CLEITON BREDER ELLER

"A IMPORTÂNCIA DA NEBLINA NAS RELAÇÕES HÍDRICAS E NO DESEMPENHO ECOFISIOLÓGICO DE *DRIMYS BRASILIENSIS* MIERS (WINTERACEAE)"

CAMPINAS
2012

SECRETARIA
DE
PÓS-GRADUAÇÃO
I. B.

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

CLEITON BREDER ELLER

"A IMPORTÂNCIA DA NEBLINA NAS RELAÇÕES HÍDRICAS E NO DESEMPENHO ECOFISIOLÓGICO DE *DRIMYS BRASILIENSIS* MIERS (WINTERACEAE)"

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a) Cleiton Breder Eller
Rafael S. Oliveira
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia para obtenção do Título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr Rafael Silva Oliveira

CAMPINAS,
2012

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA POR
ROBERTA CRISTINA DAL' EVEDOVE TARTAROTTI – CRB8/7430
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

EL54i

Eller, Cleiton Breder, 1986-
A importância da neblina nas relações hídricas e no desempenho ecofisiológico de *Drimys brasiliensis* Miers (Winteraceae) / Cleiton Breder Eller. – Campinas, SP: [s.n.], 2012.

Orientador: Rafael Silva Oliveira.
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Neblina. 2. Plantas - Relações hídricas. 3. Redistribuição hidráulica. 4. Ecofisiologia. 5. Floresta nebular. I. Oliveira, Rafael Silva, 1974-. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em Inglês: The role of fog in the water relations and ecophysiological performance of *Drimys brasiliensis* Miers (Winteraceae)
Palavras-chave em Inglês:
Fog
Water relations
Hydraulic redistribution
Ecophysiology
Cloud forests
Área de concentração: Ecologia
Titulação: Mestre em Ecologia
Banca examinadora:
Rafael Silva Oliveira [Orientador]
Simone Aparecida Vieira
Bruno Henrique Pimentel Rosado
Data da defesa: 26-06-2012
Programa de Pós Graduação: Ecologia

Campinas, 26 de junho de 2012

BANCA EXAMINADORA

Prof Dr Rafael Silva Oliveira (Orientador)

Assinatura

Prof[a] Dr[a] Simone Aparecida Vieira

Assinatura

Dr Bruno Henrique Pimentel Rosado

Assinatura

Dr Ricardo Augusto Gorne Viani

Assinatura

Prof[a] Dr[a] Cláudia Regina Baptista Haddad

Assinatura

SUMÁRIO

Agradecimentos.....1

Resumo.....2

Abstract.....4

Lista de Abreviaturas.....6

Lista de Figuras.....7

1. Introdução.....12

2. Material e métodos.....17

2.1. Observações de campo.....17

2.1.1. Área de estudo.....17

2.1.2. Variáveis abióticas.....18

2.1.3. Fluxo de seiva.....19

2.2. Experimentos em casa de vegetação.....21

2.2.1. Desenho experimental.....21

2.2.2. Variáveis abióticas.....23

2.2.3. Fluxo de seiva.....23

2.2.4. Medidas Ecofisiológicas.....24

2.2.5. Segundo Experimento.....25

2.3. Análise de dados.....26

3. Resultados.....29

3.1. Fluxo de seiva.....29

3.2. Água no solo.....38

3.3. Desempenho ecofisiológico.....40

4. Discussão.....45

4.1. Importância da neblina nas relações hídricas de *D. brasiliensis*.....45

4.2. Consequências ecofisiológicas.....52

5. Conclusão.....56

6. Referências bibliográficas.....58

Agradecimentos

Agradeço ao meu orientador professor Rafael Silva Oliveira pelos ensinamentos, apoio e amizade. Agradeço a todos os meus colegas do Laboratório de Ecologia Funcional e do departamento de botânica que me ajudaram de diversas formas durante todo o processo de elaboração da tese. Agradeço ao professor Stephen Burgess pelo apoio quando estive na *University of Western Australia* a pela ajuda com os dados de fluxo de seiva.

Agradeço ao Prof. Paulo Mazzafera e ao Prof. Marcelo Menossi pelo empréstimo do IRGA e ao Luciano Pereira pela ajuda durante o experimento em casa de vegetação. Agradeço a Célia Serrano, diretora do Parque Estadual de Campos de Jordão e a todos os funcionários do parque que foram sempre extremamente prestativos. Agradeço a Umberto Bonini, proprietário da fazenda Céu estrelado que permitiu que realizássemos o monitoramento de fluxo de seiva de árvores em sua propriedade. Agradeço ao Instituto Nacional de Meteorologia pela cessão de dados metereológicos.

Agradeço a Prof.ª Drª Simone Aparecida Vieira, a Prof.ª Drª Lúcia Rebello Dillenburg, ao Dr. Bruno Henrique Pimentel Rosado, a Prof.ª Drª Cláudia Regina Baptista Haddad e ao Dr. Ricardo Augusto Gome Viani por terem aceitado participar da pré-banca e banca. Agradeço ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e a Coordenadoria de Pós-Graduação, em especial a Maria Célia Duarte Pio e aos funcionários da coordenadoria de Pós-Graduação por terem sido sempre extremamente prestativos. Agradeço a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa.

Eller, Cleiton Breder. A importância da neblina nas relações hídricas e no desempenho ecofisiológico de *Drimys brasiliensis* Miers (Winteraceae). Campinas: Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 2012. Dissertação de Mestrado.

Resumo

Florestas nebulares são ecossistemas importantes devido a sua alta biodiversidade, alta taxa de endemismo e funções ecossistêmicas. Plantas de florestas nebulares são constantemente expostas a eventos de neblina, entretanto as consequências ecofisiológicas dessa interação entre vegetação e neblina ainda não estão completamente elucidadas. Em nosso estudo pretendemos investigar como eventos de neblina influenciam as relações hídricas de *Drimys brasiliensis*, mediante a avaliação das respostas do fluxo de seiva do xilema das plantas em condições de campo e casa de vegetação. Nós também avaliamos as consequências ecofisiológicas da neblina sob condições de escassez de água no solo em experimentos com plantas em casa de vegetação. *D. brasiliensis* apresentou reversões no fluxo de seiva de alta magnitude (de até 26% da taxa transpiratória diurna máxima) no tronco e na raiz durante eventos de neblina. A frequência e magnitude dos fluxos reversos foram influenciadas pelo conteúdo volumétrico de água no solo. Durante o experimento em casa de vegetação, nebulizações noturnas mantiveram a água no solo e o potencial hídrico das plantas constantes ao longo do experimento mesmo sem irrigação no solo. As plantas nebulizadas também apresentaram maiores taxas de assimilação de carbono, condutância estomática e sobrevivência do que plantas que não foram nebulizadas, embora não tenhamos observado diferenças em taxas de crescimento entre os tratamentos. Nossos

resultados sugerem que eventos de neblina são importantes para manutenção do desempenho ecofisiológico e sobrevivência de *D. brasiliensis* durante períodos de seca. Essa importância pode ser atribuída à capacidade de *D. brasiliensis* de usar a água da neblina não apenas para reidratar seus tecidos, mas também redistribuindo a água para a rizosfera. Esse processo de redistribuição pode ser importante em ecossistemas frequentemente expostos à neblina, porém mais estudos são necessários para avaliar sua ocorrência em outras espécies, assim como suas consequências ecológicas.

Palavra-chave: Drimys brasiliensis, neblina, relações hídricas, redistribuição hidráulica, ecofisiologia, florestas nebulares, fluxo de seiva.

Eller, Cleiton Breder. The role of fog in the water relations and ecophysiological performance of *Drimys brasiliensis* Miers (Winteraceae). Campinas: Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 2012. Master's dissertation.

Abstract

Cloud forests are considered important ecosystems due to its high biodiversity, endemism levels and ecosystem functions. Cloud forests vegetation is often subjected to fog, however the physiological processes that determines how the vegetation interacts with the fog are still not clearly understood. In this study we investigate how fog events can affect the water relations of *Drimys brasiliensis*, focusing on the xylem sap flow dynamics in plants at field and greenhouse conditions. We also evaluate the ecophysiological importance of fog during drought periods with greenhouse experiments. *D. brasiliensis* showed high magnitude reversals of sap flow (up to 26% of the maximum diurnal sap flow rate) on the roots and stem during fog events. The frequency and magnitude of reversals were influenced by the soil volumetric water content. During the greenhouse experiment overnight nebulizations led to maintenance in the soil volumetric water content and plant water status. The fogged plants also showed higher assimilation rates, stomatal conductance and survivability than plants that were not subjected to fog, however we didn't found any difference in the growth rates between the treatments. Our result suggests that fog is important to the maintenance of ecophysiological performance and survival of *D. brasiliensis* during drought periods. This importance may be attributed to *D. brasiliensis* capacity to use fog water to rehydrate its tissues and also redistribute the water all the way to the rizosphere. This hydraulic

redistribution process can be important in ecosystems subjected to frequent fog events; however more studies are necessary to evaluate the occurrence of this process in other species and its ecological consequences.

Keywords: Drimys brasiliensis, fog, water relations, hydraulic redistribution, ecophysiology, cloud forests, sap flow.

Lista de Abreviaturas:

A_{max}: Taxa de Assimilação líquida máxima (μmol.$m^{-2}s^{-1}$ de CO_2)

E: Taxa de Transpiração (mmol.$m^{-2}s^{-1}$)

VWC: Conteúdo volumétrico de água no solo (*Volumetric water content*) (cm^3cm^{-3})

gs_{max}: Condutância estomática máxima (mol.$m^{-2}s^{-1}$ de H_2O)

gt: Condutância total da copa da planta (V/VPD)

ΔH: Diferença entre altura final e inicial (*Height)* (%)

ΔLA: Diferença entre a área foliar total final e inicial (*Leaf area*) (%)

LW: Molhabilidade foliar (*Leaf Wetness*) (%)

V: Velocidade do pulso de calor (*Heat pulse velocity*) (cm h^{-1} antes de serem relativizados em função do máximo; % após a relativização).

VPD: Déficit de pressão de vapor (*Vapour pressure deficit*) (KPa)

WUE: Eficiência do uso de água (*Water use efficiency*: A/E)

ΔSD: Diferença entre diâmetro do caule final e inicial (*stem diameter*) (%)

ΨPD: Potencial hídrico foliar antes do amanhecer (*pre-dawn*: PD) (MPa)

Lista de Figuras:

1. Precipitação total mensal e déficit de pressão de vapor (VPD) médio mensal no município de Campos de Jordão de Janeiro de 2009 até Novembro de 2011. Os dados foram coletados em uma estação meteorológica do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) localizada a 1642 metros de altura (-22^{0}69'N, -45^{0}52'W).....29

2. Efeito da neblina no fluxo de seiva de indivíduos jovens e adultos de *D. brasiliensis.* a) Fluxo de seiva em troncos e raízes de *D. brasiliensis* adultos no campo durante a estação seca (21 a 24 de Julho de 2011). Os valores são a média do fluxo de seiva de quatro troncos e três raízes de diferentes indivíduos. A barra cinza representa o período de neblina, inferido pelos dados micrometeorológicos. b) Variação de condições micrometeorológicas durante o período em que os dados de fluxo de seiva foram coletados. Condições de alta umidade atmosférica, indicado pelo déficit de pressão de vapor (VPD) próximo de zero e folhas molhadas, indicado pelos valores altos de molhabilidade foliar (LW) e ausência de chuva (dados não mostrados) indicam eventos de neblina. c) Fluxo de seiva de dois indivíduos jovens de *D. brasiliensis* do quarto ao nono dia do primeiro experimento em casa de vegetação. As barras cinza representam os períodos nos quais as plantas eram submetidas à nebulização. d) Variação de condições micrometeorológicas durante do quarto ao nono dia do primeiro experimento. Durante as nebulizações o valor de VPD é zero e LW atinge 100%, indicando que nossa câmara de nebulização conseguiu simular efetivamente as condições de neblina no campo.....31

3. Relação entre fluxo de seiva noturno (V) (2300-0500) e conteúdo volumétrico de água no solo (VWC) durante eventos de noturnos de neblina. Os dados de V são provenientes de um único individuo de *D. brasiliensis* durante o final da estação seca e início da estação chuvosa. A relação entre as variáveis é melhor descrita por uma regressão linear segmentada (R^2= 0,66) com um ponto de quebra (representado pela linha vertical pontilhada) no valor 0,1281 cm^3cm^{-3}de VWC. Notar a correlação entre V e VWC quando o

VWC é menor do que o ponto de quebra e a ausência de correlação entre as variáveis quando VWC é maior do que o ponto de quebra.....33

4. Padrões de uso de água de um individuo de *D. brasiliensis* em um mata nebular no PECJ em períodos com conteúdo de água no solo contrastantes. a) Fluxo de seiva no tronco de um individuo de *D. brasiliensis* durante o final da estação seca (23 a 26 de setembro de 2011). Durante esse período o conteúdo volumétrico de água no solo (VWC) sempre foi menor do que 0,124 cm^3cm^{-3} (média de 0,092 cm^3cm^{-3}) e não ocorreram eventos de chuva significativos (capazes de alterar consideravelmente o VWC do solo superficial) por 23 dias. As barras cinza representam períodos com eventos de neblina. b) Condições micrometeorológicas durante o período em que os dados de fluxo de seiva foram coletados (Molhabilidade foliar (LW); Déficit de pressão de vapor (VPD) e conteúdo volumétrico de água no solo (VWC)). c) Fluxo de seiva no tronco do mesmo individuo durante o início da estação chuvosa (20 a 23 de outubro de 2011). Durante esse período o VWC sempre foi maior do que 0,187 cm^3cm^{-3} (média de 0,195 cm^3cm^{-3}). Entre esse período e o período anterior houve vários eventos de chuva. As barras cinza representam períodos com eventos de neblina. d) Variação de condições micrometeorológicas durante o período em que os dados de fluxo de seiva foram coletados.....34

5. Padrões de transpiração noturna de um indivíduo de *D. brasiliensis* no campo. Nós usamos apenas os valores de fluxo de seiva do caule para essa análise, pois o fluxo de seiva da raiz não necessariamente reflete a transpiração noturna da planta, uma vez que essa pode estar envolvida em processos de redistribuição hidráulica entre camadas do solo. Os valores de fluxo de seiva foram coletados entre 2300 e 0500, nós evitamos os horários próximos ao pôr do sol, a fim de evitar que os valores de fluxo de seiva noturno (V) refletissem o processo de reabastecimento dos tecidos da planta. a) Relação entre V noturno e déficit de pressão de vapor (VPD) em noites sem neblina durante um período de alto conteúdo volumétrico de água no solo (VWC) (média de 0,195 cm^3cm^{-3}) e um período de

baixo VWC (média de 0,092 cm^3cm^{-3}). VPD e V foram linearmente correlacionados em ambas as situações (*Pearson's product moment correlation*: p<0,05), entretanto a relação entre VPD e V foi mais forte durante as noites com alto VWC. b) Relação entre condutância da copa noturna (gt) e VWC em noites sem neblina. A relação entre as variáveis pode ser descrita por uma regressão exponencial (linha preta).....35

6. Média do uso de água em quatro indivíduos de *D. brasiliensis* em dias com diferentes condições meteorológicas: com alto déficit de pressão de vapor (VPD) (média de 2,33 KPa com desvio padrão de 0,47), baixo VPD (média de 0,63KPa e com desvio padrão de 0,19), eventos curtos de neblina (eventos de neblina com 2-3h de duração) e eventos longos de neblina (evento de neblina com 7-10h de duração). Todas as condições meteorológicas diferiram significativamente entre si (ANOVA de medidas repetidas: F=643,951; GL=3; p<0,05; *post-hoc* Fisher's LSD: Todas as condições p<0,05). As colunas cinza representam a média, as barras pretas representam o desvio padrão e letras diferentes indicam p<0,05 no teste *post-hoc*. Nós usamos dados de três dias diferentes para cada condição meteorológica (exceto para dias com eventos longos de neblina, no qual usamos apenas dois dias). Os valores foram relativizados em função do dia com o maior uso de água. Apenas os valores de sensores no tronco entre 0700 e 1700 h foram usados para calcular o total de água usado durante o dia.....37

7. Efeito dos tratamentos na água no solo. a) Dados de conteúdo volumétrico de água no solo (VWC) de uma planta do tratamento com neblina e uma planta do tratamento de seca durante o primeiro experimento de casa de vegetação. Cada ponto é a média aritmética dos valores de dez dias e as barras representam o desvio padrão (na maioria dos pontos o desvio padrão é pequeno demais para ser observado no gráfico) b) Potencial hídrico antes do amanhecer (ΨPD) durante o segundo experimento em casa de vegetação. Os pontos são as médias aritméticas de cada tratamento e as barras representam o desvio padrão. O asterisco (*) indica p<0,05 no teste *post-hoc*. O número de amostras do tratamento com neblina e controle é três, o número de amostras para o tratamento de seca é seis. c) Relação entre

ΨPD e VWC nos tratamentos de neblina e seca. Cada ponto é a média de medidas feitas em todas as plantas de cada tratamento, ao longo do primeiro e do segundo experimento. A linha contínua representa uma regressão quadrática entre as variáveis do tratamento seca, a linha tracejada representa o intervalo de confiança (95%). Existe uma forte (R^2=0,76) correlação não linear entre VWC e ΨPD para as plantas não nebulizadas (tratamento seca). Não existe correlação nenhuma entre VWC e ΨPD para as plantas do tratamento com neblina.....39

