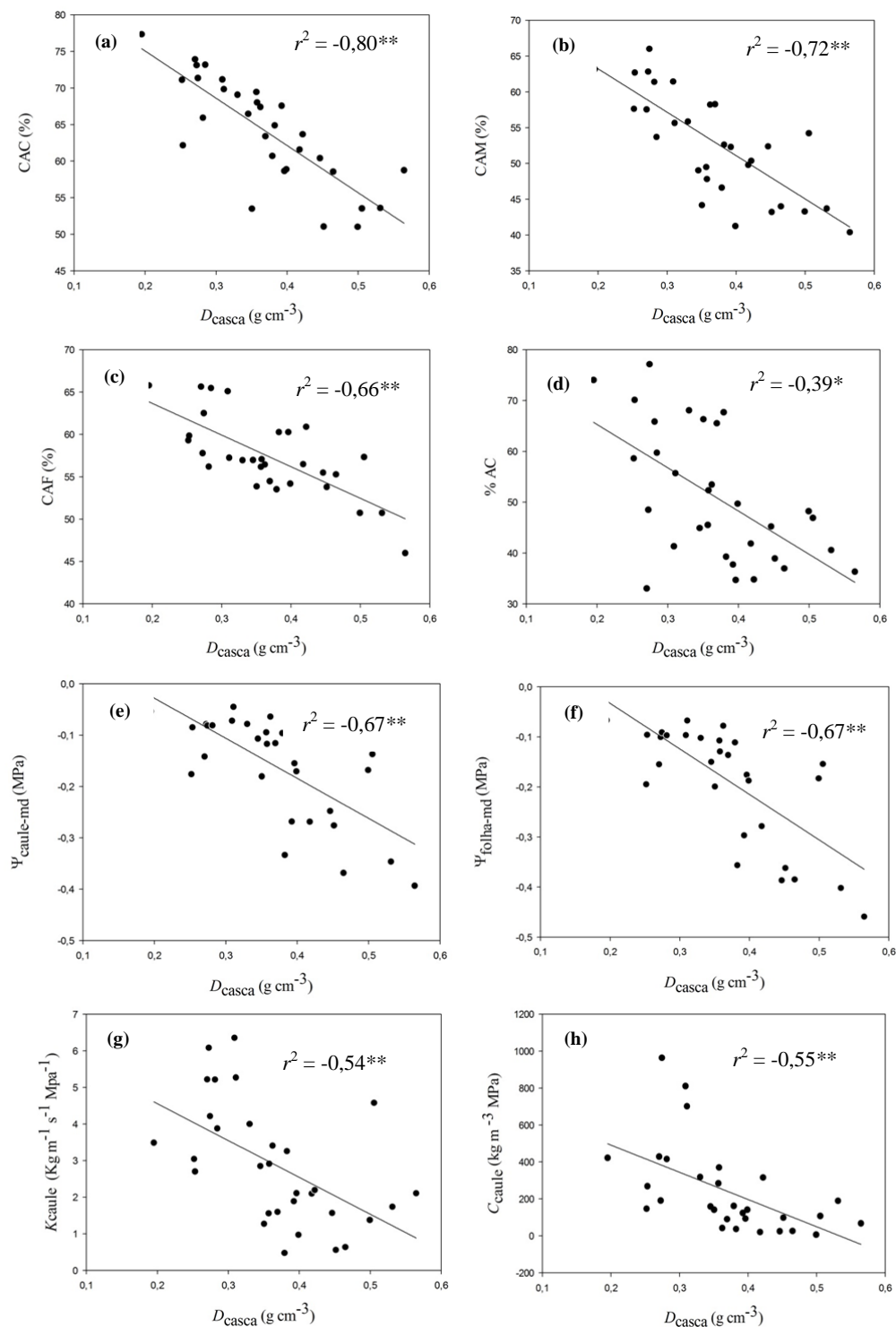


Figura 3. Correlações entre componentes estruturais da casca [densidade da casca (D_{casca})] e parâmetros associados às relações hídricas [conteúdo de água na casca (CAC), conteúdo de água na madeira (CAM), conteúdo de água na folha (CAF), porcentagem de água do caule armazenada na casca (%AC), potencial hídrico foliar ao meio-dia ($\Psi_{\text{folha-md}}$), potencial hídrico caulinar ao meio-dia ($\Psi_{\text{caule-md}}$), condutividade hidráulica do caule (K_{caule}) e capacitância caulinar (C_{caule})] em 31 espécies nativas do Cerrado. ns, $P > 0,05$; *, $P \leq 0,05$; **, $P \leq 0,01$.

