

**GABRIEL DE CASTRO VASCONCELLOS SAENZ**

**“USO DE ÁGUA DE TRÊS ESPÉCIES ARBÓREA DE UMA  
RESTINGA FLORESTAL EM UBATUBA, SP”**

**CAMPINAS**

**2013**



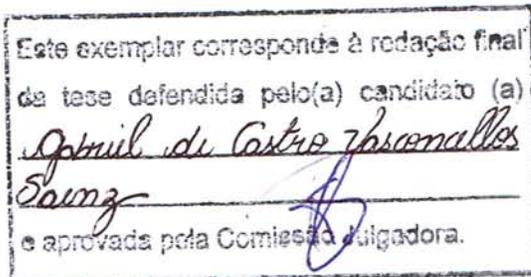
# UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

GABRIEL DE CASTRO VASCONCELLOS SAENZ

## “USO DA ÁGUA DE TRÊS ESPÉCIES ARBÓREA DE UMA RESTINGA FLORESTAL EM UBATUBA, SP”

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da UNICAMP para obtenção do Título de Mestre em Biologia Vegetal.



Orientador: Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira

CAMPINAS,  
2013

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA POR  
MARA JANAINA DE OLIVEIRA – CRB8/6972  
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

Sa16u	<p>Saenz, Gabriel de Castro Vasconcellos, 1985- Uso de água de três espécies arbóreas em uma restinga florestal em Ubatuba, SP / Gabriel de Castro Vasconcellos Saenz. – Campinas, SP: [s.n.], 2013.</p> <p>Orientador: Rafael Silva Oliveira. Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.</p> <p>1. Restingas. 2. Alagamento. 3. Ecofisiologia. 4. Parque Estadual da Serra do Mar (SP). I. Oliveira, Rafael Silva, 1974-. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.</p>
-------	---

Informações para Biblioteca Digital

**Título em Inglês** Water use of three trees species in a restinga forest in Ubatuba, Brazil

**Palavras-chave em Inglês:**

Restingas

Flood

Ecophysiology

Parque Estadual da Serra do Mar (SP)

**Área de concentração:** Ecologia Vegetal

**Titulação:** Mestre em Biologia Vegetal

**Banca examinadora:**

Rafael Silva Oliveira [Orientador]

Pedro Ortman Cavalin

Ricardo Augusto Gorne Viani

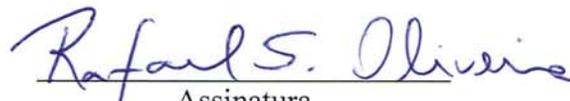
**Data da defesa:** 30-04-2013

**Programa de Pós Graduação:** Biologia Vegetal

Campinas, 30 de abril de 2013

**BANCA EXAMINADORA**

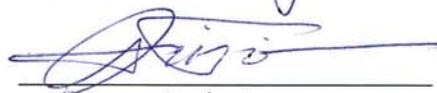
Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira (orientador)

  
Assinatura

Dra. Simone Aparecida Vieira

  
Assinatura

Prof. Dr. Ricardo Augusto Gorne Viani

  
Assinatura

Dr. Pedro Ortman Cavalin

\_\_\_\_\_  
Assinatura

Prof. Dr. Plínio Barbosa De Camargo

\_\_\_\_\_  
Assinatura

## **AGRADECIMENTOS**

Começo agradecendo ao meu orientador Prof. Rafael Silva Oliveira pelos ensinamentos desde 2007, antes da minha iniciação científica e durante todo o mestrado. Por ter aceitado me orientar, pelas cobranças, pela amizade e compreensão.

Agradeço a minha família pelo carinho e apoio em todas as minhas decisões. Meus pais pela educação e meus irmãos pelas ajudas que foram desde o empréstimo do computador até ajudas no campo.

Agradeço em especial à Renata Burin, pelo amor, compreensão e apoio, além dos sonhos compartilhados e caminhos trilhados.

Ao Prof. Dr. Bruno Henrique Pimentel Rosado, Profa. Dra. Simone Aparecida Vieira, Prof. Dr. Pedro Henrique Santin Brancalion, Prof. Dr. Ricardo Augusto Gorne Viani, Dr. Pedro Ortman Cavalin e Prof. Dr. Plínio Barbosa Camargo por terem aceitado o convite para participar da pré-banca e da banca, além dos comentários e sugestões.

Aos professores do Departamento de Biologia Vegetal pelos ensinamentos passados em aulas e em conversas pelos corredores. Em especial aos professores João Semir e Jorge Yoshio Tamashiro pela ajuda na identificação das espécies e ao Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly pelas sugestões durante a fase inicial do projeto.

Ao Prof. Jorge Marcos de Moraes e Luiz Felipe Salemi do CENA pelo empréstimo do sensor de nível de lençol freático.

À todos os amigos da UNICAMP, os quais tiveram importantes participações desde ajudas em análises, idas à campo, comentários, sugestões, sem contar os bons momentos de descontração.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de mestrado.

Ao Parque Estadual da Serra do Mar, em especial, o Núcleo Picinguaba, por ter concedido a autorização para a realização do projeto em suas dependências e oferecido o uso do alojamento.

## SUMÁRIO

RESUMO.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUÇÃO.....	3
MATERIAL E MÉTODOS.....	7
RESULTADOS.....	14
DISCUSSÃO.....	30
CONCLUSÃO.....	39
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	40
REFERÊNCIAS.....	41

## RESUMO

Saturação hídrica do solo pode resultar em uma limitação na absorção de água, visto que a baixa difusão dos gases em solos alagados frequentemente geram condições de anóxia na rizosfera. Entretanto, espécies tolerantes ao alagamento possuem adaptações que permitem a permanência da condutância estomática e crescimento durante períodos de alagamento. Para avaliar como o alagamento afeta o uso da água em três espécies, monitoramos a dinâmica diária e sazonal do fluxo de seiva das árvores em uma restinga florestal do estado de São Paulo. Florestas de restinga ocorrem nas planícies arenosas do litoral e estão sujeitas ao alagamento devido à baixa profundidade do lençol freático. Utilizamos o método de razão de calor (HRM- Heat Ratio Method) para fazer medidas contínuas do fluxo de seiva. Também monitoramos continuamente o nível do lençol freático e o DPV (Déficit de Pressão de Vapor da folha para a atmosfera) próximo a copa das árvores. Observamos que o nível do lençol freático possui uma influência pequena na dinâmica sazonal do fluxo de seiva das espécies estudadas, indicando que estas espécies são tolerantes ao alagamento. Também relatamos a ocorrência de fluxo de seiva reverso (da copa para as raízes) durante a estação de menor precipitação, causada pela absorção de água através da copa. Durante este período, o ar estava saturado (baixo DPV) e o nível do lençol freático estava baixo, condições que podem ter causado um aumento no gradiente de potencial hídrico entre a folha e o solo. Nossos resultados sugerem que a transpiração das espécies estudadas não é restringida pelo alagamento e que a absorção de água pelas folhas possa ser um importante mecanismo de aquisição de água em períodos com menor disponibilidade de água no solo.