8. Efeito da neblina na manutenção das trocas gasosas de *D. brasiliensis* ao longo do primeiro experimento em casa de vegetação. O número de amostras para todos os gráficos de trocas gasosas é quatro (exceto para o tratamento de seca, no qual o número amostral é três). a) Taxa de assimilação máxima (A_{max}) ao longo do primeiro experimento. Os pontos são as médias aritméticas de cada tratamento e as barras representam o desvio padrão. Letras diferentes indicam p<0,05 no teste post-hoc, o asterisco (*) representa p=0,068. (nem todas as diferenças encontradas no teste post-hoc estão representadas no gráfico, maiores informações no texto). b) Condutância estomática máxima (gsmax) ao longo do primeiro experimento. Letras diferentes indicam p<0,05 no teste *post-hoc*. c) Eficiência de uso de água (WUE) ao longo do primeiro experimento d) Déficit de pressão de vapor (VPD) durante o primeiro experimento. Os pontos são a média aritmética de 10 dias e as barras o desvio padrão. Os dados são provenientes de um sensor que registrava a umidade e temperatura do ar dentro da casa de vegetação a cada 30 minutos.....42

9. Crescimento e sobrevivência de *D. brasiliensis* no primeiro experimento em casa de vegetação. Todas as medidas de crescimento foram relativizadas em função do valor inicial, a fim de facilitar a comparação de crescimento entre indivíduos com diferentes tamanhos iniciais. O número amostral foi quatro para todos os tratamentos. a) Diferença entre altura inicial e final (ΔH) entre os tratamentos. O quadrado dentro do Box-plot representa à mediana, a área ao redor da mediana representa 25-75% dos percentis, e as barras verticais representam a amplitude da distribuição. Valores negativos indicam que a planta terminou

o experimento com uma altura menor do que começou (devido ao ressecamento e perda dos galhos mais finos). b) Diferença de diâmetro basal inicial e final (ΔDB) entre os tratamentos. Valores negativos indicam menor diâmetro final do que o inicial (possivelmente devido à perda de água no tronco causado pelo ressecamento). c) Diferença entre a área foliar inicial e final (ΔLA) entre os tratamentos. Valores negativos indica perda de folhas. d) Taxa de sobrevivência das plantas ao longo do experimento.....44

1. INTRODUÇÃO

A disponibilidade de água é um dos principais fatores que influenciam a composição e o funcionamento de comunidades vegetais. Essa influência se deve ao papel da água em diversos processos fisiológicos e bioquímicos essenciais para o funcionamento da planta (Lambers *et al.* 2008). Além disso, plantas terrestres necessitam de uma grande quantidade de água diariamente uma vez que a maior parte absorvida pela planta é perdida pela transpiração. A transpiração é uma consequência da fotossíntese, uma vez que a abertura dos estômatos para assimilação de carbono causa a maior parte de perda de água na folha, o que por sua vez impulsiona o fluxo transpiratório (Lambers *et al.* 2008).

Devido a essa importância da água na fisiologia da planta e a associação existente entre o ciclo da água e do carbono, a disponibilidade de água é o principal fator limitante para a produtividade da maior parte dos ecossistemas terrestres (Churkina & Running 1999). Além disso, períodos de seca são uma das principais causas de mortalidade em diversos tipos de vegetação (Allen *et al.* 2010; McDowell *et al.* 2008), inclusive na vegetação de florestas tropicais, que frequentemente são consideradas úmidas (Williamson *et al.* 2000; Van Nieewstadt & Sheil 2005). Segundo McDowell (2008), os principais mecanismos que podem levar plantas a morte durante secas são: Falhas no sistema hidráulico da planta, escassez de carbono e agentes bióticos. Falhas no sistema hidráulico da planta são causadas pelo rompimento da coluna de água dentro do xilema da planta o que leva a cavitação (entrada de ar e formação de bolhas dentro dos vasos de xilema da planta). A cavitação dificulta o transporte de água e nutrientes da raiz para as folhas da planta, o que pode

resultar na morte da planta por desidratação celular. A escassez de carbono ocorre quando a planta diminui sua transpiração em resposta à seca, isso diminui a chance de falhas em seu sistema hidráulico, entretanto diminui também a capacidade de assimilação de carbono da planta. Eventualmente isso pode resultar na morte da planta, devido à falta de energia para manter atividades metabólicas essenciais. Agentes bióticos como patógenos e insetos, podem amplificar o efeito dos mecanismos já citados.

Para evitar ou tolerar os efeitos deletérios da seca, plantas podem apresentar uma grande diversidade em seus modos de aquisição e uso de água. Algumas plantas possuem mecanismos fisiológicos que aumentam sua eficiência de uso de água (WUE), como por exemplo, plantas com metabolismo fotossintético do tipo CAM (Cushman 2001). Outras plantas podem apresentar sistemas hidráulicos resistentes à cavitação (Maherali *et al.* 2004), o que permite que elas mantenham a transpiração e assimilação de carbono mesmo durante períodos de baixa disponibilidade hídrica. Algumas plantas podem ainda apresentar outros tipos de características funcionais que permitem que elas utilizem fontes de água que não estão prontamente disponíveis para outras plantas (que não apresentem tais características), como por exemplo, plantas que possuem raízes que alcançam as camadas mais profundas do solo (Nepstad *et al.* 1994). Outro exemplo são plantas que conseguem absorver água diretamente por suas folhas como *Sequoia sempervirens* (Burgess & Dawson 2004; Simonin *et al.* 2009). Estudos mostram que a absorção foliar de água pode ser uma fonte essencial de água para as plantas durante períodos de baixa disponibilidade hídrica no solo (Oliveira *et al.* 2005). Além disso, esse mecanismo pode trazer diversos benefícios ecofisiológicos para as plantas, como aumento dos status hídrico (Breshears *et al.* 2008),

aumento das taxa de trocas gasosas (Simonin *et al.* 2009) e mesmo aumento no crescimento (Boucher *et al.* 1995) e sobrevivência de plantas (Stone *et al.* 1956). Devido a esses benefícios, a absorção foliar de água pode ser um mecanismo importante e comum em plantas de ambientes com sazonalidade de precipitação e expostos frequentemente a eventos que molhem as folhas das plantas, mas não molhe o solo o suficiente para aumentar significativamente a disponibilidade de água neste para a planta, como neblina, orvalho e chuvas finas.

Florestas nebulares tropicais são ecossistemas caracterizados por uma exposição frequente a eventos de neblina (Hamilton *et al.* 1995). Os parâmetros comumente utilizados para definir a ocorrência de um evento de neblina são o limite de visibilidade horizontal (<1000m) e o tamanho das partículas em suspensão (geralmente <40μm) (Frumau *et al*. 2011; Scholl *et al.* 2011). A neblina que ocorre nesses ecossistemas pode ter diversas origens como: origem orográfica (quando massas de ar quente e úmido se elevam e esfriam devido à topografia), marítima (quando massas de ar quente e úmidas se movem sobre a água fria do oceano), radiação (quando ar úmido se resfria abaixo do ponto de orvalho), entre outras (Scholl *et al.* 2011). Florestas nebulares são ecossistemas importantes, pois apresentam alta biodiversidade e possuem um alto grau de endemismo (Bruijnzeel *et al.* 2010). Além disso, florestas nebulares prestam importantes serviços ecossistêmicos. Serviços ecossistêmicos representam os benefícios que podem ser usufruídos por populações humanas que são derivados, direta ou indiretamente, de processos ecossistêmicos (Costanza *et al* 1997) Florestas nebulares são consideradas importantes no ciclo hidrológico regional, devido ao seu papel no aumento do volume de vazão dos rios

(devido à interceptação de neblina e baixas taxas transpiratórias) (Zadroga 1981; Brown *et al.* 1996), e na prevenção de erosão e deslizamentos superficiais (Sidle *et al.* 2006).

Ambientes de altitude tropicais podem ser ambientes relativamente áridos, devido à altas taxas de transpiração potencial (Leuschner 2000). Além disso, florestas tropicais nebulares podem existir em ambientes com taxas de precipitação anuais relativamente baixas (alcançando valores tão baixos quanto 600 mm por ano; Jarvis & Mulligan 2011). Tais fatores associados à sazonalidade de precipitação que é comum em ecossistemas tropicais (Nepstad *et al.* 1994; Chu 1989) podem tornar a absorção foliar direta de água uma estratégia de aquisição de recursos importante (pelo menos em determinados períodos de baixa precipitação) nesses ecossistemas. Embora estudos já tenham demonstrado que a neblina pode representar uma entrada de água considerável nesses ecossistemas (Bruijnzeel & Proctor 1995; Delay & Giambelluca 2010) poucos estudos investigam a importância ecológica que a absorção foliar direta de água pode ter para a vegetação desses ecossistemas, e como esse processo pode afetar o balanço hídrico de floresta nebulares.

Lima (2010) demonstrou que algumas espécies de florestas tropicais nebulares podem absorver água por suas folhas e essa água absorvida pode influenciar o desempenho ecofisiológico de algumas das espécies durante períodos de seca no solo. Lima (2010) ainda observou que nebulizações podiam afetar o fluxo de seiva de plantas jovens durante experimento em casa de vegetação. Outros estudos (Nadezhdina *et al.* 2010; Burgess & Dawson 2004) realizados com espécies de climas temperados também verificaram a existência de um mecanismo de redistribuição hidráulica da água da neblina absorvida pela

planta em direção ao solo. O termo redistribuição hidráulica normalmente se refere ao movimento passivo de água através das raízes da planta de regiões de solo com maior disponibilidade de água para regiões de menor disponibilidade (Richards & Caldwell 1987; Burgess *et al.* 1998). Diversos estudos mostram que tal fenômeno ocorre em espécies de diversos ecossistemas (Richards & Caldwell 1987; Oliveira *et al.* 2005; Nadezhdina *et al.* 2010) e pode possuir importantes papéis ecológicos (Dawson 1993; Lee *et al.* 2001). Em nosso estudo pretendemos aumentar o conhecimento atual sobre esse processo de redistribuição hidráulica de água da neblina em uma espécie bastante comum em florestas tropicais nebulares brasileiras, *Drimys brasiliensis* Miers (Meireles *et al.* 2008). Nós investigamos a ocorrência desse processo de redistribuição hidráulica de neblina em plantas adultas em situações de campo, bem como investigamos os possíveis fatores abióticos controladores desse processo. Nós também investigamos os efeitos da neblina no uso de água diurno e noturno e no desempenho ecofisiológico de *D. brasiliensis,* nos focando principalmente nos padrões de fluxo de seiva das plantas.

As hipóteses que testamos em nosso estudo foram: A neblina tem um papel importante nas relações hídricas *D. brasiliensis* tanto devido à supressão da transpiração diurna e noturna, como pela absorção e redistribuição da água da neblina. O movimento da água redistribuída da neblina deve ocorrer de forma passiva de acordo com gradiente de potencial hídrico existente entre os compartimentos do contínuo solo-planta-atmosfera (SPAC; *Soil Plant Atmosphere Continuum)*, logo, a quantidade de água redistribuída deve ser maior quando a disponibilidade de água no solo for menor. Como consequência desses processos, esperamos que plantas frequentemente expostas a neblina apresentem um

melhor desempenho ecofisiológico do que plantas não expostas a neblina, especialmente em situações de baixa disponibilidade hídrica no solo.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 OBSERVAÇÕES DE CAMPO

2.1.1. ÁREA DE ESTUDO

Nosso estudo foi realizado em um fragmento de mata nebular localizado em uma fazenda vizinha ao Parque Estadual de Campos de Jordão (PECJ) (-22^{0}694' N, -45^{0}524' W). O clima da região é subtropical de altitude (classificação do tipo Cfb de Köppen). A precipitação média anual fica em torno de 1.750 mm, com um período seco de abril a setembro, e outro chuvoso de outubro a março (Figura 1). O mês mais quente é em geral fevereiro com temperatura média de 17,7 ºC. O mês mais frio é julho, com temperatura média de 8,9 ºC e mínima absoluta de 7,2 ºC negativos (Seibert *et al.* 1975). Nossas observações foram feitas de Março a Novembro de 2011.

O fragmento de floresta nebular no qual realizamos o monitoramento estava localizado em um dos pontos mais altos da região (aproximadamente 1.800m). As espécies arbóreas mais abundantes no fragmento eram espécies características de florestas nebulares, como *D. brasiliensis* (Meireles *et al* 2008) que era uma das espécies mais abundante no fragmento, espécies do genêro *Myrsine* (Safford 1999), e espécies de Myrtaceae (Meireles *et al* 2008). Espécies epífitas também eram bastante abundantes no fragmento, principalmente briófitas e bromélias. O fragmento apresentava um dossel relativamente

baixo (com uma altura média estimada visualmente de 5-8m), típico de florestas nebulares (Walter 1986).

2.1.2. VARIÁVEIS ABIÓTICAS

Nós monitoramos a umidade relativa e a temperatura do ar usando sensores do tipo HOBO (modelos U23-001 e H08-032-08; Onset Computer Corporation, MA-USA). Nós instalamos os sensores em uma região aberta, próxima ao local de estudo, para determinarmos as condições sob as quais as folhas do topo da copa das árvores estavam expostas. Nós calculamos o déficit de vapor atmosférico (VPD) a partir dos dados de temperatura e umidade relativa (Jones 1992).

Nós também monitoramos a variação no conteúdo de água no solo próximo as raízes das plantas. Para tanto, instalamos três sensores de conteúdo volumétrico de água no solo (VWC) (Onset S-SMC-M005) a 10 cm de profundidade e próximo das raízes finas de três árvores escolhidas para o experimento. Esses sensores medem VWC usando capacitância para medir a permeabilidade dielétrica do meio, e conseguem captar mudanças no VWC em um volume de solo de 0,3 l ao redor do sensor. Durante o trabalho nós usamos VWC como um indicador relativo do potencial hídrico do solo. Logo, quando fizemos comparações de VWC ao longo do tempo em uma única planta, nós assumimos que os valores de VWC indicariam diferenças de potencial hídrico causadas por mudanças na disponibilidade de água no solo (uma vez que as demais características do solo que podem influenciar o potencial hídrico do solo se manterão relativamente constantes). Nós também instalamos um sensor de molhabilidade foliar (LW) (Onset S-LWA-M003) no tronco de

uma árvore, aproximadamente dois metros acima do solo. Nós usamos os dados de LW e VPD mais os dados de precipitação provenientes de um pluviômetro automático (Onset RG3-M) que estava instalado próximo às árvores monitoradas, para inferir a ocorrência de eventos de neblina no campo (quando os sensores de LW estavam molhados, o VPD era zero e o pluviômetro não registrava chuva, nós considerávamos um evento de neblina). Nós também usamos dados de precipitação coletados em uma estação meteorológica do INMET localizada dentro do PECJ. Todos os sensores foram programados para coletar dados a cada 30 minutos e os dados foram armazenados em um armazenador de dados (Onset H21-002). Os sensores de LW foram instalados em Julho de 2011, então só podemos inferir a ocorrência de eventos de neblina a partir dessa data.

2.1.3. FLUXO DE SEIVA

Nós usamos o método da razão de calor (HRM; Burgess *et al.* 2001a,b) para medir o fluxo de seiva de cinco indivíduos adultos de *D. brasiliensis*. Esse método baseia-se nas razões de temperaturas registradas por sondas acima e abaixo de um elemento aquecedor para estimar a velocidade e direção do fluxo de seiva. Escolhemos esse método devido a sua capacidade de medir fluxos lentos e bidirecionais (Burgess *et al.* 2000). Nós instalamos os sensores de fluxo de seiva (ICT International Pty Ltd, NSW – Australia) a 60-90 cm de altura no tronco dos indivíduos escolhidos. Os indivíduos escolhidos tinham de cinco a oito metros de altura. Um individuo estava localizado na borda do fragmento (mais exposto aos eventos de neblina e a maiores variações microclimáticas), enquanto os demais estavam localizados mais no centro do fragmento. Todos os sensores foram instalados na face leste do tronco da árvore, a fim de padronizar a porção da árvore que estava sendo monitorada

quanto à exposição à radiação solar, vento e neblina. Nós escolhemos essa direção, pois era a direção na qual a maior parte da copa da árvore do individuo localizado na borda do fragmento estava exposta para o lado de fora da mata e possivelmente mais exposta a eventos de neblina. Logo, nós esperávamos encontrar uma maior frequência e magnitude de inversões de fluxo de seiva no xilema nessa direção.

Três árvores tiveram sensores extras instalados: um na raiz e um do lado oposto ao primeiro sensor instalado no tronco. Esperávamos com o sensor extra no tronco capturar possíveis variações circunferenciais no fluxo de seiva. Com o sensor na raiz esperávamos investigar se a reversão de fluxo causada pela neblina de seiva chegava até as raízes da planta. Os sensores foram instalados em raízes pivotantes localizadas entre 10 a 40 cm de profundidade.