As grandes variações nas propriedades estruturais da casca também estiveram diretamente relacionadas com os processos de assimilação e transporte de carboidratos. Com efeito, as taxas de A correlacionaram-se positivamente com ECI ($r^2 = 0,39$, $P \leq 0,05$), e negativamente com D_{casca} ($r^2 = -0,44$, $P \leq 0,05$) (Tabela 5 e Figura 4), indicando que plantas com maior potencial fotossintético (Tabela 3) investiram em uma casca mais espessa e menos densa (Tabela 2), características que garantem maior capacidade de armazenamento e transporte. Essa maior capacidade de armazenamento e transporte também esteve diretamente relacionada com maiores taxas de crescimento, como pode ser observado pelas correlações significativas encontradas entre D_{casca} e TC_{ramos} ($r^2 = -0,38$, $P \leq 0,05$) (Tabela e figura 4).

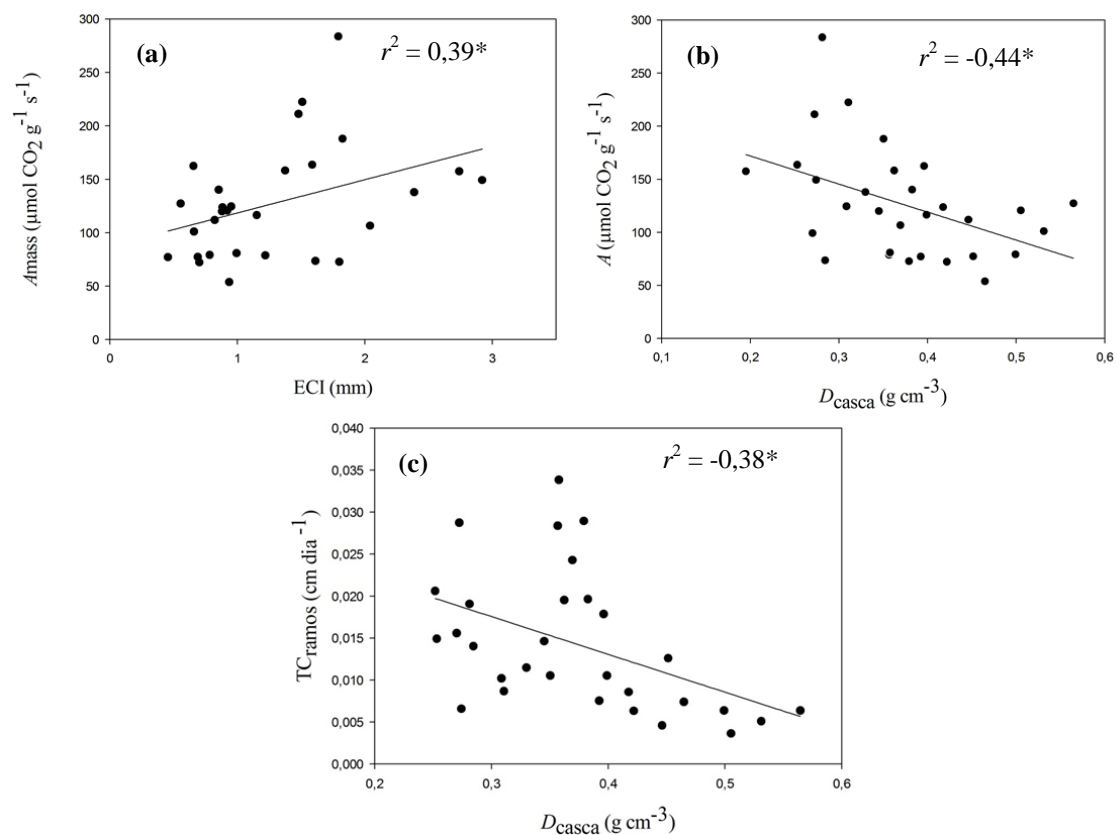


Figura 4. Correlações entre componentes estruturais da casca [espessura da casca interna (ECI) e densidade da casca (D_{casca})] e parâmetros associados ao crescimento [taxa de assimilação líquida de carbono em base de massa (A_{massa}) e taxa de crescimento de ramos (TC_{ramos})] em 31 espécies nativas do Cerrado. ns, $P > 0,05$; *, $P \leq 0,05$; **, $P \leq 0,01$.