## **ABSTRACT**

Soil water saturation may represent a limitation to plant water acquisition because low diffusion of gases in flooded soils causes anoxic conditions in the rhizosphere. However, flood-tolerant species have adaptations that may allow maintenance of stomatal conductance and growth during flooding periods. In order to evaluate how flooding affects the water use in three tree species, we monitored the daily and seasonal dynamics of sap flow of trees in a Restinga forest in São Paulo state, Brazil. Restinga forests occur over coastal sandplains and are subjected to seasonal flooding due to the rise of the water table level. We used the heat ratio method (HRM) to make continuous measurements of sap flow. We also monitored continuously the water table level and DPV (leaf-to-air vapour pressure deficit) close to the tree crowns. We found that the water table level had minor influence on seasonal sap flow dynamics of the studied species, indicating that these species are all flood-tolerant species. We also reported sap flow reversals (from canopy to the roots) during the rainless season, caused by the absorption of water from the canopy. During this period, the air was saturated (low DPV) and the water table level was low, conditions that may have led to an increase of a leaf-to-soil water potential gradient. Our results suggest that transpiration of the studied species is not constrained by flooding and that leaf water uptake may be an important water-acquisition mechanism during periods of low soil water availability.

## INTRODUÇÃO

As árvores são responsáveis pelo transporte de uma grande quantidade de água do solo para a atmosfera (Jasechko *et al.*, 2013). Ao abrirem os estômatos para fixação de carbono, uma grande quantidade de água é simultaneamente perdida pela transpiração. Vários fatores abióticos como a disponibilidade de água no solo e variações no déficit de vapor (DPV) da atmosfera podem influenciar a regulação estomática e, conseqüentemente, o fluxo transpiratório (Oren *et al.* 2001, Martinez-Vilalta, *et al.* 2003, Zeppel *et al.* 2008). Para uma melhor compreensão de como as diferentes espécies de plantas utilizam a água e de que maneira comunidades vegetais afetam o balanço hídrico dos ecossistemas, é necessário o estudo dos fatores que influenciam no fluxo de água no contínuo solo-planta-atmosfera (Burgess 2006).

Água é considerada o principal fator limitante para o crescimento de plantas na maior parte dos ecossistemas (Bloom *et al.* 1985, Churkina & Running 1998). Em condições de baixa disponibilidade hídrica, muitas plantas fecham os estômatos para minimizar uma queda acentuada no potencial hídrico do xilema e conseqüentemente, o fluxo de água para a atmosfera também é reduzido (Whitehead, 1998). Além da seca, a saturação hídrica (alagamento) do solo pode representar uma limitação à aquisição de água pelas plantas. Raízes em solos alagados entram rapidamente em condições de hipóxia ou anóxia devido à baixa difusão de gases em solução (Holbrook & Zwieniecki, 2003). Tournaire-Roux *et al.* (2003) relatam que o baixo nível de oxigênio associado ao alagamento causa uma redução na permeabilidade das raízes. Espécies tolerantes ao alagamento são capazes de manter o metabolismo ativo e crescem bem em condições de

alagamento, evitando as consequências adversas das baixas concentrações de oxigênio mediante vários mecanismos adaptativos que podem incluir mudanças fisiológicas, morfológicas e anatômicas (Joly 1991, Kozlowski 1997, Núñez-Elisa *et al.*, 1999; Dennis *et al.*, 2000; Parolin 2001, Parolin *et al.* 2004).

De fato, espécies que ocorrem em florestas tropicais alagáveis apresentam adaptações que permitem a ocorrência neste ambiente e respondem de formas diversas ao alagamento periódico (Joly 1991, Schlüter *et al.*, 1993, Parolin 2001, Scarano 2002, Waldhoff & Furch 2002, Parolin *et al.* 2004, Duarte *et al.* 2005, Rengifo *et al.* 2005, Ferreira *et al.* 2007). Redução no crescimento de caules e raízes, produção de raízes adventícias, produção de aerênquima e hipertrofia das lenticelas são algumas das consequências comumente encontradas em espécies de áreas alagáveis (Kozlowski, 1997; Parolin, 2001; Oliveira & Joly, 2010). Compreender como plantas que vivem em ambientes alagáveis respondem ao alagamento é de grande importância para a conservação e recuperação de áreas já degradadas, visto que áreas alagáveis têm sofrido grandes mudanças em seus regimes hídricos devido à construção de rodovias, barragens e outras interferências antrópicas (Beevers *et al.* 2012).

Análises de correlações podem indicar de que maneira as variáveis ambientais influenciam o uso de água das plantas. Por exemplo, a diminuição da condutância estomática geralmente determina uma relação não-linear entre a transpiração e o DPV. Esta relação já é bem conhecida e estudada quando se analisa a transpiração diurna (TD; Jones & Sutherland 1991, Cruziat *et al.* 2002). Porém, estudos recentes também mostram uma relação não-linear entre a transpiração noturna (TN) e o DPV (Moore *et al.* 2008, Zeppel *et al.* 2010, Rosado *et al.* 2012), sugerindo que existe um controle do fluxo de água

mesmo durante a noite. No entanto, pouco se sabe sobre os controles das plantas em relação à TN, visto que em diversos ecossistemas foi observado uma relação linear entre o fluxo de seiva e o DPV, indicando que o DPV é a força motriz de maior importância na perda de água noturna (Fischer *et al.* 2007, Dawson *et al.* 2007).

O Fluxo de seiva representa uma medida integradora das relações hídricas de árvores e está diretamente relacionado aos processos de absorção de água no solo e transpiração (Swanon, 1994; Čermák, 1995; Kostner *et al.*, 1998; Wullschleger *et al.* 1998; Nadezhdina *et al.*, 2002). O fluxo de seiva é resultante de diversas características existentes ao longo do contínuo solo-planta-atmosfera e medidas detalhadas da dinâmica de uso de água pelas plantas tem possibilitado esclarecer os modos de aquisição de água e os mecanismos de respostas das plantas à variação ambiental (Burgess *et al.* 1998, Burgess & Dawson 2004, Dawson *et al.* 2007, Rosado 2011). Medidas de variáveis abióticas concomitantes ao fluxo de seiva possibilitam uma compreensão integrada do funcionamento hídrico da planta em resposta a mudanças diárias e sazonais na disponibilidade de água no ambiente.

A Mata Atlântica apresenta uma ampla distribuição geográfica, estendendo-se do Rio Grande do Norte até o Rio Grande do Sul (Ribeiro *et al.* 2009) e é considerada um *hot spot* da diversidade (Myers *et al.* 2000). No litoral dos estados do Paraná, São Paulo e Rio de Janeiro ainda existem remanescentes de restingas florestais alagáveis. Estas florestas são estruturalmente variáveis, com altura média do dossel variando entre 15 e 25 m de altura, dependendo das características do substrato e da influência da salinidade (Morelato *et al.* 2000). Por ocorrerem sobre solos arenosos, altamente lixiviados, pobres em nutrientes e sujeitas a alagamentos sazonais, estas formações vegetacionais são

muito frágeis e vulneráveis a mudanças, fazendo com que a conservação dependa de um melhor entendimento dos mecanismos de sobrevivência das espécies às condições observadas nesses habitats (Moraes *et al.* 1999).

O presente estudo tem como objetivo avaliar a dinâmica de uso de água em espécies que ocorrem em uma restinga florestal periodicamente alagada no litoral norte do estado de São Paulo. As seguintes hipóteses foram testadas: (i) as variações do lençol freático influenciarão no fluxo de água do xilema nas três espécies estudadas, mesmo que em baixa magnitude e a magnitude desta influência pode variar entre espécies; (ii) durante a noite, quando a transpiração for menor, o DPV deverá ser a principal força motriz para a transpiração e as outras variáveis ambientais não devem ser significativas, de forma que a relação entre transpiração-DPV deve apresentar uma relação linear, como o encontrado por Rosado *et al.* (2012) em uma área de floresta de terras baixas próxima a atual área de estudo, enquanto que no período diurno esperamos encontrar uma relação transpiração-DPV não linear causada pela existência de outras variáveis que influenciam na transpiração; (iii) o fluxo de água no xilema deverá ser maior no inverno, período no qual espera-se um maior déficit de pressão de vapor e possivelmente haverá menos eventos de alagamento do sistema radicular, devido a menor precipitação nesta época.