Os sensores foram programados para emitir um pulso de calor e registrarem os dados a cada 30 minutos. Os dados foram armazenados em um armazenador de dados da ICT. A velocidade do pulso de calor (V; cm h^{-1}) foi calculada de acordo com Burgess *et al* (1998):

$$V = (kX^{-1}) \times \ln(v1(v2)^{-1}) \times 3600,$$

Onde k é a difusividade térmica da madeira fresca, X é a distância entre o elemento aquecedor central e os termopares (0,5 cm em nosso experimento), v1 e v2 são as diferenças entre a temperatura nos termopares (termopar acima e abaixo do aquecedor, respectivamente) antes do pulso de calor e a temperatura após o pulso de calor. Nós fizemos as correções necessárias para eliminar possíveis efeitos de ferimento na madeira causado pelos sensores e por desalinhamentos dos sensores de acordo com Burgess (2001a).

Nós optamos por usar os valores da velocidade do pulso de calor ao invés do fluxo volumétrico, pois as taxas de fluxo iriam apenas aumentar com o aumento do diâmetro da planta. Nós relativizamos os dados da velocidade do pulso de calor em função do valor máximo de fluxo de seiva alcançado por cada sensor ao longo de todo o período monitorado. Nós optamos por esse método, pois valores absolutos de fluxo de seiva não são necessários para entender a importância relativa da neblina para o uso de água das plantas (Burgess & Dawson 2004).

Ao final do estudo, nós interrompemos o fluxo de seiva em duas árvores removendo, com uma furadeira, uma porção do tronco acima e abaixo de onde os sensores estavam inseridos. Nós usamos os valores obtidos como o valor de velocidade zero referência dessas árvores. Baseado nos dados obtidos nessas árvores, nós determinamos as condições micrometeorológicas propícias para estimar o fluxo zero de seiva para as demais árvores, de forma semelhante ao que foi feito por Burgess & Dawson (2004).

2.2. EXPERIMENTOS EM CASA DE VEGETAÇÃO

2.2.1. DESENHO EXPERIMENTAL

Conduzimos o experimento em uma casa de vegetação localizada da Universidade Estadual de Campinas (-22^{0}814' N, -47^{0}068' W a cerca de 700 m acima do nível do mar) entre Agosto e Outubro de 2010. As plantas usadas no experimento foram coletadas no PECJ entre Junho e Julho de 2010. Coletamos 12 indivíduos de *D. brasiliensis* com altura média de 1,1 m (0,6 a 1,5 m). Transplantamos as mudas para vasos de 100 l e o período de aclimatação às condições da casa de vegetação foi de dois meses. O solo que usamos no

experimento foi uma mistura do solo local (que foi retirado junto com a planta) e de solo comercial para jardinagem com alto teor de matéria orgânica ("terra vegetal"). Durante o experimento a temperatura do ar na casa de vegetação variou de 7 a 40^0 C e a umidade relativa do ar variou de 8,5 a 100%.

Nós submetemos quatro plantas a cada um dos três seguintes tratamentos: (1) tratamento com neblina, no qual as plantas foram expostas a nebulizações artificiais noturnas quatro vezes por semana e não receberam água no solo. (2) tratamento de seca, no qual as plantas não receberam água de nenhuma forma após o início do experimento. (3) O tratamento controle, no qual as plantas receberam irrigação diariamente no solo até sua saturação.

Durante todo o experimento as plantas de todos os tratamentos ficaram dentro de uma armação de PVC. Durante as nebulizações noturnas, a armação era coberta com plástico para concentrar a neblina artificial. A neblina foi produzida por dois nebulizadores ultrassônicos que emitem partículas menores do que 10 micras (*Waterclear Premium*, Soniclear, SP-Brasil). As nebulizações ocorriam à noite, começando entre 1900-2000 h e terminando entre 0700-0800 h do dia seguinte. Durante as nebulizações, nós selamos os vasos das plantas usando plástico, fita adesiva e parafilme (Pechiney Plastic Packaging Company, Chicago-USA) para evitar que a água da neblina atingisse diretamente o solo. Nós mudamos os vasos de posição dentro da estrutura de PVC mensalmente, a fim de evitar possíveis efeitos de heterogeneidade microclimática dentro da casa de vegetação.

2.2.2. VARIÁVEIS ABIÓTICAS

Nós monitoramos a umidade relativa e temperatura do ar dentro da câmara de nebulização usando sensores Onset (modelos U23-001 e H08-032-08). Nós usamos os dados de temperatura e umidade relativa do ar para calcular o VPD ao longo do experimento. Nós também medimos o LW dentro da câmara de nebulização (Onset S-LWA-M003). Nós instalamos sensores de VWC (Onset S-SMC-M005) próximo às raízes de uma planta em cada tratamento, a fim de monitorar a variação de água no solo ao longo do experimento. Todos esses sensores estavam programados para fazer medições a cada 30 minutos e armazenar os dados em um armazenador de dados (Onset H21-002).

2.2.3. FLUXO DE SEIVA

Nós instalamos um sensor de fluxo de seiva HRM em cada planta. O sensor foi instalado na região mais espessa do tronco, geralmente próximo ao solo. Embora os sensores HRM da ICT tenham dois termopares em cada agulha, nós conseguimos inserir apenas um termopar por sensor em cada árvore, devido ao pequeno diâmetro dessas (média de 15 mm, variando de 9,9 mm até 24,6 mm). Os sensores foram programados para emitir um pulso de calor e coletar dados a cada 30 minutos. Ao final do experimento usamos dados micrometeorológicos de VPD e LW para determinar a velocidade de referência zero. Usamos os dados de fluxo de seiva de noites com baixo VPD (menor que 0,09 KPa) e quando o sensor de LW estava seco (valores menores que 5%) como referência para determinar o valor de velocidade zero em nosso experimento.

2.2.4. MEDIDAS ECOFISIOLÓGICAS

Semanalmente, medimos os seguintes parâmetros ecofisiológicos: Taxa de assimilação líquida máxima (Amax), Condutância estomática (gs), Transpiração (E) e potencial hídrico antes do amanhecer (ΨPD). Nós também medimos a altura, diâmetro na base do tronco e área foliar total no inicio e no final do experimento. Nós usamos essas medidas para avaliar respostas de curto prazo (fisiológicas) e de longo prazo (taxas de crescimento e sobrevivência) das plantas aos tratamentos de seca e neblina.

As medidas de trocas gasosas (A, gs e E) foram realizadas em três folhas maduras e totalmente expandidas de cada planta. As medidas foram feitas com um Analisador de gás infravermelho (IRGA) (*Analytical Development Company Limited, ADC BioScientific LCpro*$^{+}$). Nós usamos uma fonte externa de luz acoplada a câmara foliar do IRGA para padronizar a quantidade de radiação que as folhas recebiam durante as medidas. Nós usamos uma radiação constante de 900 μmol fótons. $m^{-2}s^{-1}$. Nós usamos essa quantidade, pois estudos anteriores (Lima 2010) demonstraram que essa quantidade de radiação é suficiente para *D. brasiliensis* alcançar sua taxa fotossintética máxima. Nós usamos os dados de A e E para calcular a taxa de eficiência de uso de água (WUE) de *D brasiliensis* com a seguinte equação:

WUE= A/E

Para medir o diâmetro na base do tronco no começo e no final do experimento nós usamos um paquímetro digital. Para medir a altura usamos uma fita métrica comum, e medimos a partir do solo até a gema apical. O ponto inicial para medida de altura e a região do tronco onde medimos o diâmetro foram marcados na primeira medida, para garantir que mediríamos no mesmo lugar na medida final. Para estimar a área foliar total das plantas nós multiplicamos o número total de folhas pela área média das folhas. A área média das folhas foi calculada a partir da imagem digitalizada de cinco folhas de cinco indivíduos e o software ImageJ (Abramoff *et al.* 2004). Com esses dados nós calculamos as taxas de incremento do diâmetro da área basal (ΔSD), taxa de incremento de altura (ΔH) e taxa de incremento de área foliar (ΔLA). Essas taxas foram calculadas subtraindo o valor final pelo valor inicial de cada variável. Essas taxas foram relativizadas em função do valor inicial a fim de minimizar diferenças na magnitude de incremento decorrentes de diferenças no tamanho inicial das plantas.

Ao longo do experimento nós também registramos a mortalidade das plantas de cada tratamento. Uma planta era considerada morta quando havia perdido todas as folhas (ou quando essas estavam completamente secas) e apresentava as extremidades secas.

2.2.5. SEGUNDO EXPERIMENTO

A fim de verificar se conseguiríamos replicar alguns dos resultados encontrados no primeiro experimento, realizamos um segundo experimento em casa de vegetação entre Maio a Junho de 2011. Nesse experimento nós usamos um número maior de plantas menores (média de aproximadamente 0,4 m de altura). O principal resultado que

buscávamos replicar com esse experimento era a manutenção do conteúdo de água no solo constante das plantas que foram submetidas ao tratamento com neblina. Para tanto, submetemos seis plantas a tratamentos semelhantes aos do experimento anterior (neblina, seca e controle (irrigado pelo solo)).

Usamos dados de potencial hídrico antes do amanhecer (ΨPD) para inferir o status hídrico do solo próximo as raízes da planta (Ritchie & Hinckley, 1975). As plantas foram ensacadas na noite anterior a fim de minimizar transpiração noturna, aumentando a chance de que o ΨPD da planta se equilibrasse com o potencial hídrico do solo durante a noite. Nos dias em que medimos o ΨPD as plantas não foram nebulizadas. Nós medimos o potencial hídrico foliar em uma folha madura e totalmente expandida de cada planta usando uma câmara de pressão do tipo "Scholander" (Model 1000, PMS, USA) (Scholander *et al.* 1965). Nós medimos o ΨPD entre as 0430 e 0600h.

As plantas foram coletadas no mesmo local que o experimento anterior e todos os demais procedimentos foram semelhantes (exceto o menor tamanho dos vasos para os quais essas plantas foram transplantadas (volume de 10 l) e o tempo de aclimatação em casa de vegetação (duas semanas). Durante esse experimento a temperatura do ar variou entre 8 e 38^0 C e a umidade relativa do ar variou entre 24 e 100%.

2.3. ANÁLISE DE DADOS

Os dados que foram submetidos a regressões apresentavam resíduos que seguiam uma distribuição normal ou próxima da normal. Nós usamos uma análise de regressão segmentada para descrever a relação entre fluxo de seiva (V) noturno e conteúdo

volumétrico de água no solo (VWC) durante eventos de neblina, pois além dessa relação se ajustar melhor ao conjunto de dados que uma relação linear simples, essa análise nos permite estimar um ponto de quebra, no qual a relação entre as variáveis muda (Toms & Lesperance, 2003). Como nós esperamos que a relação entre V noturno e VWC mude abruptamente a partir de um determinado limiar de VWC (devido à formação de um gradiente de potencial alto suficiente para impulsionar um fluxo reverso de seiva na planta), nós consideramos essa análise apropriada. Nós usamos regressões lineares para descrever as relações entre V noturno e VPD. Nós usamos uma análise de covariância (ANCOVA) para testar como duas categorias de VWC (alto e baixo) afetavam a relação entre V noturno e VPD.

Para calcular a quantidade relativa de água usada pelas plantas em cada dia, nós usamos o método da integração trapezoidal para calcular a área absoluta do gráfico da velocidade do fluxo de seiva (relativizados em função do máximo) em função do tempo. Nós usamos o software Origin (OriginLab, Inc.) para realizar esses cálculos. Os dados de uso de água diário foram submetidos a uma ANOVA de um fator de medidas repetidas, após serem submetidos a uma transformação de raiz-quadrada (adicionamos 10 a todos os valores para evitar valores negativos) para normalização dos resíduos. Em seguida usamos uma análise *post-hoc* de menor diferença significativa de Fisher (Fisher's LSD) para determinar diferenças entre cada grupo.

Nós submetemos os dados fisiológicos que apresentavam resíduos com uma distribuição não paramétrica (ΨPD, gs e WUE) a transformação de Box-Cox com o valor

de λ igual a 3,93; -0,03 e 0,63; respectivamente. Após a transformação, os dados apresentavam resíduos que seguiam uma distribuição normal (teste de Shapiro-Wilk $p>0,05$). Os dados de A_{max} apresentavam resíduos normais sem necessidade de transformação (teste de Shapiro-Wilk $p>0,05$). Nós submetemos os dados de parâmetros fisiológicos (transformados, quando necessário) a uma ANOVA de dois fatores de medidas repetidas. Em seguida, usamos uma análise *post-hoc* LSD de Fisher para determinar diferenças entre cada grupo.

Entre os dados de crescimento apenas ΔSD apresentava resíduos com distribuição normal (teste de Shapiro-Wilk $p>0.05$). Como não foi possível normalizar os resíduos dos outros dados (ΔH e ΔLA) com nenhuma transformação que usamos (Box-cox, Logarítmica, Exponencial, Raiz quadrada, Seno e Arco seno) optamos por usar uma análise não paramétrica (Kruskal-Wallis) em todos os dados de crescimento. Em seguida, fizemos comparações múltiplas par-a-par com testes da soma dos postos de Wilcoxon (*Wilcoxon rank-sum test*) usando a correção de Bonferroni, para determinar diferenças entre cada grupo. Os dados de sobrevivência dos tratamentos de Neblina e de Seca foram submetidos a uma análise de sobrevivência não paramétrica (*Cox F-test*). Nós usamos o software STATISTICA 8.0 (StatSoft, Inc), Excel 2010 (Microsoft, Inc.), SigmaPlot 11.0 (Systat software, Inc) e R 2.14.0 (R Development Core Team) para todas as análises estatísticas e gráficos mostrados neste estudo. Nós usamos o software CORELDRAW X5 (Corel, Inc.) para edição dos gráficos.

3. RESULTADOS

3.1. FLUXO DE SEIVA

Durante o período em que realizamos o monitoramento de seiva em campo encontramos duas condições climáticas bastante distintas (Figura 1). Durante Março e abril, e outubro e novembro houve um grande volume de chuvas, semelhante ao encontrado em anos anteriores. Entretanto, também houve um período seco bem definido no período entre Maio a Setembro. O período de seca em 2011 foi, inclusive, mais intenso e longo do que em anos anteriores, com cinco meses apresentando precipitação menor que 50 mm. Eventos de neblina foram frequentes durante todo o período monitorado, sendo particularmente comuns à noite e no começo da manhã. Ocasionalmente, eventos de neblina persistiram ao longo de todo o dia ou mais de um dia (Figura 2b).

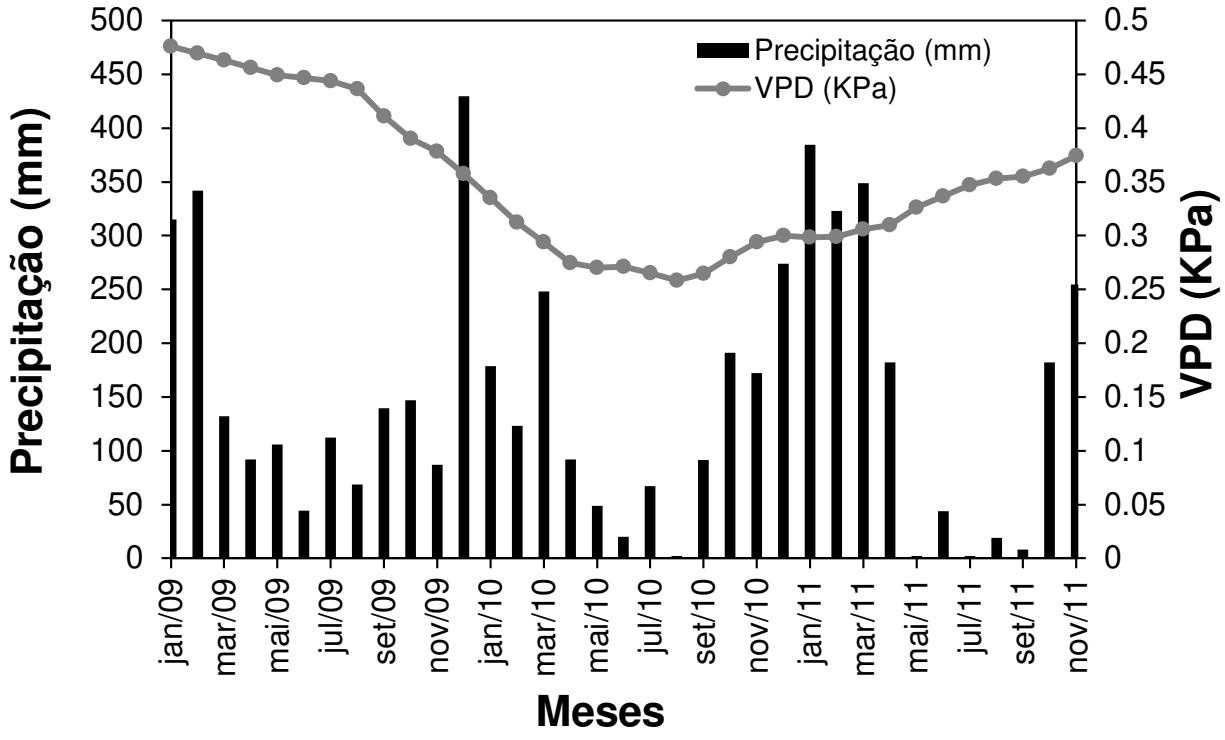


Figura 1. Precipitação total mensal e déficit de pressão de vapor (VPD) médio mensal no município de Campos de Jordão de Janeiro de 2009 até Novembro de 2011. Os dados foram coletados em uma estação meteorológica do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) localizada a 1642 metros de altura (-22^{0}69'N, -45^{0}52'W).