4.3. Múltiplas relações entre as variáveis demonstram o papel da casca na manutenção de processos fisiológicos centrais

As implicações ecológicas relacionadas às variações estruturais e funcionais da casca entre espécies foram observadas através de análise multivariada em componentes principais. Os dois primeiros componentes explicaram 68% da variação total dos dados (Figura 5). O primeiro componente explicou 49% da variação total e claramente demonstra que espécies com maior ECI e menor D_{casca} foram as que tiveram a maior capacidade de armazenamento (%AC, CAC, CAM, CAF, $\Psi_{\text{folha-md}}$, $\Psi_{\text{caule-md}}$) e transporte de água (K_{caule}) e carboidratos (A_{massa}) (Figura 5). O segundo componente explicou uma variação adicional de 18% e demonstra que, ao longo desse eixo, as espécies foram principalmente separadas por componentes relacionados às variações estruturais da casca, bem como pela capacidade de transporte de água (Figura 5).

5. DISCUSSÃO

As plantas do Cerrado são constantemente expostas a duas importantes pressões seletivas (fogo e restrição hídrica), que possivelmente moldaram diversos aspectos estruturais e funcionais dessas espécies. No presente estudo, ao analisar 31 espécies nativas do Cerrado, buscou-se identificar a contribuição relativa dos diferentes componentes da casca nos processos de tolerância ao fogo, bem como na manutenção de processos fisiológicos centrais. Resultados confirmam a hipótese de que as variações estruturais da casca em plantas do Cerrado, além de ser uma resposta à pressão seletiva exercida pelo fogo, possivelmente envolve a participação dessa estrutura na regulação do status hídrico, bem como a fixação e transporte de carboidratos. Além disso, também demonstraram que as diferentes estruturas da casca podem assumir funções ecológicas contrastantes, sendo que a CE está mais diretamente associada à proteção contra o fogo, enquanto a CI se relacionou mais fortemente com a regulação do status hídrico e transporte de carboidratos.

5.1. Casca e seu papel central na proteção contra o fogo em plantas do Cerrado

A notável tolerância ao fogo das plantas que compõe o Cerrado pôde ser claramente observada no presente trabalho, uma vez que nenhum indivíduo das 31 espécies estudadas morreu após a ocorrência de queimada (Figura 2). Ao que tudo indica, essa capacidade de tolerar o fogo parece estar diretamente relacionada com aspectos estruturais da casca, mais especificamente a espessura. Com efeito, diversos estudos já demonstraram que a presença de uma casca mais espessa é um fator determinante na maior taxa de sobrevivência após o fogo em plantas do Cerrado, em comparação com espécies de outros biomas (Hoffmann *et al.* 2009; Lawes *et al.* 2013; Rosell *et al.* 2014). Esse maior investimento em casca parece ser a provável explicação para a sobrevivência das espécies aqui estudadas, uma vez que todas elas apresentaram valores de EC_{DAP} (Tabela 2) superiores ao limiar apontado como necessário para garantir a sobrevivência ao fogo tanto no Cerrado (Hoffmann *et al.* 2009), quando em outras savanas (Lawes *et al.* 2011). No entanto, apesar da ETC representar forte indicativo da tolerância ao fogo, qual componente da casca estaria mais fortemente associado a esse efeito isolante? Algumas evidências sugerem a CE, uma vez que alterações na espessura dessa estrutura parecem representar uma das principais estratégias ecológicas em resposta à pressão seletiva exercida pelo fogo (Rosell *et al.* 2017). Essas observações ajudam a explicar o maior investimento relativo em ECE em

plantas que habitam regiões sujeitas a eventos frequentes de queimadas, como as savanas, em comparação a plantas de outros biomas em que o fogo não é uma constante (Lawes *et al.* 2013; Rosell *et al.* 2014). A ausência de correlações significativas entre ECE com outras variáveis fisiológicas (Tabela 5) reforçam essas evidências, e sugerem que em plantas do Cerrado essa porção da casca provavelmente esteja mais fortemente associada na proteção contra o fogo.