## MATERIAL E MÉTODOS

### *Área de estudo*

O estudo foi realizado em uma área de Floresta de Restinga (Assis *et al.* 2011) situada no Parque Estadual da Serra do Mar – Núcleo Picinguaba (23°21'S e 44°51"W), ao norte do município de Ubatuba, SP. O clima da região de Ubatuba é classificado como Af pelo índice de Köppen (Assis 1999), sendo um clima tropical chuvoso, com chuvas durante o ano todo, entretanto as chuvas são mais intensas entre o mês de dezembro à março. O termo "estação seca" pode ter diferentes definições e pode ser baseado em aspectos meteorológicos, ecológicos, agrícolas, hidrológicos e socioeconômicos (Rizzini 1997, Heinn 2002, Mishra & Singh 2010). Mesmo que na região não tenha um período onde a precipitação seja escassa, neste trabalho chamamos o período de menor precipitação (maio à agosto) de "estação seca", utilizando a definição meteorológica de seca (Mishra & Singh 2010) e os meses de maior precipitação (dezembro à março) foram chamados de estação chuvosa.

O solo da área de estudo é classificado como Neossolo Quartzarênico, fracamente arenoso, periodicamente inundado, ácido, com alta diluição de nutrientes e alta saturação de alumínio (Martins 2010). O nível do lençol freático na área de estudo encontra-se próximo à superfície e em períodos com chuva mais intensa, a superfície do solo fica alagada.

### ***Espécies estudadas***

Para avaliar a dinâmica de uso de água diária e sazonal, escolhemos espécies abundantes na área. *Calophyllum brasiliense* Camb., popularmente chamado de guanandi ou jacareúba, ocorre em diversas áreas alagáveis no território brasileiro, sendo encontrada na Amazônia, no Cerrado próximo aos rios e na Mata Atlântica. *C. brasiliense* foi a primeira madeira de lei no Brasil e, portanto, tem sido explorada economicamente há bastante tempo. Além disso é uma espécie especialista de áreas alagadas, emergente e capaz de manter seu crescimento durante o período de alagamento (Oliveira & Joly 2010). Três indivíduos de *C. brasiliense* foram monitorados durante o estudo. A segunda espécie estudada foi *Euterpe edulis*, popularmente conhecida como palmito-juçara, é uma espécie generalista que ocorre tanto em ambientes alagáveis quanto em ambientes não alagáveis e possui uma ampla distribuição por toda a Mata Atlântica e também no Cerrado. A *E. edulis* é explorada para o consumo de palmito e hoje em dia é considerada ameaçada de extinção. Uma característica marcante nesta espécie é o fato de ser uma monocotiledônea, portanto possui sistema vascular distinto das demais espécies estudadas. São raros os trabalhos de fluxo de seiva em espécies de monocotiledôneas, devido à dificuldade de se obter dados de fluxo de seiva com os métodos normalmente utilizados. Em um dos três indivíduos de *E. edulis* em que os sensores foram instalados, o sensor não funcionou corretamente e os dados tiveram que ser desconsiderados, além disso um dos indivíduos restantes foi incluído no estudo posteriormente, de maneira que não existem dados deste para o período inicial do estudo.

Finalmente estudamos seis indivíduos de *Tabebuia* sp., que podem ser *Tabebuia cassinoides* ou *Tabebuia obtusifolia*. Estas duas espécies apresentam características

morfológicas muito semelhantes sendo difícil a diferenciação com a ausência de ramos reprodutivos. Ambas as espécies ocorrem nesta região e podem ser encontradas tanto em ambientes constantemente alagados como em ambientes alagados periodicamente e em ambientes que não apresentam alagamentos. Apesar disso, Assis (1999) descreve que *T. cassinoides* é mais frequente em ambientes alagados, enquanto *T. obtusifolia* é mais frequente em ambientes não alagados e sazonalmente alagados. Dos seis indivíduos de *Tabebuia* sp. estudados, três encontram-se em um local que possui um pequeno desnível do microrrelevo e permanecem alagadas durante quase todo o ano, secando apenas quando o nível do lençol freático encontra-se muito baixo e os outros três indivíduos encontram-se em um local onde raramente é alagado, mas o lençol freático encontra-se muito próximo à superfície durante a maior parte do ano. Como não foi encontrado ramos reprodutivos para confirmar a espécie, decidimos chamar os indivíduos situados na parte mais baixa do micro-relevo de *Tabebuia* sp. alagada e *Tabebuia* sp. terra-firme os indivíduos situados na parte mais elevada do micro-relevo. Estas duas espécies de *Tabebuia* são conhecidas popularmente como caxeta ou caixeta. Nesta região existem trechos que após a construção da rodovia BR-101 passaram a ficar permanentemente alagadas, onde surgiu uma vegetação monodominante de *T. cassinoides* chamada "Caxetal" (Assis 1999).

### **Fluxo de seiva**

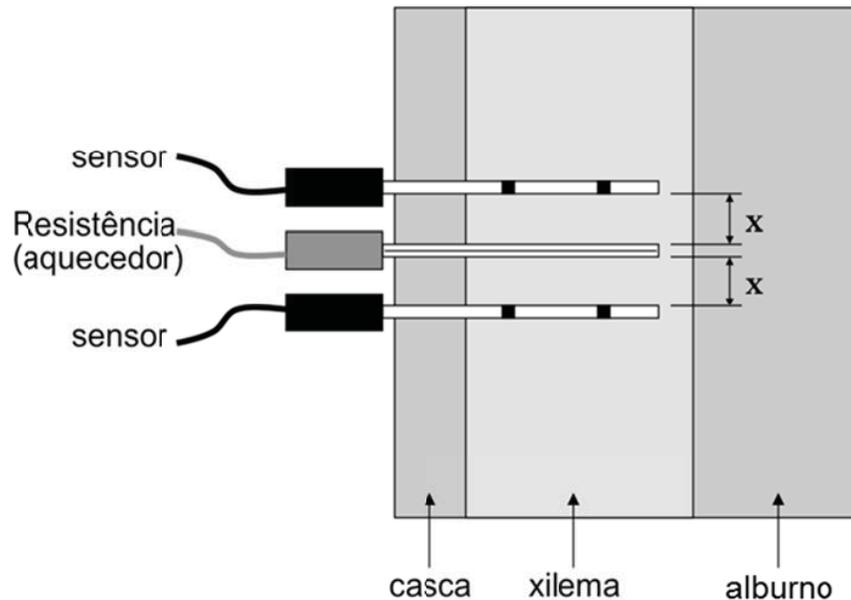
Usamos o método de razão de calor (HRM - Heat Ratio Method) de Burgess *et al.* (2001) para medir o fluxo de seiva nas árvores. Este método baseia-se em medidas do aumento de temperatura em dois pontos simétricos localizados 0,5 cm acima e abaixo de

uma resistência emissora de pulsos de calor e inserida no xilema ativo (figura 1). Este método possibilita medir fluxos de seiva bi-direcionais e possui precisão quando as taxas de fluxo de seiva são muito baixas (Burgess *et al.* 2001). Os sensores utilizados são do modelo HRM30, (ICT International Pty Ltd., Austrália) ligados a um SL5 Smart Logger (ICT International Pty Ltd., Austrália). Os sensores foram instalados à 1,30 m de altura e na face norte dos caules dos indivíduos. Para a instalação dos sensores foi utilizada uma guia de metal com três orifícios distantes 0,5 cm entre si, a fim de garantir uma equidistância entre os sensores. Os sensores foram configurados para que a resistência emitisse um pulso de calor a cada 30 minutos e os dados de temperaturas fossem registrados no logger. Para o cálculo da velocidade do fluxo de seiva ( $V$ ), em  $\text{cm}\cdot\text{h}^{-1}$ , foi utilizado o modelo proposto por Burgess *et al.* (1998):