Observamos reversões do fluxo de seiva frequentemente durante eventos de neblina, tanto nos troncos quanto nas raízes das plantas monitoradas em campo. A intensidade e frequência das reversões variaram sazonalmente e entre indivíduos, entretanto durante certos eventos de neblina praticamente todos os indivíduos apresentavam fluxo de seiva reverso no caule e na raiz (Figura 2a,b). A maioria dos fluxos reversos atingiu valores maiores do que o limite de resolução dos sensores HRM (0,5 cm h^{-1}). Os indivíduos mais próximos da borda do fragmento apresentaram reversões mais frequentes e de maior magnitude que indivíduos no centro da mata. Os fluxos reversos foram mais comuns na maioria das plantas durante o final do primeiro período chuvoso (Março e Abril) e durante a estação seca (Maio a Setembro).

O mesmo padrão encontrado em campo com indivíduos adultos foi encontrado em casa de vegetação com indivíduos jovens (Figura 2d,c). Em casa de vegetação, observamos fluxos reversos de seiva sempre que as plantas foram submetidas à nebulização. A quantidade de água transportada pelas plantas no fluxo reverso foi proporcionalmente maior em plantas na casa de vegetação do que em campo. As inversões de fluxo de seiva caulinar alcançaram valores máximos de até -26% em casa de vegetação contra apenas -10% em campo. A quantidade total de água transportada em direção ao solo pelas plantas

em casa de vegetação correspondeu em média a 12,9% da quantidade de água usada pela planta durante um dia ensolarado, mas atingiu valores de até 32,1%.

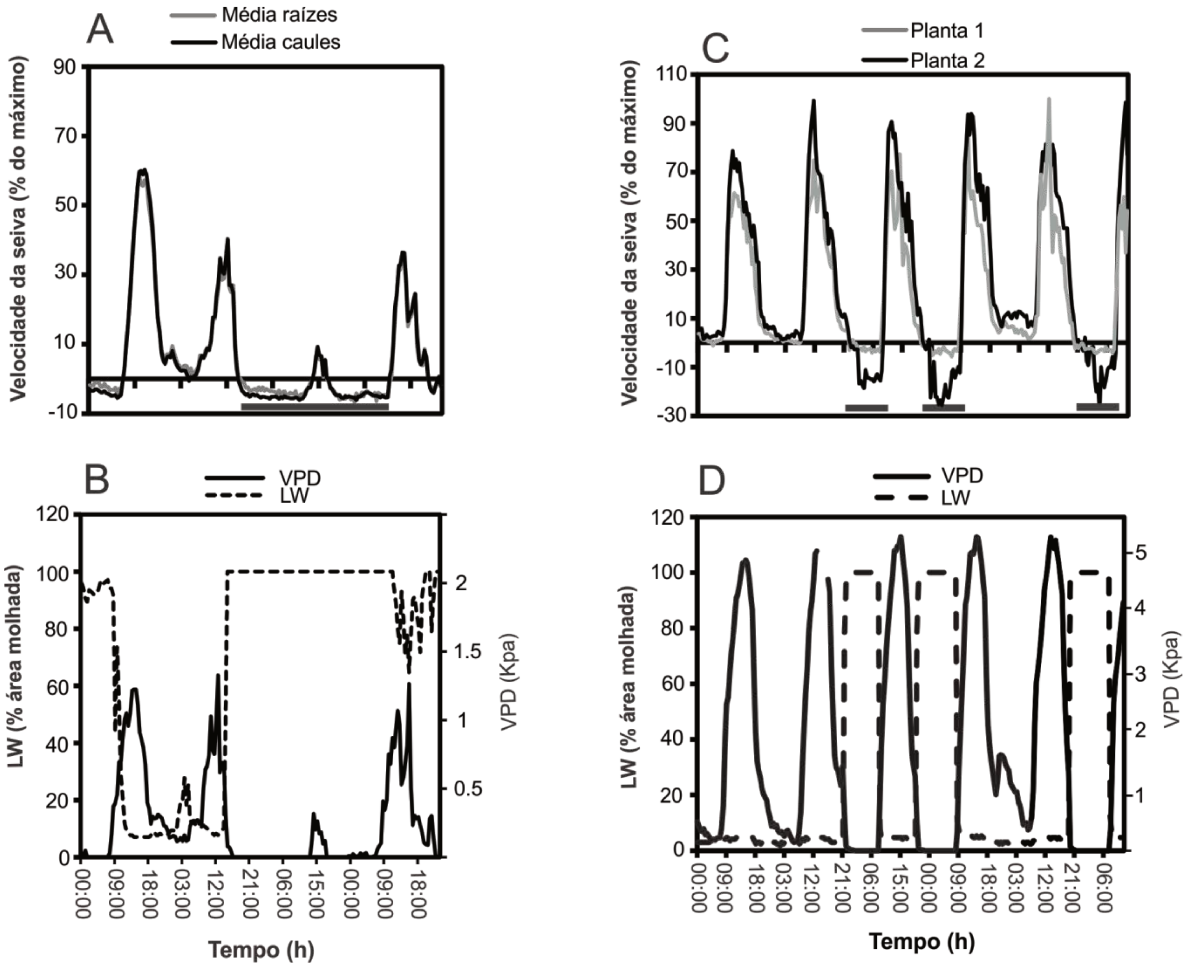


Figura 2. Efeito da neblina no fluxo de seiva de indivíduos jovens e adultos de *D. brasiliensis*. **(a)** Fluxo de seiva em troncos e raízes de *D. brasiliensis* adultos no campo durante a estação seca (21 a 24 de Julho de 2011). Os valores são a média do fluxo de seiva de quatro troncos e três raízes de diferentes indivíduos. A barra cinza representa o período de neblina, inferido pelos dados micrometeorológicos. **(b) V**ariação de condições micrometeorológicas durante o período em que os dados de fluxo de seiva foram coletados. Condições de alta umidade atmosférica, indicado pelo déficit de pressão de vapor (VPD) próximo de 0 e folhas molhadas, indicado pelos valores altos de molhabilidade foliar (LW) e ausência de chuva (dados não mostrados)indicam eventos de neblina. **(c)** Fluxo de seiva

de dois indivíduos jovens de *D. brasiliensis* do quarto ao nono dia do primeiro experimento em casa de vegetação. As barras cinza representam os períodos nos quais as plantas eram submetidas à nebulização. **(d)** Variação de condições micrometeorológicas durante do quarto ao nono dia do primeiro experimento. Durante as nebulizações o valor de VPD é zero e LW atinge 100%, indicando que nossa câmara de nebulização conseguiu simular efetivamente as condições de neblina no campo.

O VWC do solo superficial exerceu um controle sobre a intensidade e frequência das reversões de fluxo de seiva em *D. brasiliensis*. Quando o VWC é menor do que um determinado limiar (aproximadamente 0,13 cm^3cm^{-3}), V apresenta uma correlação com o VWC (*Pearson's product moment correlation*: $p<0,05$; $R^2=0,35$) durante eventos de neblina noturnos. Quando VWC é maior do que o limiar, não existe correlação entre V e VWC durante eventos de neblina noturnos (*Pearson's product moment correlation*: $p=0,16$; $R^2=0,05$) (Figura 3). Logo, *D. brasiliensis* apresentou reversões de fluxo de seiva durante eventos noturnos de neblina somente durante períodos de baixa disponibilidade hídrica no solo (durante a estação seca) (Figura 4).

D. brasiliensis apresentou altas taxas de transpiração noturna, evidenciada pela correlação entre os valores de VPD e o V noturno, chegando a até 15% da transpiração máxima em noites de alto VPD (Figura 5a). Entretanto, V noturno apresentou correlações distintas com VPD, dependendo do VWC. Quando o solo apresentava alto VWC, V noturno apresentou uma relação mais forte com VPD do que com baixo VWC (Alto VWC $R^2=0,63$ vs Baixo VWC $R^2=0,52$; ANCOVA: F-value: 45,142; $p<0,05$). Houve também uma diferença na inclinação da curva da reta com alto VWC e da reta com baixo VWC (ANCOVA: F-value: 75,11; $p<0,05$). A equação da reta de alto VWC tem uma inclinação

de 24,351, enquanto a de baixo VWC tem uma inclinação de 5,681. Isso indica que os valores de V noturno são geralmente maiores para um mesmo valor de VPD quando há uma maior disponibilidade de água no solo. Esses resultados são reforçados pela relação de crescimento exponencial observada entre os dados de condutância estomática noturna total da copa da árvore (gt) (que foi estimado dividindo o V noturno pelos valores de VPD) e VWC (Figura 5b).

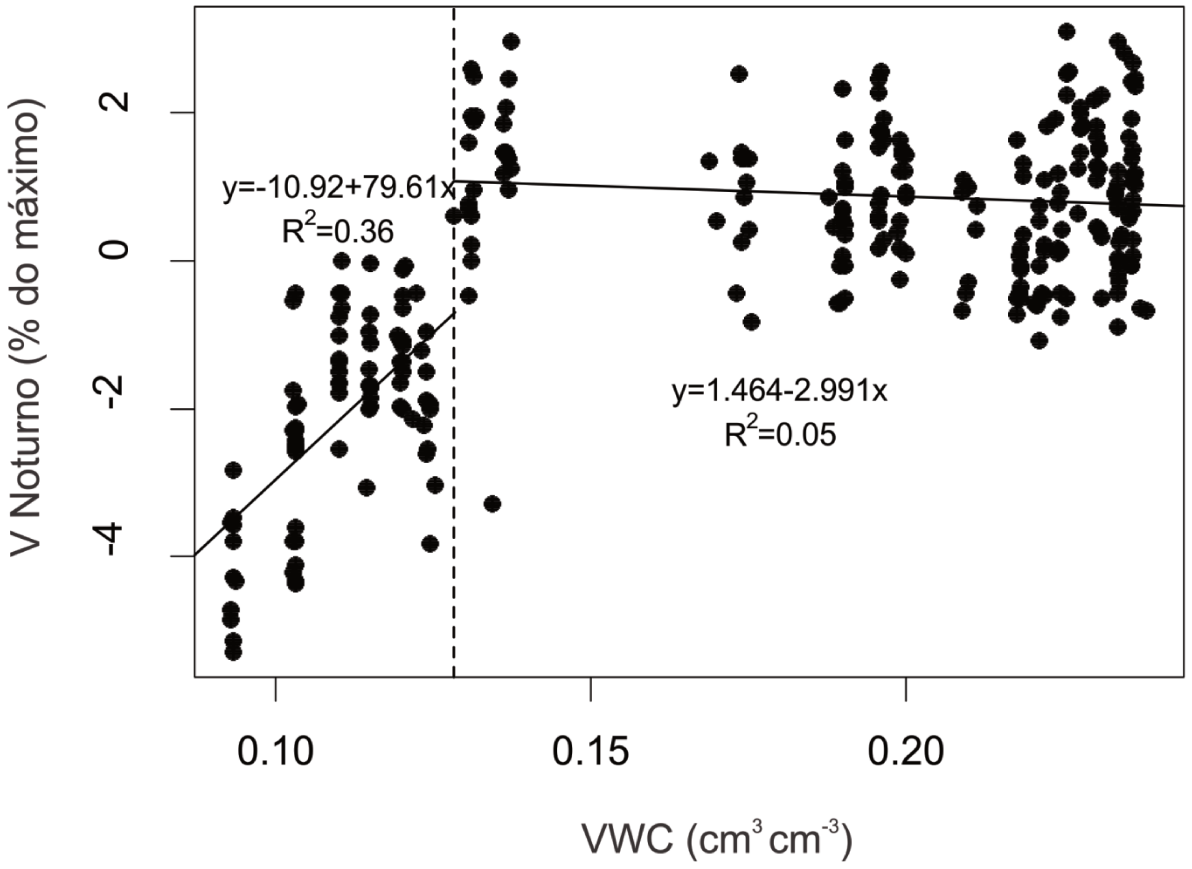


Figura 3. Relação entre fluxo de seiva noturno (V) (2300-0500) e conteúdo volumétrico de água no solo (VWC) durante eventos de noturnos de neblina. Os dados de V são provenientes de um único individuo de *D. brasiliensis* durante o final da estação seca e início da estação chuvosa. A relação entre as variáveis é melhor descrita por uma regressão linear segmentada (R^2= 0,66) com um ponto de quebra (representado pela linha vertical pontilhada) no valor 0,1281 cm^3cm^{-3}de VWC. Notar a correlação entre V e VWC quando o

VWC é menor do que o ponto de quebra e a ausência de correlação entre as variáveis quando VWC é maior do que o ponto de quebra.

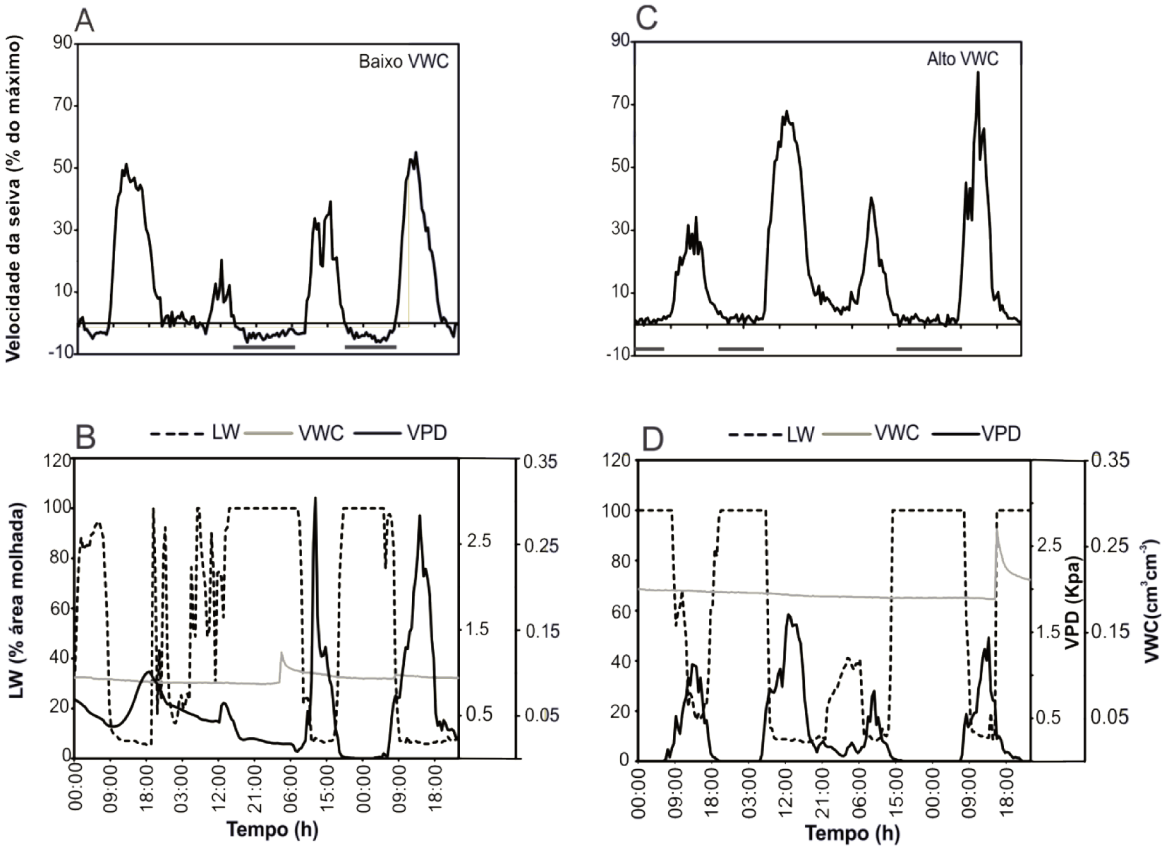
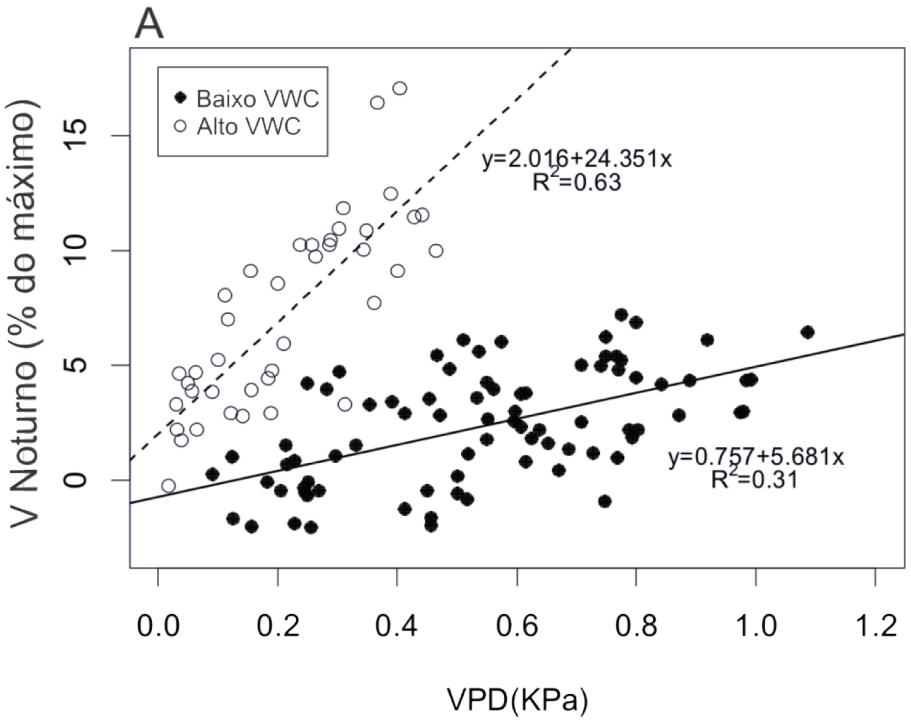


Figura 4. Padrões de uso de água de um individuo de *D. brasiliensis* em um mata nebular no PECJ em períodos com conteúdo de água no solo contrastantes. **(a)** Fluxo de seiva no tronco de um individuo de *D. brasiliensis* durante o final da estação seca (23 a 26 de setembro de 2011). Durante esse período o conteúdo volumétrico de água no solo (VWC) sempre foi menor do que 0,124 cm^3cm^{-3} (média de 0,092 cm^3cm^{-3}) e não ocorreram eventos de chuva significativos (capazes de alterar consideravelmente o VWC do solo superficial) por 23 dias. As barras cinza representam períodos com eventos de neblina. **(b)** Condições micrometeorológicas durante o período em que os dados de fluxo de seiva foram coletados (Molhabilidade foliar (LW); Déficit de pressão de vapor (VPD) e conteúdo volumétrico de água no solo (VWC)). **(c)** Fluxo de seiva no tronco do mesmo individuo durante o início da estação chuvosa (20 a 23 de outubro de 2011). Durante esse período o VWC sempre foi maior do que 0,187 cm^3cm^{-3} (média de 0,195 cm^3cm^{-3}). Entre esse período e o período anterior houve vários eventos de chuva. As barras cinza representam períodos com eventos de neblina. **(d)** Variação de condições micrometeorológicas durante o período em que os dados de fluxo de seiva foram coletados.