5.2. Propriedades estruturais e funcionais da casca interna estão relacionadas com o transporte e armazenamento de água e carboidratos em plantas do Cerrado

Uma das nossas hipóteses de trabalho era a de que, além da pressão seletiva exercida pelo fogo, as variações estruturais da casca em plantas do Cerrado também são o reflexo de diferentes estratégias ecológicas relacionadas com a manutenção e o transporte de água. Essa hipótese parece ter sido confirmada, uma vez que diversas correlações significativas foram encontradas entre propriedades da casca com variáveis fisiológicas associadas com as relações hídricas (Figura 3 e tabela 5). Com efeito, nossa análise multivariada demonstrou que a ETC, parâmetro que esteve fortemente associado com a proteção contra o fogo, também foi capaz de captar diversas associações da casca nos processos de armazenamento e transporte de água nas plantas aqui estudadas (Tabela 5). No entanto, é importante ressaltar que quando dividimos a casca em seus componentes principais, é possível observar que todos esses processos estiveram associados apenas com a casca interna (Tabela 5). Esses resultados também confirmam nossa hipótese de que, em espécies do Cerrado, as diferentes porções da casca assumem funções ecológicas contraentes.

Dada a forte relação da casca interna com variáveis associadas com as relações hídricas, pode-se esperar que a grande variação no investimento em ECI entre as espécies estudadas (~3 vezes) (Tabelas 2 e 4) represente diferentes estratégias de conservação e uso de água. Uma dessas estratégias parece envolver o armazenamento de água, uma vez que as espécies que apresentaram os maiores valores de ECI foram as que tiveram os maiores CAC (Tabela 5). Resultados semelhantes já foram encontrados por outros trabalhos, que têm atribuído essa capacidade de armazenamento a grande quantidade de células parenquimáticas presentes na casca interna (Poorter *et al.* 2014; Rosell *et al.* 2014, 2017; Pfautsch *et al.* 2015). No entanto, esse potencial de armazenamento de água, além de ser uma função da quantidade de tecido investido (ECI), também depende das propriedades estruturais daquele tecido (densidade) (Rosell

et al. 2014). Com efeito, tecidos que apresentam menor densidade tendem a ser compostos por células com paredes celulares menos espessas, e tende a aumentar a sua capacidade de armazenamento (Poorter *et al.* 2014). Essa observação ajuda a explicar o porquê D_{casca} , dentre todas as variáveis analisadas, foi o melhor preditor da capacidade da casca em armazenar água (Figura 3 e tabela 5). Além disso, as altas correlações negativas encontradas entre D_{casca} com ECI (Figura 1), e a ausência de correlações significativas com ECE (Tabela 5), reforçam as evidências de que esse papel de armazenamento está diretamente relacionado com as propriedades da casca interna (Rosell *et al.* 2017).

As propriedades estruturais e funcionais da casca também estiveram diretamente relacionadas com a manutenção do status hídrico de outros tecidos. Com efeito, espécies que apresentaram maior capacidade de armazenar água na casca (menor D_{casca} e maior CAC), foram as que tiveram as maiores quantidades de água no caule (CAM) e em folhas (CAF) (Figuras 3 e 5, e tabela 5). Além disso, essa maior capacidade de armazenamento também esteve diretamente associada com menores variações do status hídrico foliar ($\Delta\Psi_{folha-md}$) e caulinar ($\Delta\Psi_{caule-md}$) ao longo do dia (Figura 5 e tabela 5). Esses resultados reforçam as evidências de que a água armazenada na casca pode ser utilizada para ajudar a sustentar o fluxo transpiratório tanto no curso diário, quanto ao longo de estações (Scholz *et al.* 2007; Poorter *et al.* 2014; Pfautsch *et al.* 2015). Ao que tudo indica essa troca de água entre a casca e outros tecidos é intermediada por células radiais, que formam uma ponte entre o floema e o xilema. Nesse sentido, a casca atuaria como um capacitor que, em conjunto com o troco principal, formariam grande reservatório de água (Pfautsch *et al.* 2015). No presente trabalho, essa relação parece ter sido confirmada, uma vez que as propriedades estruturais da casca e do tronco foram igualmente importantes para explicar as variações de capacitância entre as espécies (Figuras 3 e 5, Tabela 5). Como a capacitância fornece uma estimativa da quantidade de água que um determinado tecido pode armazenar (Zhang *et al.* 2013), resultados sugerem que plantas que investiram em uma casca interna mais espessa e menos densa conseguiram tamponar de forma mais efetiva as variações no teor de água em seus tecidos ao longo do dia (Figura 5).