$$V = \frac{k}{x} \ln\left(\frac{v_1}{v_2}\right) 3600$$

onde  $k$  é a difusividade térmica da madeira fresca,  $x$  é a distância entre a fonte de calor (resistência) e os sensores de temperatura,  $v_1$  e  $v_2$  são o aumento da temperatura nos sensores de temperatura. Para as análises foram utilizados os valores da velocidade do pulso de calor ao invés do fluxo volumétrico. Os dados da velocidade do pulso de calor foram relativizados em função do valor máximo de fluxo de seiva ( $V_{max}$ ) alcançado por cada sensor ao longo de todo o período monitorado ( $V/V_{max}$ ). Esse procedimento foi escolhido por possibilitar a comparação entre indivíduos de tamanhos diferentes. Além disso, para compreendermos a importância relativa do lençol freático e do DPV quanto ao uso de água das plantas, valores absolutos de fluxo de seiva não são necessários (Burgess & Dawson 2004). Como não foi possível cortar o xilema para estabelecer o fluxo zero, escolhemos noites com baixo DPV (valores menores que 0,20 kPa e maiores que

0,01 kPa) e após eventos de chuva para estabelecer a linha base dos nossos dados (Rosado *et al.* 2012; Goldsmith *et al.* 2013). As medidas de fluxo de seiva foram realizadas entre janeiro de 2010 e abril de 2011.



**Figura 1.** Diagrama esquemático do sensor do Método de razão de calor (HRM - Heat rate method) instalado. Sensores de temperatura estão instalados a 5 mm acima e abaixo da resistência.

### ***Variáveis abióticas***

Dados de umidade e temperatura do ar foram coletados e registrados a cada 30 minutos por um sensor HOBO proseries (Onset Computer Corporation, EUA) e a partir destes dados foram calculados os valores de déficit de pressão de vapor (DPV). Os dados de temperatura e umidade foram coletados de janeiro de 2010 à abril de 2011, porém os sensores apresentaram falhas entre outubro de 2010 e janeiro de 2011 e não foram coletados dados referentes a este período. O sensor de umidade e temperatura foi instalado sob a copa do *C. brasiliense*, que era a árvore mais alta presente na área de estudo. O nível do lençol freático foi medido por um sensor WT-HR 2000 (TruTrack)

configurado para coletar dados a cada uma hora. Os dados de lençol freático foram coletados de janeiro à outubro de 2010 quando houve uma falha no equipamento, assim como no período entre fevereiro e março.

### **Análise dos dados**

Para avaliar a influência do lençol freático e do DPV no fluxo de seiva foram feitas regressões múltiplas com estas variáveis. Nesta análise utilizou-se a média diária dos valores de cada variável. As respostas do fluxo de seiva ao alagamento geralmente não são imediatas e podem apresentar um atraso de alguns dias, pois logo no início do alagamento o oxigênio ainda pode estar disponível nos tecidos da raiz e a absorção de água não seria interrompida de imediato. Para testar este atraso na resposta foram feitas análises considerando um atraso de um a três dias para a resposta ao alagamento. Também foram feitas regressões excluindo as variáveis do lençol freático e DPV. O modelo de regressão que melhor explica o fluxo de seiva para cada indivíduo foi escolhido de acordo com o valor do AIC (Critério de Informação de Akaike) de cada análise (Akaike, 1973). Quando o modelo escolhido apresentava duas variáveis preditoras, utilizou-se o modelo proposto por Lindeman, Merenda & Gold (Img) para estimarmos a importância relativa de cada variável na variação do fluxo de seiva (Grömping, 2006).

Foram selecionados dados de 30 dias e noites consecutivos da estação chuvosa e da estação seca para as estimativas da proporção do fluxo noturno em relação a transpiração diurna ( $E_n/E_d$ ) de cada espécie. Os períodos escolhidos representam os períodos de maior precipitação e menor profundidade do lençol freático para a estação chuvosa (janeiro - fevereiro de 2010) e de menor precipitação e maior profundidade do

lençol freático para a estação seca (maio - junho de 2010). Para avaliar a relação entre o DPV e a velocidade do fluxo de seiva ( $V/V_{max}$  diurna e noturna), usamos uma análise de regressão com os dados dos mesmos 30 dias usados nas estimativas da proporção da transpiração noturna em relação ao total transpirado no período. Nas análises de regressão foram utilizados os valores de meia em meia hora das 07:00 às 18:00 h para o período diurno e das 19:00 às 5:00 h para o período noturno. Nas análises para cada indivíduo em cada estação foi traçado um linha de tendência linear ou não-linear (funções logarítmicas) que foram selecionadas de acordo com o valor do AIC apresentado por cada equação.

Para calcular a condutância da copa, Cavender-Bares *et al.* (2007) divide a *transpiração por unidade de área de folha* pelo DPV ( $\text{lit.dia}^{-1}.\text{m}^{-2}.\text{kPa}^{-1}$ ). Como no presente estudo não possuímos a área foliar e no lugar do volume transpirado temos apenas a velocidade do fluxo de seiva, que é um reflexo da água transpirada, fizemos a divisão da velocidade do fluxo de seiva pelo DPV ( $V/DPV$ ;  $\text{cm.s}^{-1}.\text{kPa}^{-1}$ ). Desta maneira conseguimos avaliar a variação do fluxo de seiva que é equivalente à variação da transpiração entre as estações desconsiderando a influência do DPV. A  $V/DPV$  foi calculada para 30 dias da estação chuvosa e 30 dias da estação seca e testamos diferenças entre valores médios de  $V/DPV$  das duas estações pelo teste de Wilcoxon pareado para cada indivíduo. Para o cálculo da  $V/DPV$  foi utilizado o valor bruto de  $V$ , e não o valor relativizado como nas outras análises. Sempre que o valor de  $V$  era igual ou menor que zero, os dados foram desconsiderados para esta análise. Todas as análises foram feitas utilizando o software R versão 2.12.2, 2011.