A
Baixo VWC
Alto VWC
y=2.016+24.351x
R2=0.63
y=0.757+5.681x
R2=0.31
V Noturno (% do máximo)
0
5
10
15
0.0
0.2
0.4
0.6
0.8
1.0
1.2
VPD(KPa)

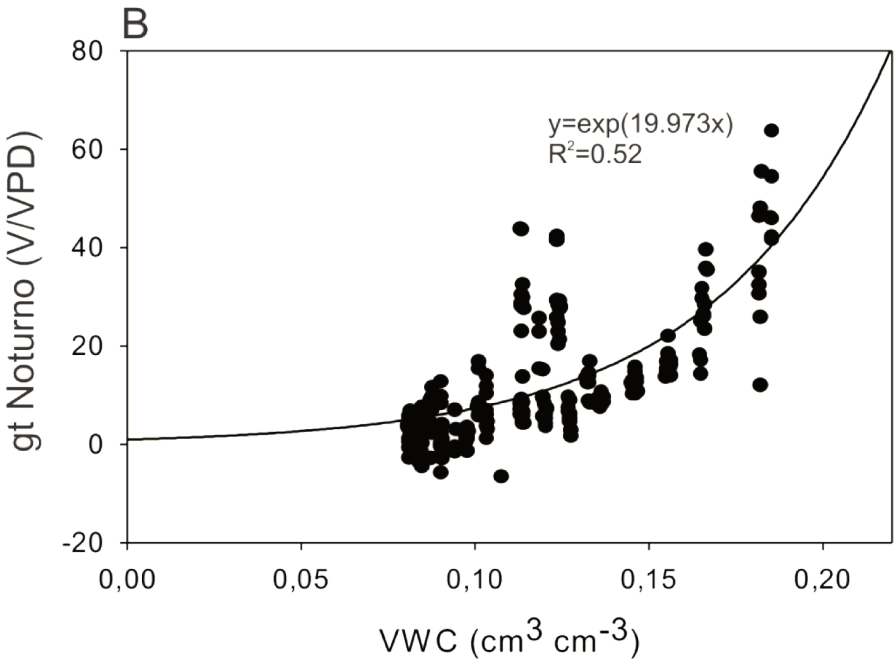

B
y=exp(19.973x)
R2=0.52
gt Noturno (V/VPD)
80
60
40
20
0
-20
0,00
0,05
0,10
0,15
0,20
VWC (cm3 cm-3)

Figura 5. Padrões de transpiração noturna de um indivíduo de *D. brasiliensis* no campo. Nós usamos apenas os valores de fluxo de seiva do caule para essa análise, pois o fluxo de seiva da raiz não necessariamente reflete a transpiração noturna da planta, uma vez que essa pode estar envolvida em processos de redistribuição hidráulica entre camadas do solo. Os valores de fluxo de seiva foram coletados entre 2300 e 0500, nós evitamos os horários próximos ao pôr do sol, a fim de evitar que os valores de fluxo de seiva noturno (V) refletissem o processo de reabastecimento dos tecidos da planta. **(a)** Relação entre V noturno e déficit de pressão de vapor (VPD) em noites sem neblina durante um período de alto conteúdo volumétrico de água no solo (VWC) (média de 0,195 cm^3cm^{-3}) e um período de baixo VWC (média de 0,092 cm^3cm^{-3}). VPD e V foram linearmente correlacionados em ambas as situações (*Pearson's product moment correlation*: $p<0,05$), entretanto a relação entre VPD e V foi mais forte durante as noites com alto VWC. **(b)** Relação entre condutância da copa noturna (gt) e VWC em noites sem neblina. A relação entre as variáveis pode ser descrita por uma regressão exponencial (linha preta).

Eventos de neblina diurnos reduzem a quantidade de água usada pela planta durante o dia (Figura 6). Durante dias com eventos curtos de neblina (2-3h), as plantas usaram em média apenas 13% do que é usado pela planta durante um dia de alto VPD. Em dias com eventos longos de neblina (7-10h) a quantidade de água que é transportada em direção as raízes é superior à quantidade de água usada pela planta, resultando em um "ganho" de água para a planta de cerca de 4% do que é usado durante um dia de alto VPD. (ANOVA de medidas repetidas: $F=643,951$; $GL=3$; $p<0,05$; *post-hoc* Fisher's LSD: Todas as condições $p<0,05$).

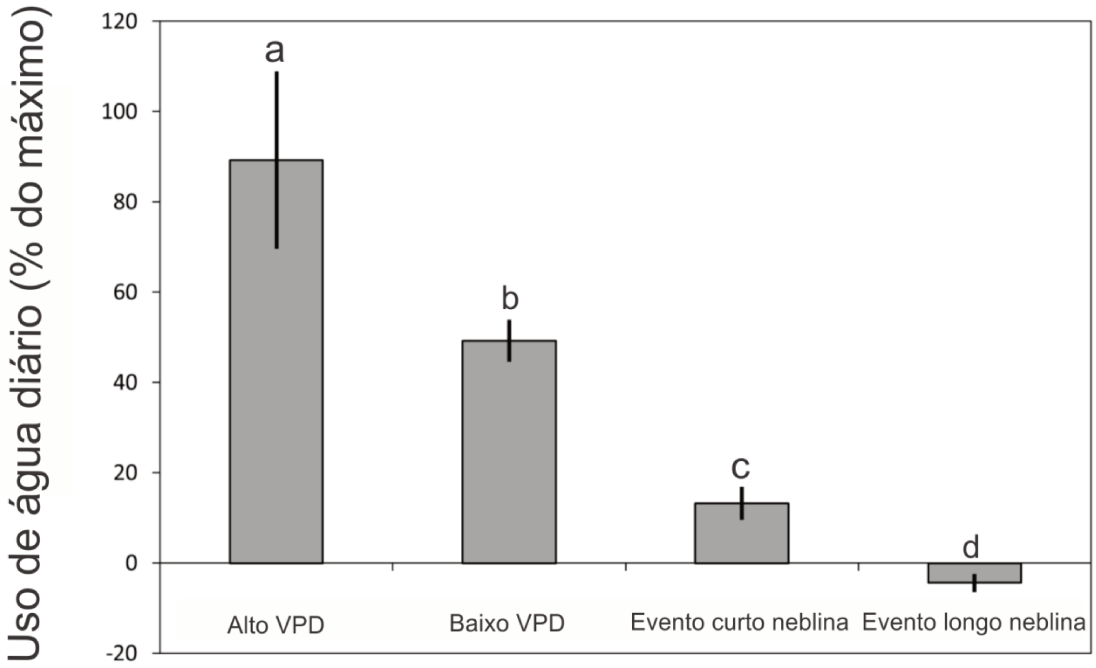


Figura 6. Média do uso de água em quatro indivíduos de *D. brasiliensis* em dias com diferentes condições meteorológicas: com alto déficit de pressão de vapor (VPD) (média de 2,33 KPa com desvio padrão de 0,47), baixo VPD (média de 0,63KPa e com desvio padrão de 0,19), eventos curtos de neblina (eventos de neblina com 2-3h de duração) e eventos longos de neblina (evento de neblina com 7-10h de duração). Todas as condições meteorológicas diferiram significativamente entre si (ANOVA de medidas repetidas: $F=643,951$; $GL=3$; $p<0,05$; *post-hoc* Fisher's LSD: Todas as condições $p<0,05$). As colunas cinza representam à média, as barras pretas representam o desvio padrão e letras diferentes indicam $p<0,05$ no teste *post*-hoc. Nós usamos dados de três dias diferentes para cada condição meteorológica (exceto para dias com eventos longos de neblina, no qual usamos apenas dois dias). Os valores foram relativizados em função do dia com o maior uso de água. Apenas os valores de sensores no tronco entre 0700 e 1700 h foram usados para calcular o total de água usado durante o dia.

3.2. ÁGUA NO SOLO

O conteúdo de água no solo (VWC) da planta exposta a nebulizações frequentes na câmara de nebulização permaneceu relativamente constante ao longo do experimento, com valores variando próximos de 0,13 cm^3cm^{-3} (Figura 6a) e apenas uma leve tendência ao declínio (o VWC cai de 0,148 cm^3cm^{-3} para 0,134 cm^3cm^{-3} ao longo do experimento). No entanto, o VWC da planta que estava no tratamento de seca diminuiu drasticamente ao longo do experimento (o VWC cai de 0,176 cm^3cm^{-3} para 0,014 cm^3cm^{-3}) (Figura 7a). Devido ao limite do alcance do sensor utilizado, esses resultados se aplicam somente para a região próxima de onde os sensores estavam inseridos (próximos às raízes da planta).

Os dados de potencial de água da madrugada (ΨPD) obtidos segundo experimento (indicadores do potencial de água do solo) apresentam um padrão semelhante aos resultados de água no solo do primeiro experimento. O ΨPD das plantas submetidas ao tratamento de seca após 30 dias foi menor do que era inicialmente, e também foi menor do que nos outros tratamentos (Figura 7b). O ΨPD das plantas submetidas à neblina permaneceu constante ao longo do experimento e não diferiu do tratamento controle (ANOVA de medidas repetidas (efeito dos tratamentos): F= 4,878; GL=2; p=0,036; *post-hoc* Fisher's LSD: Tratamento seca após 30 dias versus todos os outros tratamentos e tempos: $p<0,05$).

Houve uma forte correlação entre os dados de ΨPD e de VWC para as plantas que não foram submetidas à neblina (tratamento seca) (R^2=0,76). Não houve correlação entre ΨPD e VWC para as plantas que foram expostas a nebulizações e essas plantas

apresentaram valores, de forma geral, maiores do que as planta do tratamento de seca para um mesmo valor de VWC (Figura 7c).

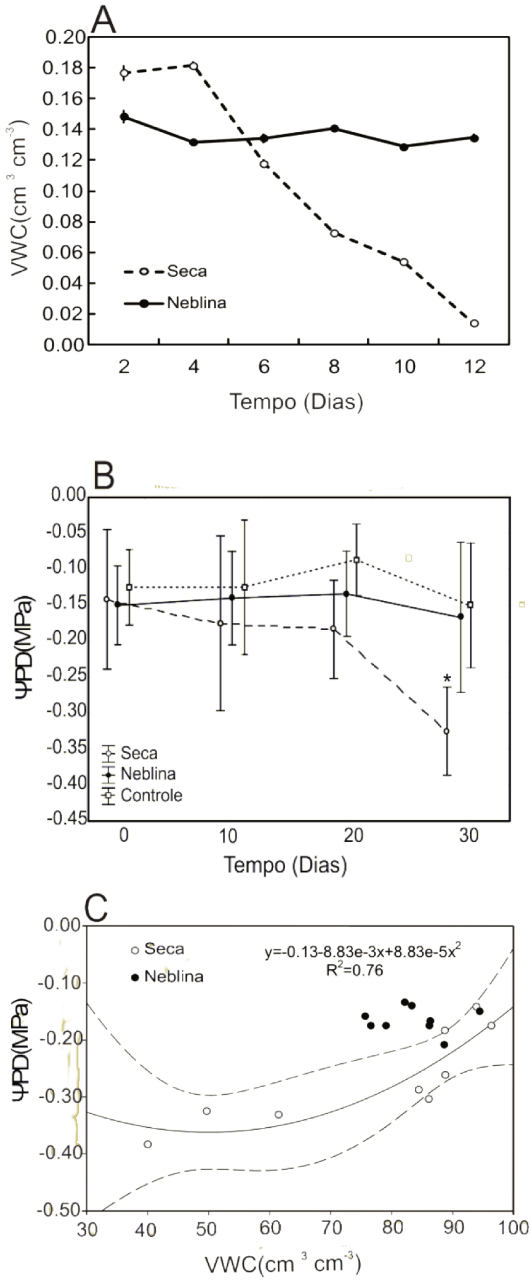


Figura 7. Efeito dos tratamentos na água no solo **(a)** Dados de conteúdo volumétrico de água no solo (VWC) de uma planta do tratamento com neblina e uma planta do tratamento

de seca durante o primeiro experimento de casa de vegetação. Cada ponto é a média aritmética dos valores de dez dias e as barras representam o desvio padrão (na maioria dos pontos o desvio padrão é pequeno demais para ser observado no gráfico) **(b)** Potencial hídrico antes do amanhecer (ΨPD) durante o segundo experimento em casa de vegetação. Os pontos são as médias aritméticas de cada tratamento e as barras representam o desvio padrão. O asterisco (*) indica $p<0,05$ no teste *post-hoc*. O número de amostras do tratamento com neblina e controle é três, o número de amostras para o tratamento de seca é seis **(c)** Relação entre ΨPD e VWC nos tratamentos de neblina e seca. Cada ponto é a média de medidas feitas em todas as plantas de cada tratamento, ao longo do primeiro e do segundo experimento. A linha contínua representa uma regressão quadrática entre as variáveis do tratamento seca, a linha tracejada representa o intervalo de confiança (95%). Existe uma forte ($R^2=0,76$) correlação não linear entre VWC e ΨPD para as plantas não nebulizadas (tratamento seca). Não existe correlação nenhuma entre VWC e ΨPD para as plantas do tratamento com neblina.

3.3. DESEMPENHO ECOFISIOLÓGICO

As plantas nebulizadas apresentaram taxas de trocas gasosas maiores que as plantas do tratamento de seca e semelhantes às plantas controle ao longo do experimento. A taxa de assimilação máxima (A_{max}) variou ao longo do tempo e entre tratamentos (ANOVA de medidas repetidas (efeito do tempo): $F=6,556$; $GL=5$; $p<0,05$; (interação tempo x tratamento): $F=2,048$; $GL=10$; $p=0,053$). A_{max} das plantas submetidas ao tratamento com neblina permaneceu constante ao longo do experimento com um aumento nos últimos 10 dias, e não diferiram significativamente em nenhum momento do tratamento controle. (*post-hoc* Fisher's LSD: Neblina 40 dias vs Neblina 50 dias: $p<0,05$). A_{max} das plantas submetidas ao tratamento controle apresentou uma queda ao final do experimento (*post-hoc* Fisher's LSD: Controle 40 dias vs Controle 0,10, 20 e 30 dias: $p<0,05$; Controle 50 dias vs Controle 0 e10 dias: $p<0,05$). A_{max} das plantas submetidas ao tratamento de seca começam a ter valores menores do que os iniciais a partir do vigésimo dia e continuaram caindo até o

final do experimento (*post-hoc* Fisher's LSD: Seca 20, 30, 40,50 dias vs Seca 0 dias: $p<0,05$). A_{max} tanto do tratamento controle quanto no tratamento com neblina foram maiores do que no tratamento de seca ao final do experimento (*post-hoc* Fisher's LSD: Seca 50 dias vs Neblina 50 dias: $p<0,05$; Seca 50 dias vs Controle 50 dias: $p=0,068$)(Figura 8a).

As taxas de condutância estomática máxima (gs_{max}) também variaram ao longo de tempo e entre tratamentos (ANOVA de medidas repetidas (efeito do tempo): $F=9,719$; $GL=5$; $p<0,05$; (interação tempo x tratamento): $F=3,050$; $GL=10$; $p<0,05$). Embora o tratamento controle tenha começado o experimento com taxas de gs maiores do que o tratamento com neblina (*post-hoc* Fisher's LSD: Controle 0 dias vs Neblina 0 dias: $p<0,05$), ambos os tratamento convergiram ao longo do experimento e ao final do experimento ambos apresentavam valores semelhantes (*post-hoc* Fisher's LSD: Controle 50 dias vs Neblina 50 dias: $p>0,05$). O tratamento de seca embora tenha começado o experimento com valores semelhantes aos outros tratamentos (*post-hoc* Fisher's LSD: Controle 0 dias vs Seca 0 dias: $p>0,05$; Neblina 0 dias vs Seca 0 dias: $p>0,05$), apresentou uma queda ao longo do experimento (*post-hoc* Fisher's LSD: Seca 0 dias vs Seca 30, 40 e 50 dias: $p<0,05$). Ao final do experimento os tratamentos de Neblina e Controle apresentavam valores de gs mais altos do que o tratamento de Seca (*post-hoc* Fisher's LSD: Neblina 50 dias vs Seca 50 dias: $p<0,05$; Controle 50 dias vs Seca 50 dias: $p<0,005$) (Figura 8b).