A capacidade de evitar grandes variações no status hídrico é de vital importância para a manutenção de diversos processos fisiológicos (Pfautsch *et al.* 2016), especialmente para aquelas espécies que habitam regiões que passam por eventos periódicos de seca, como o Cerrado (Rossatto and Franco 2017). Nessas condições, caso

a água transpirada não seja rapidamente repostada, a tensão nos vasos do xilema pode aumentar de forma significativa, e pode resultar na quebra da coluna d'água, culminando na produção de bolhas de ar por cavitação (Choat *et al.* 2012; Charrier *et al.* 2016; Trueba *et al.* 2017). Como consequência, a cavitação pode induzir uma extensa falha hidráulica, reduzindo a capacidade da planta em repor a água perdida por transpiração e, assim, gerar um quadro de extrema dessecação que pode evoluir para a morte do vegetal (Adams *et al.* 2017; Grossiord *et al.* 2017). Com efeito, diversos estudos tem apontado a falha hidráulica como um dos principais determinantes da morte de espécies florestais, de tal forma que espécies menos vulneráveis à cavitação tendem a ser mais tolerantes à seca (Choat *et al.* 2012; Anderegg *et al.* 2016). Nesse sentido, a capacidade de coordenar o fluxo transpiratório com a absorção e o transporte de água entre diferentes tecidos representa fator preponderante para garantir a sobrevivência nos períodos de seca (Anderegg *et al.* 2015; Adams *et al.* 2017). No presente trabalho, essa coordenação entre demanda e suprimento de água parece ter sido encontrada. De fato, as altas correlações encontradas entre K_{caule} e CAC com D_{casca} (Figura 3 e tabela 5) sugerem que esse potencial da casca em armazenar e transportar água para o tronco representa fator determinante na manutenção da condutividade hidráulica caulinar. Esses resultados também indicam que a grande divergência na capacidade de transporte de água entre as espécies (~13 vezes) (Tabelas 2 e 4), além de envolver características do xilema, provavelmente esteve associada a ajustes morfo-anatômicos na estrutura da casca interna (floema). Quando analisados em conjunto, os dados corroboram as evidências de que a casca desempenha papel central na manutenção do transporte de água ao longo do dia (Scholz *et al.* 2007), e também sugerem que essa estrutura pode minimizar a ocorrência dos eventos de cavitação (Zwieniecki and Holbrook 2009; Nardini *et al.* 2011), especialmente em períodos de estiagem.

Além de aspectos relacionados ao transporte de água, as grandes variações de espessura e densidade da casca (Tabelas 2 e 4) também podem refletir outra importante função ecológica desempenhada por essa estrutura, o transporte de carboidratos (Liesche *et al.* 2015). De fato, a casca interna inclui o floema secundário, tecido responsável pelo transporte de carboidratos dos tecidos fotossintetizantes para o resto da planta (Rosell *et al.* 2014). No presente trabalho, a coordenação entre o potencial fotossintético e a capacidade de exportação de assimilados pode ser claramente visualizada pelas altas correlações encontradas entre ECI e D_{casca} com A (Figura 4 e tabela 5). Esses resultados sugerem que plantas com maior potencial fotossintético

devem investir em uma casca mais espessa e menos densa, características que potencializam a capacidade de exportação de moléculas. A sincronização entre esses processos é fundamental, uma vez que o excesso de carboidratos em tecidos fonte pode culminar na retroinibição do processo fotossintético e, conseqüentemente, comprometer o crescimento (Scafaro *et al.* 2017). As altas correlações negativas encontradas entre TC_{ramos} com D_{casca} (Figura) reforçam a ocorrência dessa sincronização e sugerem que a estrutura da casca em plantas do Cerrado também reflete a variação nas demandas metabólicas entre as espécies estudadas.

6. CONCLUSÕES

Os resultados encontrados no presente trabalho fornecem uma nova perspectiva sobre as implicações ecológicas das variações estruturais e funcionais da casca em espécies do Cerrado. Com efeito, demonstrando que alterações nas propriedades da casca resultam da combinação entre as pressões seletivas exercidas pelo fogo e pela variação na disponibilidade hídrica. Além disso, também foi demonstrado que diferentes porções da casca são capazes de desempenhar diferentes funções ecológicas, sendo que a casca externa está mais diretamente relacionada ao papel isolante contra o fogo, enquanto a casca interna é moldada principalmente pela necessidade de armazenamento e transporte de água e fotoassimilados. Dessa forma, o presente trabalho aumenta de forma significativa o conhecimento sobre a ecofisiologia das plantas que compõe um dos maiores e mais diversos biomas brasileiros.