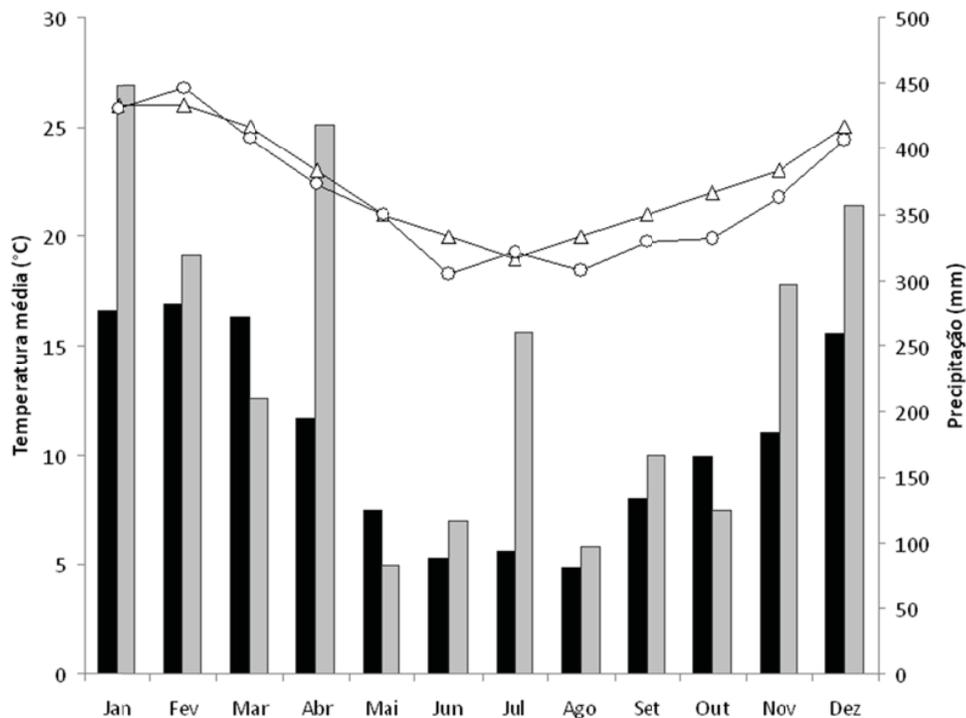
## RESULTADOS

### *Variáveis abióticas*

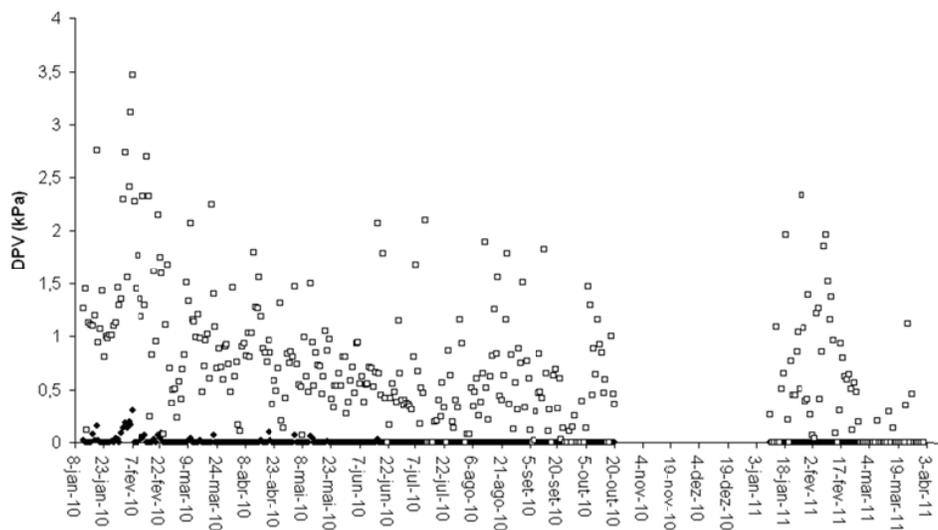
A precipitação na região de Ubatuba em 2010 foi de 2990 mm (INPE 2011), 35% superior à média anual de 2151 mm (CIIAGRO 2011). O clima da região apresenta um período de menor precipitação entre os meses de maio e setembro, porém em 2010 este período foi atípico, pois no mês de maio houve uma precipitação abaixo da média histórica enquanto que em julho a precipitação foi quase três vezes superior à média histórica deste mês (figura 2). Em quase todos os meses do ano a precipitação foi acima da média histórica, sendo as únicas exceções os meses de março, maio e outubro, quando as precipitações foram próximas à 70% da média histórica de precipitação do respectivo mês. A temperatura média de 2010 foi de 21,4°C, próximo à média histórica anual de 21,9°C (Embrapa 2011; figura 2).

O valor mínimo de DPV diário foi zero em quase todos os dias medidos, e apenas no início do ano de 2010 observamos alguns dias com valores maiores que zero, sendo que o maior valor mínimo registrado foi de 0,67 kPa. Não foi registrado nenhum valor máximo de DPV igual a zero no início do ano de 2010, porém a partir de junho foram registrados valores iguais a zero algumas vezes. O início do ano de 2010 apresentou valores de DPV mais altos quando comparados com o início do ano de 2011, sendo que no início de 2011 diversos dias não apresentaram valores superiores a zero (figura 3). Encontramos uma tendência significativa de decréscimo do DPV entre janeiro e outubro de 2010 ( $R^2 = 0,2413$ ). O DPV apresenta uma relação maior com a umidade relativa ( $R^2 = 0,9324$ ) do que com a temperatura ( $R^2 = 0,3455$ ) (Figura 4). Além disso, observamos que

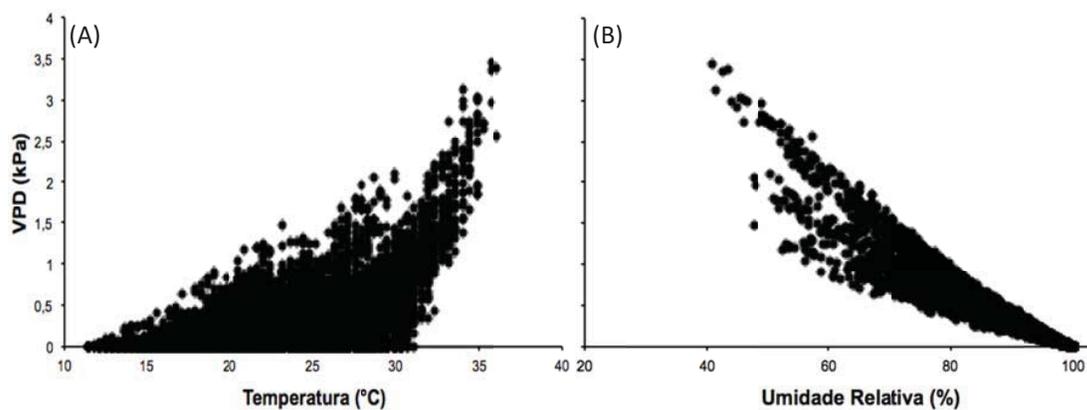
os valores de DPV iguais a zero podem ser atingidos sob uma grande amplitude de valores de temperatura mas sempre são causados por umidade relativa igual a 100%. Temperaturas altas com valores próximos a 30°C apresentam uma grande amplitude de valores de DPV. Finalmente, observamos que o nível do lençol freático varia de acordo com a precipitação na área, aumentando rapidamente em períodos de grande precipitação e diminuindo em períodos sem ou com pouca precipitação (figura 5).



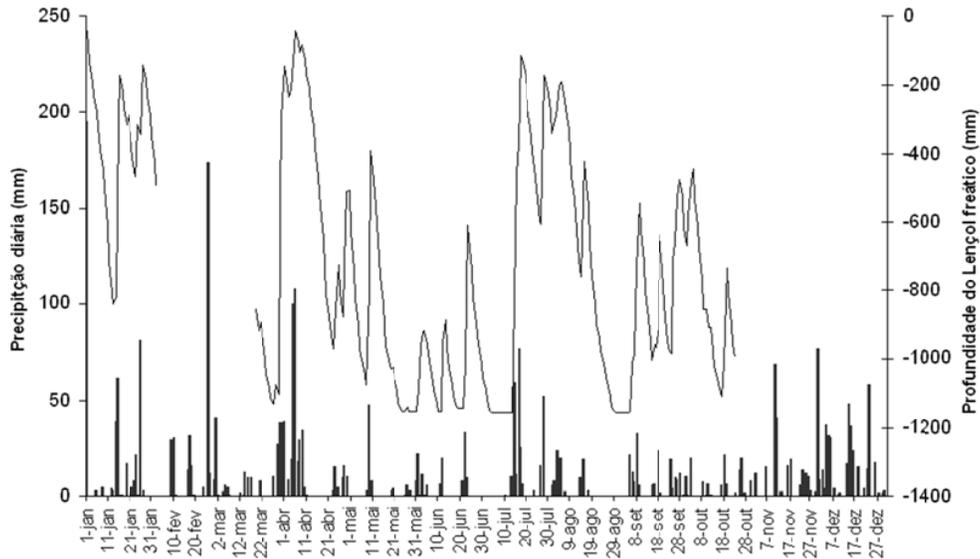
**Figura 2.** Média histórica de precipitação de cada mês (barras pretas), precipitação mensal em 2010 (barras cinzas), média histórica de temperatura de cada mês ( $\Delta$ ) e temperatura média de cada mês do ano de 2010 (O). Fonte: CIIAGRO e INPE.