WUE não diferiu entre os tratamentos, mas os tratamentos controle e seca apresentaram uma maior variação ao longo do tempo do que o tratamento com neblina. Os

tratamentos controle e seca apresentaram uma queda nos valores de WUE entre 30 e 40 dias (ANOVA de medidas repetidas (efeito do tempo): F=3,152; GL=5; p<0,05; *post-hoc* Fisher's LSD: Controle 0 dias vs Controle 30 e 40 dias: p<0,05; Seca 0 dias vs Seca 40 dias: p<0,05) (Figura 8c). A queda da WUE e dos outros parâmetros fisiológicos no meio do experimento (40 dias) em todos os tratamentos pode ter sido causada pelo menor VPD durante esse período (Figura 8d).

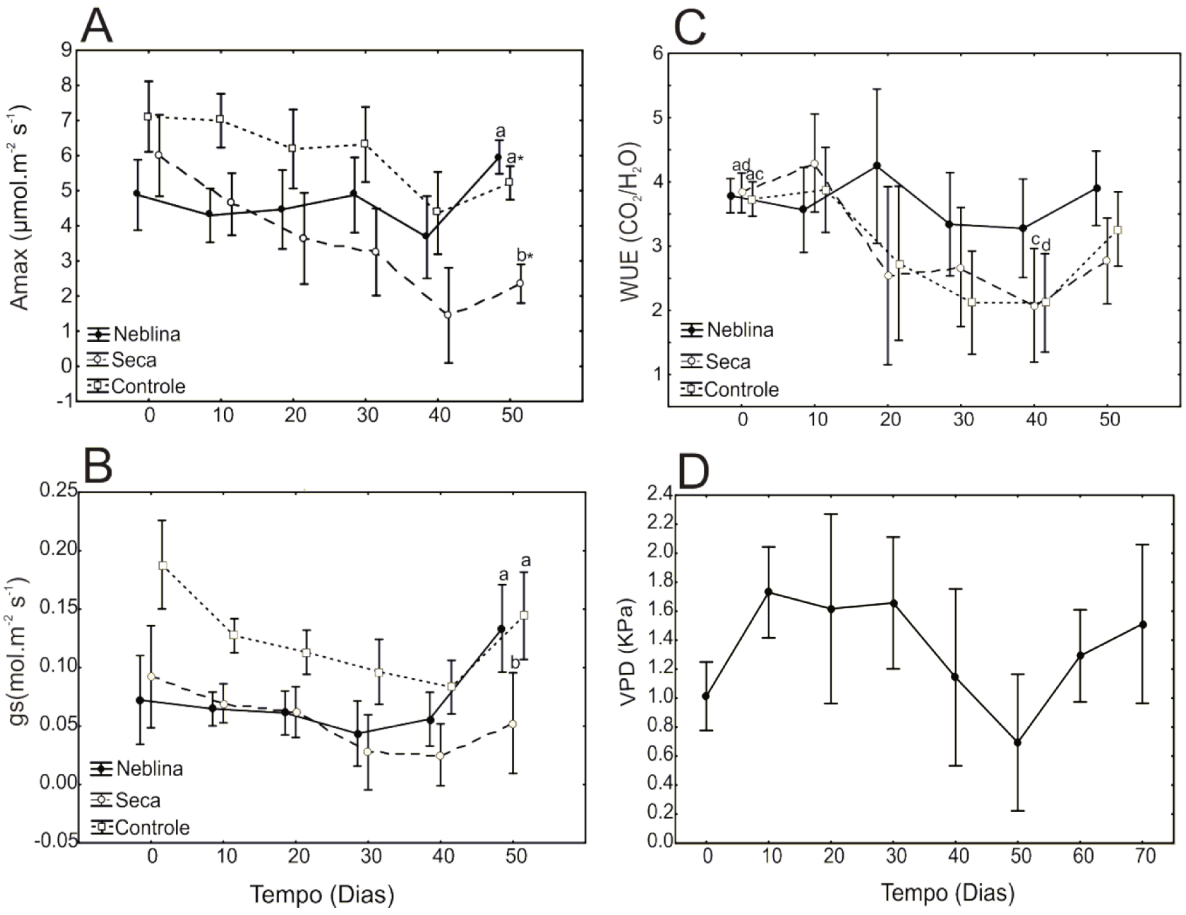


Figura 8. Efeito da neblina na manutenção das trocas gasosas de *D brasiliensis* ao longo do primeiro experimento em casa de vegetação. O número de amostras para todos os gráficos de trocas gasosas é quatro (exceto para o tratamento de seca, no qual o número amostral é três). **a)** Taxa de assimilação máxima **(**A_{max}) ao longo do primeiro experimento. Os pontos são as médias aritméticas de cada tratamento e as barras representam o desvio padrão.

Letras diferentes indicam p<0,05 no teste *post-hoc,* o asterisco (*) representa p=0,068. (nem todas as diferenças encontradas no teste *post-hoc* estão representadas no gráfico, maiores informações no texto). **b)** Condutância estomática máxima (gs_{max}) ao longo do primeiro experimento. Letras diferentes indicam p<0,05 no teste *post-hoc*. **c)** Eficiência de uso de água (WUE) ao longo do primeiro experimento **d)** Déficit de pressão de vapor (VPD) durante o primeiro experimento. Os pontos são a média aritmética de 10 dias e as barras o desvio padrão. Os dados são provenientes de um sensor que registrava a umidade e temperatura do ar dentro da casa de vegetação a cada 30 minutos.

A influencia dos tratamentos nas taxas de trocas gasosas não foi refletida nas taxas de crescimento das plantas. Todos os parâmetros indicativos de crescimento que medimos (ΔSD, ΔH e ΔLA) foram semelhantes entre os tratamentos (KW (ΔSD): H=3,03; GL=2; p>0,05; KW (ΔH): H=2,28; GL=2; p>0,05; KW (ΔLA): H= 2,28; GL=2; p>0,05). Por outro lado, as taxas de sobrevivência variaram ao longo do tempo entre os tratamentos. As plantas submetidas ao tratamento de neblina sobreviveram por mais tempo que as plantas do tratamento de seca (*Cox´s F test*: seca vs neblina F(2,6)=5,278; p<0,05) (Figura 9). Nenhuma planta do grupo controle morreu durante o experimento.

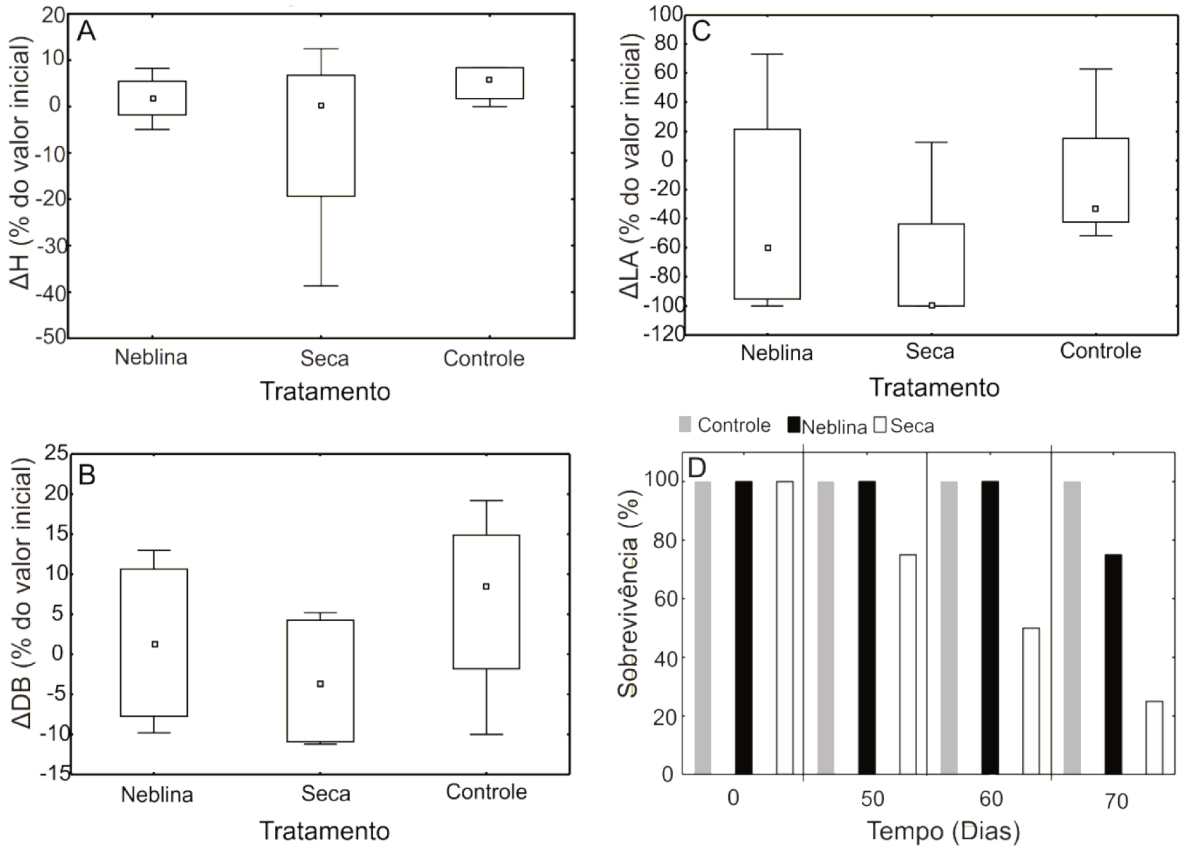


Figura 9. Crescimento e sobrevivência de *D. brasiliensis* no primeiro experimento em casa de vegetação**.** Todas as medidas de crescimento foram relativizadas em função do valor inicial, a fim de facilitar a comparação de crescimento entre indivíduos com diferentes tamanhos iniciais. O número amostral foi quatro para todos os tratamentos. **a)** Diferença entre altura inicial e final (ΔH) entre os tratamentos. O quadrado dentro do Box-plot representa à mediana, a área ao redor da mediana representa 25-75% dos percentis, e as barras verticais representam a amplitude da distribuição. Valores negativos indicam que a planta terminou o experimento com uma altura menor do que começou (devido ao ressecamento e perda dos galhos mais finos). **b)** Diferença de diâmetro basal inicial e final (ΔDB) entre os tratamentos. Valores negativos indicam menor diâmetro final do que o inicial (possivelmente devido à perda de água no tronco causado pelo ressecamento). **c)** Diferença entre a área foliar inicial e final **(**ΔLA) entre os tratamentos. Valores negativos indica perda de folhas. **d)** Taxa de sobrevivência das plantas ao longo do experimento.

4. DISCUSSÃO

Em nosso estudo demonstramos que eventos de neblina afetam as relações hídricas de *D. brasiliensis* mediante a inibição da transpiração diurna e noturna e possibilitando a absorção e redistribuição da água da neblina que é interceptada pela copa das árvores. As consequências ecofisiológicas desses processos foram demonstradas em nosso experimento em casa de vegetação, no qual observamos que eventos recorrentes de neblina podem ajudar a manutenção de processos fisiológicos e sobrevivência da planta durante períodos de baixa pluviosidade.

4.1. IMPORTÂNCIA DA NEBLINA NAS RELAÇÕES HÍDRICAS DE D. BRASILIENSIS

A absorção pela parte aérea das plantas e redistribuição da água interceptada pela copa até as raízes foram os principais processos observados em *D. brasiliensis* durante a exposição a eventos de neblina. A via exata de entrada da água em *D. brasiliensis* não foi identificada em nosso experimento. Lima (2010) mostrou através de experimentos com traçadores apoplásticos e isotópicos que *D. brasiliensis* apresenta capacidade de absorção de água pelas folhas. Entretanto, como sob determinadas circunstâncias porções de ramos também podem absorver água (Katz *et al.* 1989), não podemos descartar a possibilidade de que outras partes da porção aérea da planta também estejam envolvidas nesse processo.

Embora dois estudos recentes já tenham obtidos evidências de redistribuição de água da neblina em espécies de árvores de regiões temperadas (Burgess & Dawson 2004, Nadezhdina *et al.*. 2010) nosso estudo demonstrou o fenômeno em uma espécie de floresta nebular tropical, ecossistemas que podem cobrir uma área de até 215.000 km^2 (cerca de

1.5% da área de florestas tropicais mundial) (Scatena *et al.* 2010) e são considerados particularmente importantes no ciclo hidrológico regional devido a sua capacidade interceptação de água de neblina (Bruijnzeel 1990). Nossos resultados também confirmam de que a reversão do fluxo de seiva caulinar pode se estender até as raízes da planta, e que essa água absorvida pode ter um papel inclusive no balanço hídrico do solo próximo às raízes da planta. Além disso, nossos dados nos permitem fazer algumas inferências sobre os fatores abióticos envolvidos no controle desse processo.

Nosso estudo foi o primeiro a demonstrar o processo de redistribuição de neblina em indivíduos adultos e em condições de campo de uma espécie de angiosperma. Apesar de ser uma angiosperma *D. brasiliensis* possui um sistema hidráulico composto por traqueídeos, da mesma forma que gimnospermas. Dessa forma, todas as observações de redistribuição hidráulica de neblina até hoje foram feitas em plantas que não possuem elementos de vasos de xilema. Entretanto, traqueídeos e elementos de vaso de tamanhos semelhantes compartilham diversas propriedades hidráulicas (Sperry 2003) e redistribuição hidráulica entre camadas de solo já foi amplamente observada tanto em plantas com traqueídeos como em plantas com elementos de vaso (Oliveira *et al* 2005; Nadezhdina *et al*., 2010). Logo, o processo de redistribuição hidráulica de neblina pode não ser restrito a grupos filogenéticos específicos e também, teoricamente, pode ocorrer independentemente da planta possuir elementos de vasos de xilema ou traqueídeos. Isso pode indicar que a redistribuição hidráulica de neblina pode ser um processo bastante comum em plantas, assim como redistribuição hidráulica entre camadas de solo.

Nossas observações indicam que a água absorvida pelas folhas alcançava até as raízes da planta (Figura 2a). Esse resultado reforça a visão de que a água absorvida pelas folhas é de fato transportada pela planta em direção ao solo e não é apenas usada na reidratação de folhas e partes aéreas, e na recarga do xilema. A água que chegou até as raízes pode ter sido usada para reidratar os tecidos radiculares e/ou liberada no solo próximo as raízes, como acontece em processos de redistribuição hidráulica entre camadas de solo (Burgess *et al.*, 1998; Caldwell & Richards, 1989). A redistribuição hidráulica de água de neblina para o solo já foi sugerida por Nadezhdina e colaboradores (2010). A liberação da água na rizosfera pode ser inferida não apenas pelos dados de VWC e ΨPD (uma vez que esses padrões também podem ser atribuídos à supressão da transpiração noturna pela neblina e pela simples absorção foliar direta da neblina) (Figura 7ab), mas também pelo fato de que a maioria das plantas não possui mecanismos retificadores de fluxo nas raízes, capazes de evitar a saída de água da raiz para o solo (se este apresentar um potencial hídrico menor do que a raiz) (Caldwell *et al.* 1998). Como em nossas observações, em diversas ocasiões, o solo estava seco o suficiente para impulsionar uma reversão no fluxo de seiva pelo caule e raízes da planta, é plausível assumir que o gradiente de potencial também foi grande o suficiente para impulsionar o movimento de água das raízes para o solo. Embora nós tenhamos frequentemente observado aumentos no VWC do solo próximo as raízes das árvores monitoradas em campo durante, ou logo após eventos de neblina, nós não podemos identificar qual é a contribuição da redistribuição hidráulica de neblina e qual é a contribuição do gotejamento da água que é interceptada pela planta em nossas observações. Para confirmar o transporte e liberação de água na rizosfera da planta, nós

também realizamos um experimento com traçadores isotópicos. Nós submetemos a porção aérea de indivíduos jovens de *D. brasiliensis* a nebulizações com água enriquecida em deutério (δD= ~400‰) e coletamos amostras de solo próximo às raízes da planta após a nebulização. Os resultados desse teste ainda estão sendo analisados.