7. REFERÊNCIAS

Adams HD, Zeppel MJB, Anderegg WRL, et al. 2017. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nature Ecology & Evolution*.

Anderegg WRL, Flint A, Huang C, et al. 2015. Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage. *Nature Geoscience* **8**: 367–371.

Anderegg WRL, Klein T, Bartlett M, et al. 2016. Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **113**: 5024–5029.

Brown CJ, O'Connor MI, Poloczanska ES, et al. 2016. Ecological and methodological drivers of species' distribution and phenology responses to climate

change. *Global Change Biology* **22**: 1548–1560.

Charrier G, Torres-Ruiz JM, Badel E, et al. 2016. Evidence for Hydraulic Vulnerability Segmentation and Lack of Xylem Refilling under Tension. *Plant Physiology* **172**: 1657–1668.

Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, et al. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*: 4–8.

Flexas J, Diaz-Espejo A, Gago J, et al. 2014. Photosynthetic limitations in Mediterranean plants: A review. *Environmental and Experimental Botany* **103**: 12–23.

van Gelder HA, Poorter L, Sterck FJ, et al. 2006. Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist* **171**: 367–378.

Graves SJ, Rifai SW, Putz FE. 2014. Outer bark thickness decreases more with height on stems of fire-resistant than fire-sensitive Floridian oaks (*Quercus* spp.; Fagaceae). *American Journal of Botany* **101**: 2183–2188.

Grossiord C, Sevanto S, Adams HD, et al. 2017. Precipitation, not air temperature, drives functional responses of trees in semi-arid ecosystems. *Journal of Ecology* **105**: 163–175.

Hoffmann WA, Adasme R, Haridasan M, et al. 2009. Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna-forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology* **90**: 1326–1337.

Hoffmann WA, Geiger EL, Gotsch SG, et al. 2012. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: How plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology Letters* **15**: 759–768.

INMET, 2018. Instituto Nacional de Meteorologia. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento.

Lawes MJ, Adie H, Russell-Smith J, Murphy B, Midgley JJ. 2011. How do small savanna trees avoid stem mortality by fire? the roles of stem diameter, height and bark thickness. *Ecosphere* **2**: 1–13.

Lawes MJ, Midgley JJ, Clarke PJ. 2013. Costs and benefits of relative bark thickness in relation to fire damage: A savanna/forest contrast. *Journal of Ecology* **101**: 517–524.

Liesche J, Windt C, Bohr T, Schulz A, Jensen KH. 2015. Slower phloem transport in gymnosperm trees can be attributed to higher sieve element resistance. *Tree Physiology* **35**: 376–386.

Lu X, Wang YP, Wright IJ, Reich PB, Shi Z, Dai Y. 2017. Incorporation of plant traits in a land surface model helps explain the global biogeographical distribution of

- major forest functional types. *Global Ecology and Biogeography* **26**: 304–317.
- Markestijn L, Poorter L, Paz H, Sack L, Bongers F. 2011.** Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is. *Environment*: 137–148.
- Mason Earles J, Sperling O, Silva LCR, et al. 2016.** Bark water uptake promotes localized hydraulic recovery in coastal redwood crown. *Plant, Cell and Environment* **39**: 320–328.
- Mcculloh KA, Johnson DM, Meinzer FC, Woodruff DR. 2014.** The dynamic pipeline: Hydraulic capacitance and xylem hydraulic safety in four tall conifer species. *Plant, Cell and Environment* **37**: 1171–1183.
- Nardini A, Lo Gullo MA, Salleo S. 2011.** Refilling embolized xylem conduits: Is it a matter of phloem unloading? *Plant Science* **180**: 604–611.
- Nobre C, Lapola D, Sampaio G, Salazar LF, Cardoso M, Oyama M. 2007.** Relatório No . 6 Mudanças Climáticas e possíveis alterações nos Biomas da América do Sul. : 29.
- O'Brien MJ, Engelbrecht BMJ, Joswig J, et al. 2017.** A synthesis of tree functional traits related to drought-induced mortality in forests across climatic zones. *Journal of Applied Ecology*.
- Pausas JG. 2015a.** Evolutionary fire ecology: Lessons learned from pines. *Trends in Plant Science* **20**: 318–324.
- Pausas JG. 2015b.** Bark thickness and fire regime. *Functional Ecology* **29**: 315–327.
- Pellegrini AFA, Anderegg WRL, Paine CET, et al. 2017.** Convergence of bark investment according to fire and climate structures ecosystem vulnerability to future change. *Ecology Letters* **20**: 307–316.
- Pellissier L, Bråthen KA, Vittoz P, et al. 2013.** Thermal niches are more conserved at cold than warm limits in arctic-alpine plant species. *Global Ecology and Biogeography* **22**: 933–941.
- Pfautsch S, Harbusch M, Wesolowski A, et al. 2016.** Climate determines vascular traits in the ecologically diverse genus Eucalyptus. *Ecology Letters* **19**: 240–248.
- Pfautsch S, Renard J, Tjoelker MG, Salih A. 2015.** Phloem as Capacitor: Radial Transfer of Water into Xylem of Tree Stems Occurs via Symplastic Transport in Ray Parenchyma. *Plant Physiology* **167**: 963–971.
- Poorter L, Bongers F. 2006.** Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* **87**: 1733–1743.
- Poorter L, Mcneil A, Hurtado VH, Prins HHT, Putz FE. 2014.** Bark traits and life-