**Figura 3.** Valores máximos (□) e mínimos (●) diários de déficit de pressão de vapor (DPV). Tendência de decréscimo nos valores máximos de DPV entre o mês de janeiro e outubro de 2010 ( $R^2=0,2412$  e  $p<0,0001$ )



**Figura 4.** (A) Déficit de pressão de vapor (VPD) pela temperatura do ar em 2010. (B) Déficit de pressão de vapor (VPD) pela umidade relativa do ar em 2010.



**Figura 5.** Precipitação diária (barras) e profundidade do lençol freático (linha) ao longo dos dias em 2010.

### **Relação do déficit de pressão de vapor e lençol freático no fluxo de seiva**

O DPV foi a variável micrometeorológica que mais explicou a variação temporal no fluxo de seiva em todos os indivíduos (tabela 1). Já a influência do nível do lençol freático no fluxo de seiva foi mais variável, sendo significativa, mas com pouco poder de explicação para alguns indivíduos. Por exemplo, o aumento do nível do lençol freático levou a uma redução no fluxo de seiva dos indivíduos *b* e *c* de *C. brasiliense* (dado não apresentado). A influência do lençol freático foi maior para o indivíduo *c*, que apresentou uma importância relativa de 0,045 e este mesmo indivíduo foi o que apresentou a menor resposta ao DPV, com uma importância relativa de 0,250. A influência do lençol freático não foi significativa para o indivíduo *a* de *C. brasiliense* ( $p > 0,01$ ) e esta variável foi excluída da análise pelo critério de Akaike. Para os dois indivíduos de *E. edulis*, o nível do lençol freático influenciou positivamente o fluxo de seiva. Para o indivíduo *j*, a análise que

apresentou o melhor AIC foi a análise com um dia de atraso para a variável lençol freático. O fluxo de seiva dos indivíduos *d*, *e* e *f* de *Tabebuia* sp. terra-firme não apresentaram resposta à variação de lençol freático e esta variável foi excluída da análise. O indivíduo *e* da *Tabebuia* sp. terra-firme apresentou um R<sup>2</sup> de 70,53 para a regressão feita com o DPV. Os indivíduos da *Tabebuia* sp. alagada (*g*, *h* e *i*) apresentaram respostas diferentes entre si. Para o indivíduo *g*, a análise que apresentou um melhor valor de AIC foi a análise que considera a variável do lençol freático, apesar desta variável não ter apresentado uma influência significativa (p>0,01). A análise que melhor explica o fluxo de seiva para o indivíduo *h* foi a que considera o lençol freático com um dia de atraso e este indivíduo foi o que apresentou uma maior importância relativa para a variável lençol freático (0,06), neste caso o aumento do nível de lençol freático também apresentou um aumento no fluxo de seiva. O indivíduo *i* da *Tabebuia* sp. alagada não apresentou nenhuma resposta à variação do nível do lençol freático.

**Tabela 1.** Resultados das análises de regressão linear do fluxo de seiva de *Calophyllum brasiliense*, *Euterpe edulis* e *Tabebuia* sp por déficit de pressão de vapor (DPV) e variação do nível do lençol freático no tempo zero (LF) e com um atraso de um dia (LF lag1), com os valores de: Coeficiente de determinação (R<sup>2</sup>), critério de informação de Akaike (AIC), valor-p da variável lençol freático (p LF) e importância relativa de cada variável. Em todas as análises apresentadas o valor-p para a regressão e para a variável DPV foi menor que 0,00001.

Espécie	Ind.	Variáveis	R <sup>2</sup>	AIC	p LF	Importância Relativa	
						DPV	LF
<i>C. brasiliense</i>	<i>a</i>	DPV	0,5969	-122,19	-	-	-
	<i>b</i>	DPV + LF	0,6929	189,38	> 0,01	0,6736	0,0193
	<i>c</i>	DPV + LF	0,2958	-88,16	> 0,01	0,2501	0,0457
<i>Tabebuia</i> sp.	<i>d</i>	DPV	0,6425	-581,04	-	-	-
	<i>e</i>	DPV	0,7053	-134,58	-	-	-
	<i>f</i>	DPV	0,6383	-221,77	-	-	-
	<i>g</i>	DPV + LF	0,4310	-253,91	0,09	0,4210	0,0100
	<i>h</i>	DPV + LF lag1	0,5335	-337,23	> 0,01	0,4737	0,0598
	<i>i</i>	DPV	0,5001	-292,23	-	-	-
<i>E. edulis</i>	<i>j</i>	DPV + LF lag1	0,6678	226,81	> 0,01	0,6369	0,0309
	<i>k</i>	DPV + LF	0,4202	-383,02	> 0,01	0,3776	0,0426

### ***E<sub>n</sub>/E<sub>d</sub> entre estações***

Todas as espécies apresentaram transpiração noturna, com valores variando de 3,03% a 9,17% da transpiração diária. Durante a estação da chuva, *C. brasiliense* foi a espécie que apresentou uma maior transpiração noturna em relação a transpiração diurna ( $E_n/E_d = 9,17\%$ ), enquanto *E. edulis* apresentou a menor relação (3,03%). As *Tabebuia* sp. alagadas e a de terra firme apresentaram  $E_n/E_d$  próximas (4,20% e 4,54%, respectivamente; figura 6). Já na estação seca, todas as espécies apresentaram valores negativos de fluxo de seiva a noite, indicando que no período noturno dos 30 dias analisados ocorreu mais fluxo descendente do que ascendente, resultante de um movimento de água da copa para as raízes (fluxo reverso). *E. edulis* foi a espécie que apresentou a maior taxa de fluxo reverso, sendo a razão fluxo reverso/fluxo diurno igual à -10,16%, enquanto que *C. brasiliense* apresentou a menor taxa (-2,02%). As taxas encontradas para as duas *Tabebuia* sp. foram semelhantes (-3,93% para a alagada e -4,73% para a terra firme).