A disponibilidade de água no solo superficial foi um importante determinante dos padrões da redistribuição hidráulica da neblina em nossas observações. O processo de absorção e redistribuição de água da neblina é mais intenso e frequente durante períodos de baixo VWC (Figura 4), o que corrobora a hipótese de que o fluxo reverso durante eventos de neblina é impulsionado pela diferença de potencial hídrico entre solo e atmosfera. A relação entre VWC e V noturno durante eventos de neblina (Figura 3) sugere que o ponto no qual a diferença de potencial hídrico é alta o suficiente para impulsionar o fluxo reverso na planta estudada foi quando o solo apresentou um conteúdo volumétrico de água de por volta de 0,128 cm^3cm^{-3}. O gradiente de potencial hídrico necessário para impulsionar o fluxo de seiva provavelmente é diferente para cada individuo de *D. brasiliensis* (devido a particularidades do sistema hidráulico de cada planta que influenciam a resistência ao fluxo de seiva, como quantidade de vasos cavitados e heterogeneidades nos vasos de xilema). Entretanto, o valor de VWC que estimamos como o limiar necessário para existência de reversão de fluxo no xilema é bastante próximo do que observamos em nosso experimento em casa de vegetação, quando o VWC do solo da planta nebulizada se manteve próximo de 0,13 cm^3cm^{-3} (Figura 7a). Isto pode indicar que quando o VWC caia a níveis inferiores a 0,13 cm^3cm^{-3} durante nosso experimento em casa de vegetação a planta apresentava fluxos reversos mais intensos e recarregava o solo até esse limiar. Entretanto, a partir desse limiar

os fluxos inversos não eram fortes o suficiente (ou simplesmente não ocorriam) para promover um aumento do VWC do solo. A despeito da relação negativa encontrada entre VWC e magnitude de reversão de fluxo, é plausível supor que durante períodos prolongados de seca esse processo seria menos intenso devido à ruptura do contato entre raiz e solo (Caldwell *et al.* 1998).

O controle que a disponibilidade hídrica exerce sobre processos de redistribuição hidráulica entre camadas de solo é amplamente reconhecido (Ryel *et al*. 2002, Warren *et al.* 2007). Diversos modelos matemáticos que descrevem a redistribuição hidráulica entre camadas de solo, consideram a diferença de potencial hídrico entre as camadas de solo e a condutância na interface solo-raiz como os principais fatores controladores da redistribuição hidráulica (Neumann & Cardon 2012). Nossos resultados sugerem que a redistribuição hidráulica de neblina possui alguns fatores controladores em comum com a redistribuição hidráulica entre camadas de solo, como a diferença de potencial hídrico ao longo do SPAC. A condutância na interface raiz-solo provavelmente também é importante para a redistribuição de neblina, uma vez que a água se move da raiz para o solo. Entretanto, como a redistribuição de neblina também envolve a porção aérea da planta, fatores como condutividade na interface folha-atmosfera e condutividade e capacitância da porção aérea da planta devem ser examinados mais profundamente.

O papel da neblina na inibição da transpiração diurna e noturna de *D. brasiliensis* também parece desempenhar um papel importante nas relações hídricas da espécie. *D. brasiliensis* apresentou taxas de fluxo de seiva noturno durante noites com alto VPD de até

15% da taxa máxima de transpiração diurna (Figura 5a). Essas taxas de fluxo de seiva noturno são comparáveis às taxas de outras espécies de florestas tropicais, como observado por Dawson *et al* (2007), em que as espécies tropicais monitoradas alcançavam em média 16% das taxas transpiratórias diurnas. Embora esses valores possam ser importantes para o uso de água total da planta, algumas espécies tropicais podem apresentar taxas muito mais altas de transpiração noturna como mostrado por Rosado (2012). Mesmo outras espécies do gênero Drimys apresentam taxas de transpiração noturna mais altas do que *D. brasiliensis*. *D. granadensis* pode usar mais água a noite do que durante o dia (transpirando em média 1,75 mmol $m^{-2} s^{-1}$ durante a noite e menos do que 1,5 mmol $m^{-2} s^{-1}$ durante o dia) (Feild & Holbrook 2000). *D. brasiliensis* apresentou taxas de transpiração noturnas mais altas durante períodos de maior disponibilidade hídrica. A diminuição da transpiração noturna quando há restrições na disponibilidade de água no solo é um fenômeno que já foi descrito em diversas outras espécies de diversos ecossistemas (Dawson *et al.* 2007, Howard & Donovan 2007, Zeppel *et al.* 2011). Essa diminuição pode ser atribuída à redução da condutância estomática durante períodos de baixa disponibilidade hídrica no solo. Esses resultados reforçam a idéia de que transpiração diurna e noturna compartilham alguns mecanismos controladores básicos (Mott & Peak, 2010), embora a intensidade com que esses fatores afetem a transpiração diurna e noturna possa variar (Rosado *et al.* 2012). Nossa observação de que *D. brasiliensis* pode restringir a condutância estomática noturna contrastam com observações feitas por Feild (1998) que sugerem ausência de controle estomático em uma espécie filogeneticamente próxima (*Drimys winteri*) devido à presença de "plugs" estomáticos que evitam o fechamento estomático quando a demanda atmosférica

é alta. Como *D. brasiliensis* também apresenta plugs estomáticos, essas duas espécies podem diferir quanto ao funcionamento dos plugs estomáticos. Entretanto, assim como a transpiração diurna é um processo complexo, regulado por diversos fatores, a transpiração noturna também pode ser (Rosado *et al.* 2012). A redução que observamos na transpiração e condutividade noturna durante períodos de menor disponibilidade hídrica podem ter sido causadas por outros fatores que não estejam diretamente relacionados com controle estomático. Uma possibilidade é a que a condutividade da planta tenha sido reduzida durante períodos de escassez de água no solo devido a fatores hidráulicos, como por exemplo, a cavitação de vasos do xilema. Embora o significado funcional da transpiração noturna ainda não seja completamente esclarecido, para *D. brasiliensis*, essa regulação na transpiração noturna, mostra que a espécie possui estratégias de uso de água distintas ao longo do ano. Durante períodos secos, *D. brasiliensis* é bastante conservador quanto ao de uso de água, controlando a perda de água por transpiração noturna e absorvendo uma maior quantidade de água de eventos de neblina do que durante períodos chuvosos.

A supressão da transpiração diurna por eventos de neblina que observamos tanto durante eventos curtos quanto longos de neblina (Figura 5), também pode possuir importantes consequências na ecologia de *D brasiliensis*. Falhas no sistema hidráulico das plantas são uma das principais causas de mortalidade em plantas, inclusive em ambientes tropicais (McDowell *et al.* 2008) e são causadas pela ruptura do fluxo de água no xilema da planta ou na rizosfera devido à cavitação. Como a cavitação dos vasos do xilema depende da pressão negativa a que a coluna de água no xilema está sujeita (Tyree & Sperry 1989), períodos no qual o solo está seco e a atmosfera apresenta uma alta demanda, aumentam a

chance de cavitação dos vasos das plantas. Como a ocorrência de neblina diminui (ou até mesmo inverte) a diferença de potencial hídrico entre o solo e a atmosfera, eventos de neblina no inverno podem contribuir para a manutenção da condutividade do sistema hidráulico de *D. brasiliensis*. Além disso, a reidratação de tecidos da planta, da rizosfera e manutenção da água no solo podem contribuir para evitar a formação de gradientes de potenciais hídricos nocivos ao sistema hidráulico de *D. brasiliensis* durante os dias próximos ao evento de neblina. A hidratação da raiz e da rizosfera com a redistribuição da água da neblina, podem possuir um papel particularmente importante na manutenção da integridade do sistema hidráulico de *D. brasiliensis* durante o período seco. Uma vez que a dessecação e encolhimento da raiz podem formar lacunas de ar entre a raiz e o solo, o que cria uma forte resistência ao movimento de água entre a planta e o solo (Huck *et al.* 1970).

4.2 CONSEQUÊNCIAS ECOFISIOLÓGICAS

Nebulizações noturnas favoreceram a manutenção das atividades fisiológicas em indivíduos de *D. brasiliensis* (Figura 8) mesmo sem irrigação via solo. Esse favorecimento pode ter sido resultado da manutenção da disponibilidade de água no solo das plantas que eram expostas ao tratamento com neblina (Figura 7ab). A manutenção da água no solo das plantas submetidas a nebulizações noturnas pode ser atribuída a três mecanismos principais: Inibição da transpiração noturna, que pode representar uma porção significativa do uso de água total em *D. brasiliensis* (Figura 5a). Absorção e redistribuição da água da neblina para a rizosfera da planta (Figura 2). E por fim, a diminuição da quantidade de água proveniente do solo usado pela planta durante o dia, uma vez que parte da água transpirada

pode ser proveniente da água de neblina armazenada durante a noite nos tecidos da planta. Scholz *et al* (2008) mostra que boa parte (16-33%) da água transpirada por espécies neotropicais pode ser proveniente da água armazenada no interior da planta.

Entretanto, Simonin (2009) mostra que o desacoplamento do status hídrico *de S. sempervirens* da disponibilidade de água no solo pela neblina também podem favorecer a manutenção dos processos fisiológicos da planta. Nossas observações demonstraram que indivíduos de *D. brasiliensis* nebulizados apresentavam maiores valores de ΨPD do que plantas não nebulizadas para um mesmo valor de VWC (Figura 7c). Esse resultado indica um desacoplamento do status hídrico das folhas do status hídrico do solo. Logo, as folhas estavam usando água da neblina para manterem seu potencial hídrico mais alto do que o potencial hídrico do solo permitiria. Isso também pode explicar à manutenção das atividades fisiológicas das plantas expostas a neblina. A principal diferença no modo em que *D. brasiliensis* e *S. sempervirens* usam a água da neblina é que *D. brasiliensis* além de usar a água da neblina para reidratar suas folhas, também redistribui a água da neblina ao longo dos demais tecidos da planta, possivelmente alcançando até mesmo a rizosfera.

A despeito da manutenção de processos fisiológicos das plantas nebulizadas em níveis semelhantes aos do tratamento controle, não observamos diferenças no crescimento das plantas entre os tratamentos (Figura 9abc). Uma possível explicação para esse resultado é que *D. brasiliensis* não apresenta crescimento rápido o suficiente para observamos o efeito dos tratamentos na escala temporal do experimento (70 dias). Ecossistemas de altitude são considerados ecossistemas de baixa produtividade (Bruijnzeel & Veneklaas

1998) e espécies de alta altitude frequentemente apresentam características escleromórficas quando comparadas com plantas de baixa altitude (Korner *et al.* 1989), tais características frequentemente são associadas com menores taxas de crescimento (Wright *et al.* 2004). Devido à diferença entre A_{max} e gs_{max} entre os tratamentos, é possível que se o experimento tivesse se prolongado por um período maior de tempo teríamos observado diferenças nas taxas de crescimento entre os tratamentos. Entretanto, é importante considerar que as medidas de crescimento que fizemos não refletem o incremento de biomassa em algumas partes das plantas, como raízes. Estudos sugerem que espécies de florestas nebulares investem uma fração considerável do carbono assimilado no crescimento e manutenção de seus sistemas radiculares (Bruijnzeel & Veneklaas 1998, Tanner 1980).

Ainda assim, nossos tratamentos foram eficientes para demostrar à importância da neblina para sobrevivência de *D. brasiliensis* durante períodos secos (Figura 8d). Devido ao baixo potencial hídrico foliar (Figura 6b) apresentado pelas plantas antes de morrerem e pela morte ter acontecido em um período relativamente curto de tempo, é possível que a falha do sistema hidráulico da planta tenha sido o principal fator responsável pela mortalidade. Considerando que mortalidade por falha hidráulica é mais frequentemente observado em plantas pequenas (Williams *et al.* 1997; Sparks & Black 1999) é pouco provável que nossos resultados em casa de vegetação possam ser extrapolados diretamente para plantas adultas em campo. Entretanto, é plausível assumir que indivíduos adultos de *D. brasiliensis* expostos a eventos de seca serão mais vulneráveis a cavitação se não houver neblina, e isso pode causar uma queda no desempenho ecofisiológico da planta. A

mortalidade de plantas jovens também pode indicar que a neblina pode ser um fator importante no estabelecimento, e consequentemente na distribuição da espécie.

O efeito que observamos da neblina sobre as taxas de assimilação e sobrevivência das plantas contrastam com a visão de que a alta repelência de água foliar é um atributo selecionado em ambientes úmidos (Smith & McClean, 1989), devido ao efeito inibitório que a formação de um filme de água sobre a superfície da folha pode ter sobre as taxas de trocas gasosas da planta (Smith & McClean, 1989). Entretanto, nossos resultados mostram que sob certas condições, como quando a baixa pluviosidade é o principal limitante da taxa de assimilação das plantas, a presença de neblina pode favorecer a manutenção das atividades fisiológicas da planta. *D. brasiliensis* pode apresentar o mesmo mecanismo sugerido por Feild (1998) que sugere que os plugs estomáticos podem evitar a formação de um filme de água sobre os estômatos de *D. winteri.* Ainda assim, é possível que imediatamente durante o evento de neblina ocorra um declínio nas taxas de assimilação, devido à limitação de luz (Graham *et al.* 2003). Esse declínio deve ser compensado pela reidratação dos tecidos e/ou solo, o que permite uma maior taxa de assimilação logo após os eventos de neblina. Outros estudos (Rosado *et al* 2010, Letts & Mulligan 2005) também obtém resultados que contrastam com a visão de que alta repelência de água foliar é um atributo selecionado em ambientes úmidos. Tais estudos mostram que plantas de ambientes mais secos podem ser mais hidrofóbicas do que plantas de ambientes mais úmidos, corroborando a visão de que a repelência de água foliar pode estar relacionada a outros fatores além de evitar a formação de um filme de água sobre a superfície da folha.

Devemos considerar ainda que a hidrofobicidade da cutícula foliar é um atributo bastante dinâmico e que pode apresentar grandes alterações em um curto período dependendo das condições ambientais (Schreiber *et al.* 2003). Logo, é possível que plantas possuam um mecanismo de ajuste da repelência de suas cutículas foliares em determinadas estações. Os efeitos a curto e longo prazo da neblina na repelência foliar e nas relações de carbono da vegetação é um assunto que ainda merece maiores investigações.

5. CONCLUSÃO

Em nosso estudo mostramos que a neblina pode influenciar diversos aspectos da ecologia e do funcionamento de *D. brasiliensis*. Como essa espécie é frequentemente encontrada em matas de altitude (Lorenzi & Matos 2002) é possível que eventos de neblinas frequentes sejam um dos fatores que expliquem a distribuição dessa espécie, assim como a neblina é um dos fatores determinantes na distribuição de outras espécies que usam a neblina como fonte de água, como as Sequóias na região costeira da Califórnia (Johnstone & Dawson 2010). Uma vez que cenários climáticos futuros previstos por modelos de circulação global (GCM's) para regiões de montanhas tropicais sugerem que haverá uma elevação na altitude média de formação das nuvens (Still *et al.*. 1999). Matas nebulares na Serra da Mantiqueira podem estar sujeitas a grandes alterações em sua composição e funcionamento em um futuro próximo.

Diversos estudos recentes têm mostrado que plantas apresentam uma grande diversidade em seus modos de aquisição e transporte de água (Nadezhdina *et al.*. 2010, Limm *et al.* 2009, Nadezhdina *et al.*. 2009, Dawson *et al.* 2007, Dawson & Burgess 2004).

Nosso estudo indica que plantas podem transportar a água absorvida por suas folhas até as raízes e rizosfera, o que ilustra mais uma faceta da diversidade de uso de água em plantas. Nossos resultados ainda reforçam a idéia proposta por Simonin (2009) de que o SPAC deve ser visto como um contínuo entre todas as possíveis fontes de água e não apenas um modelo unidirecional.

As consequências ecológicas e ecossistêmicas desse processo de redistribuição hidráulica ainda merecem maiores investigações. É possível que este processo seja importante tanto na autoecologia de espécies de altitude quanto na em interações inter- e intraespecíficas em comunidades de altitude, da mesma forma que a redistribuição hidráulica tradicional (Dawson 1993). Embora já se saiba que diversas comunidades possam usar a neblina como fonte de água (Dawson 1998, Cavelier *et al.* 1996), é importante entender o mecanismo exato pelo qual as plantas adquirem e usam a água, uma vez que mecanismos diferentes de aquisição podem ter diferentes consequências para a própria planta e para o ecossistema. O processo de redistribuição de neblina e a interceptação e gotejamento de neblina podem possuir efeitos bastante distinto no balanço hidrológico do ecossistema, algumas dessas diferenças são: A água redistribuída para o solo está menos sujeita a evaporação nas camadas mais superficiais de solo, então de forma semelhante à redistribuição hidráulica entre camadas de solo, a água pode ser estocada no solo e ficar disponível para a vegetação por mais tempo (Burgess *et al.* 2001c, Ryel *et al.* 2003). A água redistribuída não está sujeita a interceptação e captação por espécies de sub-bosque, como Bromélias que são bastante comuns nas matas nebulares da área de estudo. Por fim, a reidratação da rizosfera durante períodos secos pode influenciar a aquisição de

nutrientes, prolongar a longevidade de raízes e facilitar a interação com micorrizas e outros microrganismos associados à rizosfera, assim como a redistribuição hidráulica entre camadas de solo (Richard & Caldwell 1987).

Antes que possamos fazer extrapolações a respeito da importância do processo de redistribuição de neblina em escalas maiores, é necessário que mais estudos sejam feitos a fim de determinar o quão comum esse processo é em comunidades de altitude. Também é necessário investigar a existência de caracteres funcionais e hidráulicos que possibilitem e/ou limitem a ocorrência esse processo. Dependendo de quão generalizado esse processo for em comunidades de altitude é possível especular que esse tipo de redistribuição pode ter um papel em ecossistemas frequentemente expostos a eventos de neblina tão importante quanto a redistribuição hidráulica entre camadas de solo possui em outros ecossistemas (Lee *et al.* 2005).

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abramoff M.D., Magalhaes P.J. Ram S.J. (2004) Image Processing with ImageJ. *Biophotonics International* 11: 36-42.

Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D.D., Hogg E.H., Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Allard G., Running S.W., Semerci A., Cobb N (2010) A global overview of drought and heat-induced treemortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259:660-684.

Boucher J.F., Munson A.D., Bernier P.Y. (1995) Foliar absorption of dew influences shoot water potential and root-growth in *Pinus strobus* seedlings. *Tree Physiol* 15:819–823

Breshears D.D., McDowell N.G., Goddard K.L., Dayem K.E., Martens S.N., Meyer C.W., Brown K.M. (2008) Foliar absorption of intercepted rainfall improves woody plant water status most during drought. *Ecology* 89:41–47

Brown M.B., de la Roca I., Vallejo A., Ford G., Casey J., Aguilar B., R. Haacker (1996) A Valuation analysis of the Role of Cloud Forests in Watershed Protection. Sierra de las Minas Biosphere Reserve, Guatemala and Cusuco N.P., Honduras. RARE Center for Tropical Conservation, Philadelphia, U.S.A.

Burgess S.O., Adams M.A., Turner N.C., Ong C.K. (1998) The redistribution of soil water by tree root systems. *Oecologia* 115:306–311.

Burgess S.S.O., Adams M.A., Bleby T.M. (2000) Measurement of sap flow in roots of woody plants: a commentary. *Tree Physiology* 20: 909–913.

Burgess S.S.O., Adams M.A., Turner N.C., White D.A., Ong C.K. (2001c) Tree roots: conduits for deep recharge of soil water. *Oecologia* 126: 151-161.

Burgess S.S.O. & Dawson T.E. (2004) The contribution of fog to the water relations of Sequoia sempervirens (D. Don): foliar uptake and prevention of dehydration. *Plant, Cell and Environment* 27: 1023–1034

Burgess S.S.O., Dubinsky E., Dawson T.E. (2001a) The role of fog in the ecology and water relations of coast redwood Sequoia sempervirens. In *Second International Conference on Fog and Fog Collection,* pp. 121–124. IDRC, St Johns Newfoundland.

Burgess S.S.O., Adams M.A., Turner N.C., Ong C.K., Khan A.A.H., Beverly C.R, Bleby T.M. (2001b) Correction: an improved heat pulse method to measure low and reverse rates of sap flow in woody plants. *Tree Physiology* 21: 1157.

Bruijnzeel L.A. (1990) Hydrology of moist tropical forests and effects of conversion: a state of knowledge review. *IHP-UNESCO Humid Tropical Programme*, Paris, France.

Bruijnzeel. L.A., Kappelle M., Mulligan M., Scatena F.N. (2010) Tropical Montane cloud forests: state of knowledge and sustainability. Perspectives in a changing world. In Tropical Montane Cloud Forests. Science for Conservation and Management. Bruijnzeel L.A., Scatena F.N., Hamilton L.S. (eds). Cambridge University Press: Cambridge, UK. pp: 691–740.

Bruijnzeel. L.A. and J. Proctor (1995) Hydrology and biogeochemistry of tropical montane cloud forests: what do we really know? In: Tropical Montane Cloud Forests. Ecological Studies 110, Hamilton, L.S., Juvik, J.O. and F.N. Scatena (eds). Springer Verlag, NewYork, pp. 38-78.

Bruijnzeel L. A. & Veneklaas E.J. (1998) Climatic conditions and tropical montane forest productivity: The fog has not lifted yet. *Ecology* 79:3-9

Caldwell M.M. & Richards J.H. (1989) Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. *Oecologia* 79:1–5.

Caldwell M.M., Dawson T.E., Richards J.H. (1998) Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia* 113:151-161.

Cavelier J., Solis D., Jaramillo M.A. (1996) Fog interception in montane forests across the central cordillera of Panamá. *Journal of Tropical Ecology* 12:357-369.

Chu P-S. (1989) Hawaiian Drought and the Southern Oscillation. *Int.J.Clim.*9: 619–631

Churkina G. & S.W. Running (1998) Contrasting Climatic Controls on the Estimated Productivity of Global Terrestrial Biomes. *Ecossytems* 1:206-215.

Costanza R., d'Arge R., Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O'Neill R.V., Paruelo J., Raskin R.G., Sutton P., Belt M. (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.

Cushman J.C. (2001) Crassulacean Acid Metabolism. A Plastic Photosynthetic Adaptation to Arid Environments. *Plant Physiology* 127:1439-1448

Dawson T.E.(1993) Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95:565-574

Dawson T.E. (1998) Fog in the California redwood forest: ecosystem inputs and use by plants. *Oecologia* 117:476-485.

Dawson T.E., Burgess S.S.O., Tu K.P., Oliveira R.S., Santiago L.S., Fisher J. B., Simonin K.A. & Ambrose A.R. (2007) Nighttime transpiration in woody plants from contrasting ecosystems. *Tree Physiology* 27: 561-575.

DeLay J.K. & Giambelluca T.W. (2010) History of cloud water interception research in Hawaii. In Tropical Montane Cloud Forests: Science for Conservation and Management, Bruijnzeel L.A., Scatena F.N., Hamilton L.S. (eds). Cambridge University Press: Cambridge, UK. pp: 332–341

Feild T.S., Zwieniecki M.A., Donoghue M.J., Holbrook N.M. (1998) Stomatal plugs of Drimys winteri (Winteraceae) protects leaves from mist but not drought. *Proc Natl Acad Sci* 95: 14256–14259

Feild T.S. & Holbrook N.M. (2000) Xylem sap flow and stem hydraulics of the vesselless angiosperm Drimys granadensis (Winteraceae) in a Costa Rican elfin forest. *Plant, Cell and Environment* 23: 1067-1077.

Feild T.S., Brodribb T., Holbrook N.M. (2002) Hardly a relict: Freezing and the evolution vesselless wood in winteraceae. *Evolution* 56: 464-478.

Frumau K.F.A., Burkard R., Schimd S., Bruijnzeel L.A., Tobón C., Calvo-Alvarado J.C. (2011) A comparison of the performance of three types of passive fog gauges under conditions of wind-driven fog and precipitation. *Hydrological Processes* 25:374-383.

Graham E.A., Mulkey S.S., Kitajima K., Phillips N.G., Wrigh S.J. (2003) Cloud cover limits net CO2 uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. *Proc Natl Acad Sci* 100:572-576

Hamilton L.S., Juvik J.O., Scatena, F.N.(eds.) (1995) Tropical Montane Cloud Forests, Springer-Verlag, NewYork, p.407.

Howard A.R. & Donovan L.A. (2007) Helianthus nighttime conductance and transpiration respond to soil water but not nutrient availability. *Plant Physiol* 143: 145–155

Huck M.G., Klepper B., Taylor H.M. (1970) Diurnal variations in root diameter. *Plant Physiol* 45:529-530

Jarvis A & Mulligan M. (2011) The climate of cloud forests. *Hydrological Processes* 25: 327-343.

Johnstone A.J. & Dawson T.E. (2010) Climatic context and ecological implications of summer fog decline in the coast redwood region. *Proc Natl Acad Sci* 107:4533-4538

Jones H.G. (1992) Plants and microclimate, a quantitative approach to plant physiology, 2nd Edn. Cambridge University Press, Cambridge, UK, p. 428.

Katz C., Oren R., Schulze E.-D. & Milburn J.A. (1989) Uptake of water and solutes through twigs of *Picea abies* (L.) Karst. *Trees* 3:33-37.

Korner C., Neumayer M., Pelaez-Menendez-Riedl S., Smeets-Scheel A. (1989) Functional morphology of mountain plants. *Flora* 182:353–383.

Lambers, H., F.S. Chapin, T.J. Pons (2008) Plant Physiological ecology second edition. Springer Science + BusinessMedia, LLC. pp:163-164.

Lee J., Oliveira R.S., Dawson T.E., Fung I. (2005) Root functioning modifies seasonal climate. *Proc Natl Acad Sci* 102:17576-17581.

Letts M.G. & Mulligan M. (2005) The impact of light quality and leaf wetness on photosynthesis in north-west Andean tropical montane cloud forest. *Journal of Tropical Ecology* 21:549-557.

Leuschner, C. (2000) Are high elevations in tropical mountains arid environments for plants? *Ecology* 81(5): 1425-1436.

Lima A.L. (2010) O papel ecológico da neblina e a absorção foliar de água em três espécies lenhosas de matas nebulares, SP- Brasil. Tese mestrado. Unicamp.

Limm E.B., Simonin K.A., Bothman A.G., Dawson T.E. (2009) Foliar water uptake: a common water acquisition strategy for plants of the redwood forest. *Oecologia* 161:449–459.

Lorenzi H. & Matos F.J.A. (2002) Plantas medicinais no Brasil nativas e exóticas. 512p. Instituto Plantarum, Nova Odessa/SP – Brasil.

Maherali H., Pockman W.T., Jackson R.B. (2004) Adaptative variations in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology* 85(8): 2184-2199.

Meireles L.D., Shepherd G.L., Kinoshita L.S. (2008) Variações na composição florística e na estrutura fitossociológica de uma floresta ombrófila densa alto-montana na Serra da Mantiqueira, Monte Verde, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 31: 559-574.

McDowell N., Pockman W.T., Allen C.D., Breshears D.D., Cobb N., Kolb T., Plaut J., Sperry J., West A., Willians D.G., Yepez E.A. (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178:719-739.

Mott K.A. & Peak, D. (2010) Stomatal responses to humidity and temperature in darkness. *Plant, Cell and Environment* 33: 1084–1090.

Mulligan M. (2010) Modeling the tropics-wide extent and distribution of cloud forest and cloud forest loss, with implications for conservation priority. In Tropical Montane Cloud Forests. Science for Conservation and Management, Bruijnzeel L.A., Scatena F.N., Hamilton L.S.(eds) Cambridge University Press: Cambridge,UK. pp: 14–38

Nadezhdina N., Steppe K., De Pauw D.J.W., Bequet R., Cermak J., Ceulemans R. (2009) Stem-mediated hydraulic redistribution in large roots on opposing sides of a Douglas-fir tree following localized irrigation. *New Phytologist* 184:932–943

Nadezhdina N., David T.S., David J.S., Ferreira M.I.,Dohnal M., Tesar M., Gartner K., Leitgeb E., Nadezhdin E., Cermak J., Jimenez M.S., Morales D.(2010) Trees never rest: the multiple facets of hydraulic redistribution. *Ecohydrology* 3:431-4441

Nepstad C.D., Carvalho C.R., Davidson E.A., Jipp P.H., Lfebvre P.A., Negreiros G.H., Silva E.D., Stone T.A., Trumbore S.E., Vieira S. (1994) The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature* 372: 666-669

Neumann R.B. & Cardon Z.G. (2012) The magnitude of hydraulic redistribution by plant roots: a review and synthesis of empirical and modeling studies. *New phytologist* 194: 337-352.

Oliveira R.S., Dawson T.E., Burgess S.S.O. (2005) Evidence for direct water absorption by the shoot of the desiccation-tolerant plant *Vellozia flavicans* in the savannas of central Brazil. *J Trop Ecol* 21:585–588

Richards J.H. & Caldwell M.M. (1987) Hydraulic lift: substantial nocturnal water transport between soil layers by Artemisia tridentata roots. *Oecologia* 73:486–489.

Ritchie G.A. & Hinckley T.M. (1975) The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Advan. Ecol. Res.* 9:165-253.

Rosado B.H.P., Oliveira R.S., Aidar M.P.M. (2010) Is leaf water repellency related to vapor pressure and crown exposure in tropical forests? *Acta Oecologica* 36: 645-649

Rosado B.H.P., Oliveira R.S., Joly C.A., Aidar M.P.M., Burgess S.S.O. (2012) Diversity in nighttime transpiration behavior of woody species of the Atlantic Rain Forest, Brazil. *Agricultural and Forest Meteorology* 158: 13-20.

Ryel R.J., Caldwell M.M., Yoder C.K., Or D., Leffler A.J. (2002) Hydraulic redistribution in a stand of Artemisia tridentata: evalution of benefits to transpiration assessed by a simulation model. *Oecologia* 130: 173-184.

Ryel R.J., Caldwell M.M., Leffer A.J., Yoder C.K. (2003) Rapid soil moisture recharge to depth by roots in a stand of *Artemisia tridentata*. *Ecology* 84:757-764.

Safford H.D. (1999). Brazilian Páramos I. An introduction to the physical environment and vegetation of the campos de altitude. *Journal of Biogeography* 26: 693–712.

Scatena F.N., Bruijnzeel L.A., Bubb P., Das S. (2010) Setting the stage. Em *Tropical Montane Cloud Forests. Science for Conservation and Management.* Bruijnzeel L A , Scatena F N , Hamilton L S (eds). Cambridge University Press: Cambridge.

Scholander P.F., Bradstreet E.D., Hemmingsen E.A & Hammel H.T. (1965) Sap pressure in vascular plants: Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science* 148: 339-346.

Scholl M., Eugster W., Burkard R. (2011) Understanding the role of fog in forest hydrology: stable isotopes as tools for determining input and partitioning of cloud water in montane forests. *Hydrological Processes* 25:353-366.

Scholz F.G., Bucci S.J., Goldstein G., Meinzer F.C., Franco A.C., Miralles-Wilhelm F. (2008) Temporal dynamics of stem expansion and contraction in savanna trees: withdrawal and recharge of stored water. *Tree physiology* 28: 469-480.

Schreiber L., Skrabs M., Hartmann K.D., Diamantopoulos P., Simanova E., Santrucek J. (2001) Effect of Humidity on cuticular water permeability of isolated cuticular membranes and leaf disks. *Planta* 214:274-282

Seibert P., Negreiros O.C., Bueno, R.A., Emmerich W. *et al.*. (1975) Plano de manejo do Parque Estadual Campos de Jordão. Boletim Técnico do Instituto Florestal 19, 1-148.

Sidle R.C., Ziegler A.D., Negishi J.N., Nik A.R., Siew R., Turkelboom F. (2006) Erosion processes in steep terrain: truths, myths, and uncertainties related to forest management in Southeast Asia. *Forest Ecology and Management* 224:199–225

Siegel S. & Castellan N.J. (1988). Nonparametric statistics for the behavioral sciences (2nd ed.) New York: McGraw-Hill.

Simonin, K.A., Santiago L.S., Dawson T.E. (2009). Fog interception by Sequoia semper virens (D.Don) crowns decouples physiology from soil water deficit. *Plant, Cell and Environment* 32: 882–889.

Smith W.K. & McClean T.M. (1989) Adaptive relationship between leaf water repellency, stomatal distribution and gas exchange. *American Journal of Botany* 76:465–469.

Sparks J.P. & Black R.A. (1999) Regulation of water loss in populations of Populus trichocarpa: the role of stomatal control in preventing xylem cavitation. *Tree Physiology* 19: 453–459.

Sperry J.S. (2003) Evolution of water transport and xylem structure. *Int. J. Plant Sci* 164: 115-127.

Still C.J., Foster P.N., Schneider S.H. (1999) Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests. *Nature* 398: 608–610.

Stone E.C., Shachori A.Y., Stanley R.G. (1956) Water absorption by needles of Ponderosa pine seedlings and its internal redistribution. *Plant Physiol* 31:120–126.

Tanner E.V.J. (1980) Studies on the biomass and productivity in a series of montane rain forests in Jamaica. *Journal of Ecology* 68:573-588.

Toms J.D. & Lesperance M.L. (2003) Piecewise regression: A tool for identifying ecological thresholds. *Ecology* 84: 2034-2041.

Tyree M.T. & Sperry J.S. (1989) Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology* 40: 19–38.

Van Nieewstadt M.G.L. & Sheil D. (2005) Drought, fire and tree survival in a Borneo rain forest, East Kalimantan, Indonesia. *Journal of Ecology* 93: 191–201.

Walter P.L. (1986) *Vegetação e zonas climáticas*. Tratado de ecologia global. E.P.U. – Brasil.

Warren J.M., Meinzer F.C., Brooks J.R., Domec J.C. & Coulombe R. (2007) Hydraulic redistribution of soil water in two old-growth coniferous forests: quantifying patterns and controls. *New Phytologist* 173: 753-765.

Williams J.E., Davis S.D., Portwood K.A. (1997) Xylem embolism in seedlings and resprouts of Adenostema fasciculatum after fire. *Australian Journal of Botany* 45: 291–300.

Williamson G.B., Laurance W.F., Oliveira A.A., Delamonica P., Gascon C., Lovejoy T.E., Pohl L. (2000) Amazonia tree mortality during the 1997 El Niño drought. *Conservation Biology* 14: 1538–1542.

Wright I.J., Reich, P. B., Westoby M., Ackerly D. D., Baruch Z., Bongers F, Cavender-Bares J., Chapin T., Cornelissen J. H. C., Diemer M., Flexas J., Garnier E., Groom P. K.,Gulias J., Hikosaka K., Lamont B. B., Lee T., Lee W., Lusk C., Midgley J. J., Navas M-L. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 621–827.

Zadroga F. (1981) The hydrological importance of a montane cloud forest area of Costa Rica. In Tropical Agricultural Hydrology, LalR, RussellEW (eds). John Wiley and Sons: NewYork: 59–73.

Zeppel M.J.B., Lewis J.D., Chaszar B., Smith R.A., Medlyn B.E., Huxman T.E., Tissue D.T. (2011) Nocturnal stomatal conductance responses to rising [CO2], temperature and drought. *New phytologist* 193:929-938.