history strategies of tropical dry- and moist forest trees. *Functional Ecology* **28**: 232–242.

Rosell JA. 2016. Bark thickness across the angiosperms: More than just fire. *New Phytologist* **211**: 90–102.

Rosell JA, Gleason S, Méndez-Alonzo R, Chang Y, Westoby M. 2014. Bark functional ecology: Evidence for tradeoffs, functional coordination, and environment producing bark diversity. *New Phytologist* **201**: 486–497.

Rosell JA, Olson ME, Anfodillo T, Martínez-Méndez N. 2017. Exploring the bark thickness–stem diameter relationship: clues from lianas, successive cambia, monocots and gymnosperms. *New Phytologist* **215**: 569–581.

Rossatto DR, Franco AC. 2017. Expanding our understanding of leaf functional syndromes in savanna systems: the role of plant growth form. *Oecologia* **183**: 953–962.

Sakschewski B, von Bloh W, Boit A, et al. 2015. Leaf and stem economics spectra drive diversity of functional plant traits in a dynamic global vegetation model. *Global Change Biology* **21**: 2711–2725.

Santiago LS, Pivovarov AL, Sack L, Santiago LS. 2014. Coordination of stem and leaf hydraulic conductance in southern California shrubs: A test of the hydraulic segmentation ... Coordination of stem and leaf hydraulic conductance in southern California shrubs: a test of the hydraulic segmentation hypothesis. *New Phytologist* **203**.

Scafaro AP, Xiang S, Long BM, et al. 2017. Strong thermal acclimation of photosynthesis in tropical and temperate wet-forest tree species: the importance of altered Rubisco content. *Global Change Biology* **23**: 2783–2800.

Schafer JL, Breslow BP, Hohmann MG, Hoffmann WA. 2015. Relative bark thickness is correlated with tree species distributions along a fire frequency gradient. *Fire Ecology* **11**: 74–87.

Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC, Miralles-Wilhelm F. 2007. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. *Plant, Cell and Environment* **30**: 236–248.

Silva PEM, Cavatte PC, Morais LE, Medina EF, DaMatta FM. 2013. The functional divergence of biomass partitioning, carbon gain and water use in *Coffea canephora* in response to the water supply: Implications for breeding aimed at improving drought tolerance. *Environmental and Experimental Botany* **87**: 49–57.

Torres-Ruiz JM, Cochard H, Mayr S, et al. 2014. Vulnerability to cavitation in *Olea europaea* current-year shoots: Further evidence of an open-vessel artifact associated

with centrifuge and air-injection techniques. *Physiologia Plantarum* **152**: 465–474.

Trueba S, Pouteau R, Lens F, et al. 2017. Vulnerability to xylem embolism as a major correlate of the environmental distribution of rain forest species on a tropical island. *Plant Cell and Environment* **40**: 277–289.

Zhang YJ, Meinzer FC, Qi JH, Goldstein G, Cao KF. 2013. Midday stomatal conductance is more related to stem rather than leaf water status in subtropical deciduous and evergreen broadleaf trees. *Plant, Cell and Environment* **36**: 149–158.

Zwieniecki MA, Holbrook NM. 2009. Confronting Maxwell's demon: biophysics of xylem embolism repair. *Trends in Plant Science* **14**: 530–534.