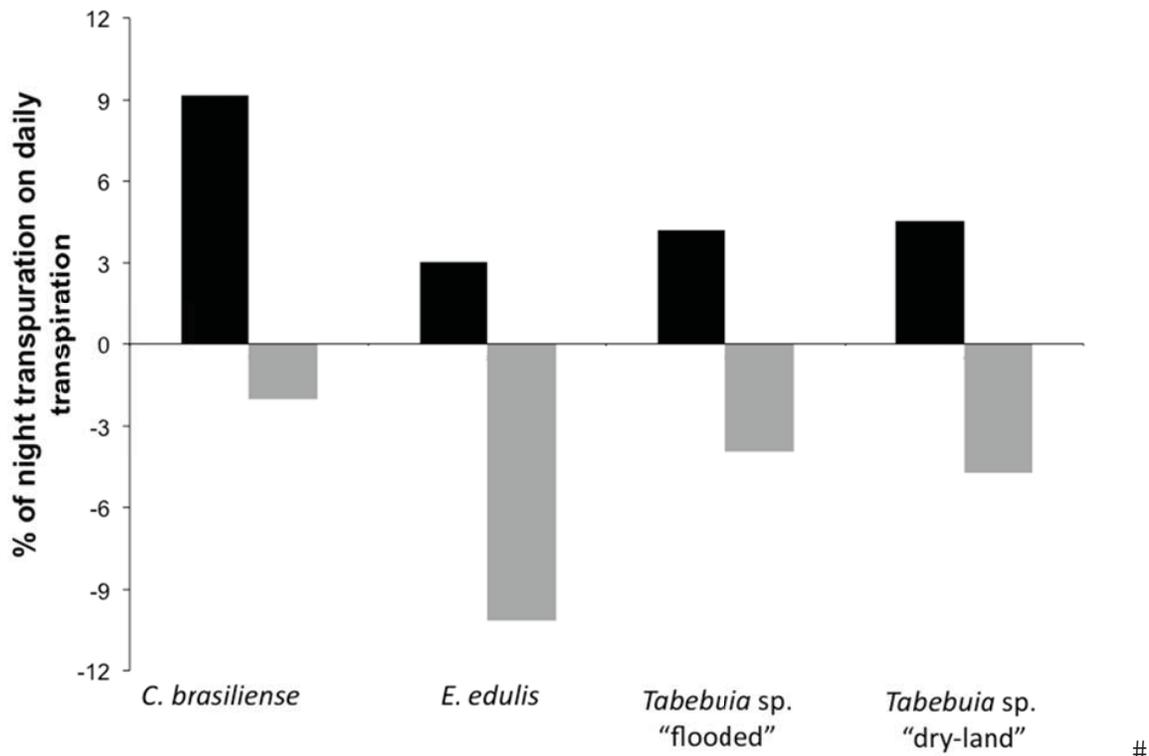
### ***Transpiração diurna e noturna X déficit de pressão de vapor***

Encontramos uma forte relação positiva entre o DPV e a transpiração nas análises de regressão entre o DPV e  $V/V_{max}$  diurnas tanto na estação chuvosa quanto na estação seca (Figuras 7 e 8). Isso indica que nas duas estações o DPV é uma importante força motriz para o fluxo de seiva. Foram encontradas tanto relações lineares quanto não-lineares entre o DPV e  $V/V_{max}$  noturna e diurna para todas as espécies, sendo que as relações não-lineares foram menos frequentes (tabela 2 e 3; figuras 7 e 8). O *C. brasiliense* foi a espécie que apresentou relação não-linear com maior frequência,

apresentando correlação não-linear em quatro regressões e destas, três foram relativas ao período diurno (duas na estação chuvosa e uma na seca). No período noturno, os valores máximos de  $V/V_{max}$  variaram entre as estações, espécies e indivíduos, e *C. brasiliense* apresentou os valores mais altos encontrados para o período nas duas estações, sendo que na estação chuvosa os indivíduos *a* e *b* apresentaram valores inferiores à -0,1 e superiores à 0,4, enquanto que o indivíduo *c* apresentou valores entre -0,05 e 0,15. Já na estação seca, os maiores valores de  $V/V_{max}$  noturnos encontrados para o indivíduo *a* de *C. brasiliense* foi próximo a 0,2 e para os indivíduos *b* e *c* foram próximos a 0,1. Os maiores valores de  $V/V_{max}$  noturnos encontrados para *Tabebuia* sp. variou na estação seca de 0,06 a 0,16 e na estação chuvosa variou de 0,17 a 0,32 para os indivíduos de terra-firme e entre 0,13 a 0,15 para os indivíduos alagados. Para *E. edulis* o maior valor de  $V/V_{max}$  noturno foi de 0,25 na estação chuvosa e entre 0,03 e 0,06 na estação seca. Durante o período noturno, quando o DPV foi zero ou próximo de zero, ocorreu com frequência fluxo de seiva inverso, o que fez com que o intercepto da linha de tendência cruzasse o eixo *y* (DPV) em valores negativos, estas reversões de fluxo de seiva sempre foram observados quando o DPV foi igual a zero (Figura 7; tabela 2).

Os valores máximos de  $V/V_{max}$  diurnos para *Tabebuia* sp. terra-firme, *E. edulis* e um indivíduo de *C. brasiliense* foram observados na estação chuvosa (figura 8). O indivíduo *c* de *C. brasiliense* apresentou valores de  $V/V_{max}$  bem menores, sendo que o máximo registrado nesta estação para este indivíduo foi de 0,45. Os indivíduos de *Tabebuia* sp. alagados apresentaram valores de  $V/V_{max}$  muito próximos uns dos outros, sendo que os valores máximos na estação chuvosa variaram de 0,72 a 0,75 para os três indivíduos (figura 10). Na estação seca, os indivíduos de *Tabebuia* sp. e *E. edulis* apresentaram

valores mais baixos de  $V/V_{max}$ , no período diurno com os valores máximos encontrados nesta estação variando entre 0,34 e 0,61. Já os indivíduos de *C. brasiliense* apresentaram valores de  $V/V_{max}$  diurnos altos, com o valores máximos registrados para a estação seca variando de 0,73 à 0,85 (figura 8).



**Figura 6.** Porcentagem de transpiração noturna em relação a transpiração média diária de um período de 30 dias na estação da chuva com o nível do lençol freático alto (barras escuras) e 30 dias na estação da seca com o nível de lençol freático baixo (barras claras) (n=1 para *Euterpe edulis* e n=3 para as demais espécies). #

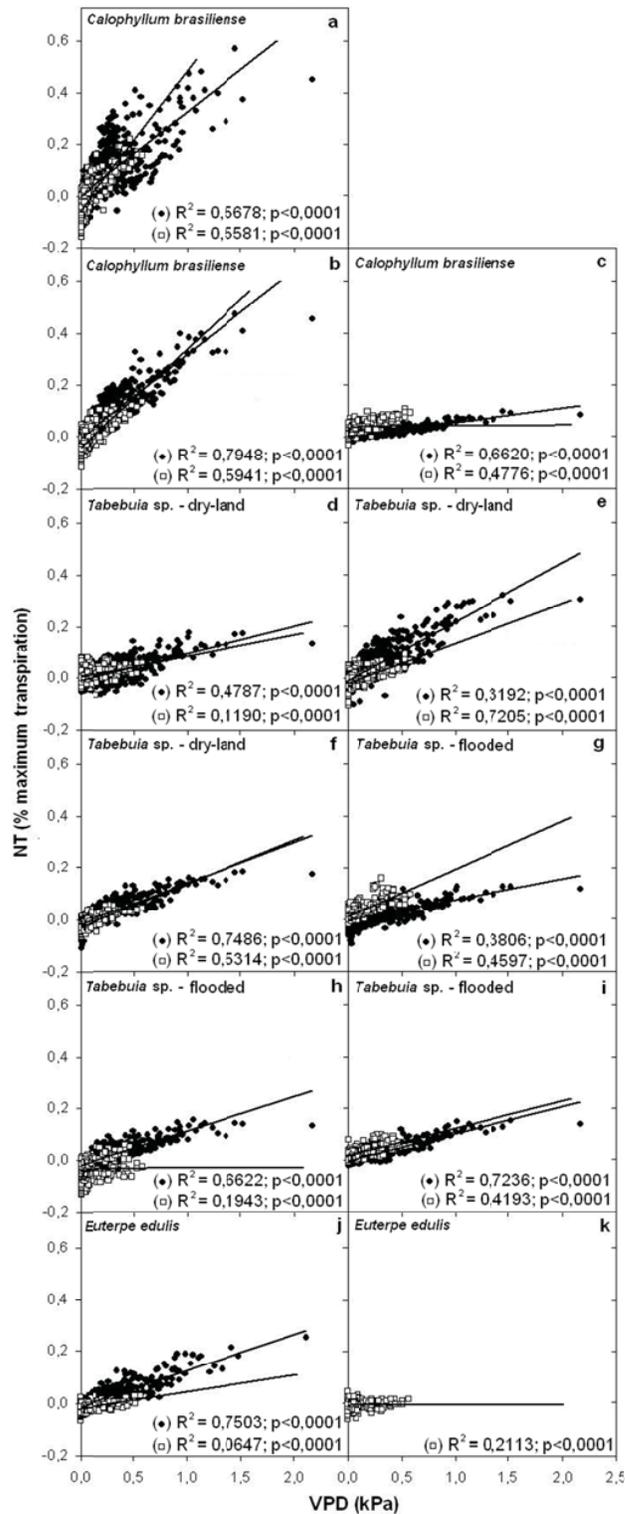


Figura 7. Relação entre déficit de pressão de vapor (VPD, kPa) e Transpiração noturna (NT), normalizado em relação a transpiração máxima, em espécies de Restinga arbórea. Cada letra representa um indivíduo diferente. Medidas feitas a cada meia-hora entre 19:00 e 05:00 h durante 30 noites no período de maior precipitação e maior nível do lençol freático (janeiro - fevereiro 2010; ●) e durante 30 no período de menor precipitação e menor nível do lençol freático (maio - junho, 2010; □).

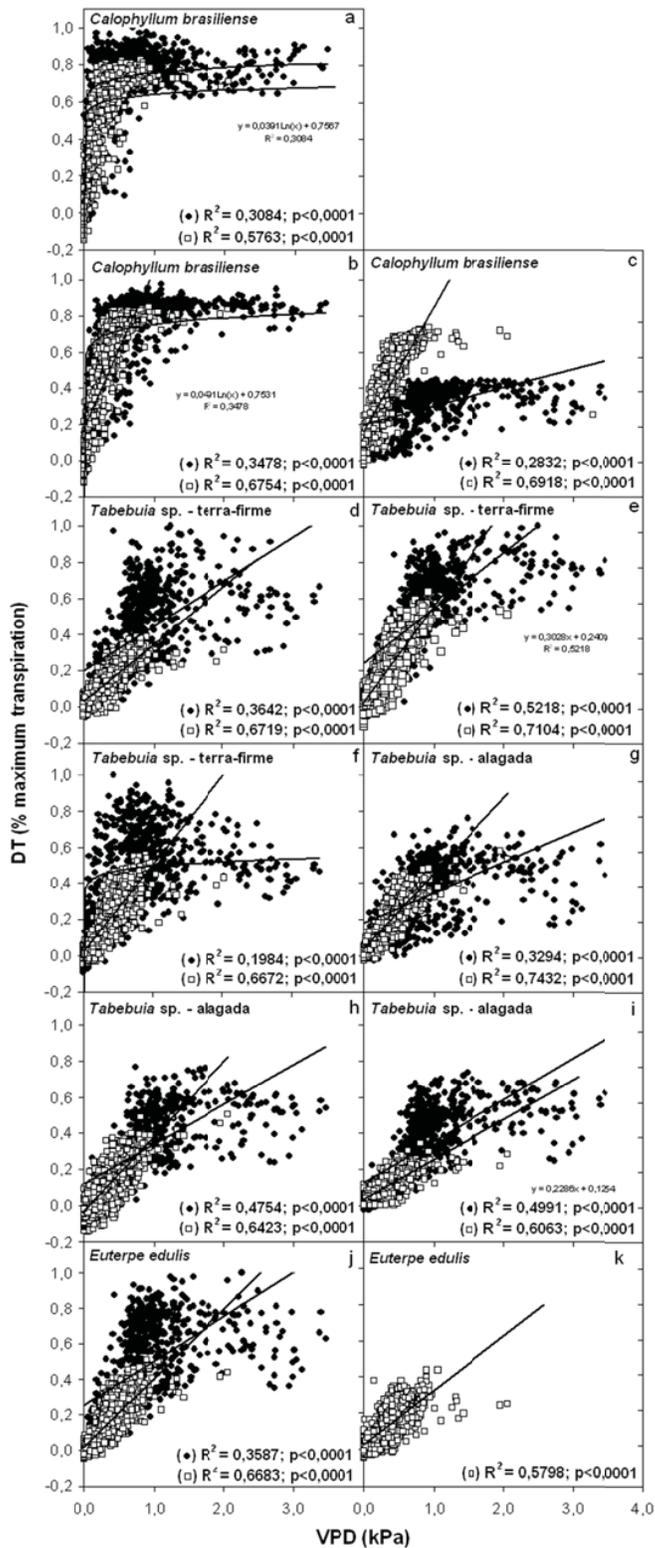


Figura 8. Relação entre déficit de pressão de vapor (VPD, kPa) e Transpiração diurna (DT), normalizado em relação a transpiração máxima, em espécies de Restinga arbórea. Cada letra representa um indivíduo diferente. Medidas feitas a cada meia-hora entre 07:00 e 18:00 h durante 30 noites no período de maior precipitação e maior nível do lençol freático (janeiro - fevereiro 2010; ●) e durante 30 no período de menor precipitação e menor nível do lençol freático (maio - junho, 2010; □).

Os valores de  $R^2$  das regressões foram maiores no período noturno do que no período diurno na estação chuvosa. Já na estação seca, os valores de  $R^2$  das regressões entre fluxo e DPV foram menores no período diurno do que no período noturno (figuras 7 e 8). A única exceção foi o indivíduo e de *Tabebuia* sp., que apresentou o inverso, valores maiores no período diurno na estação seca e valores menores no período diurno na estação chuvosa (figuras 7 e 8).

**Tabela 2.** Equações das regressões entre déficit de pressão de vapor (x) e transpiração noturna (y) para cada indivíduo das espécies estudadas em diferentes estações. Relações marcadas com \* são não lineares, de acordo com o AIC de cada regressão.

Espécie	Ind.	Estação Chuvosa	Estação Seca
<i>Calophyllum brasiliense</i>	a	$y = 0,3271x + 0,0013$	$y = 0,5422x - 0,0556$
	b	$y = 0,3245x - 0,0054$	$y = 0,3837x - 0,0432$
	c	$y = 0,0553x + 0,0013$	$y = 0,0019\ln(x) + 0,0427$ *
<i>Tabebuia</i> sp. "terra-firme"	d	$y = 0,1053x - 0,0088$	$y = 0,0808x + 0,0043$
	e	$y = 0,154x - 0,0197$	$y = 0,2265x + 0,0102$
	f	$y = 0,158x - 0,0175$	$y = 0,1685x - 0,0303$
<i>Tabebuia</i> sp. "alagada"	g	$y = 0,0795x - 0,0016$	$y = 0,1862x + 0,0095$
	h	$y = 0,1327x - 0,0218$	$y = 0,0019\ln(x) - 0,0309$ *
	i	$y = 0,1052x - 0,0025$	$y = 0,1074x + 0,01368$
<i>Euterpe edulis</i>	j	$y = 0,1355x - 0,0128$	$y = 0,0647x - 0,0216$
	k	-	$y = 0,0003\ln(x) - 0,00361$ *

**Tabela 3.** Equações das regressões entre déficit de pressão de vapor (x) e transpiração diurna (y) para cada indivíduo das espécies estudadas em diferentes estações. Relações marcadas com \* são não lineares, de acordo com o AIC de cada regressão.

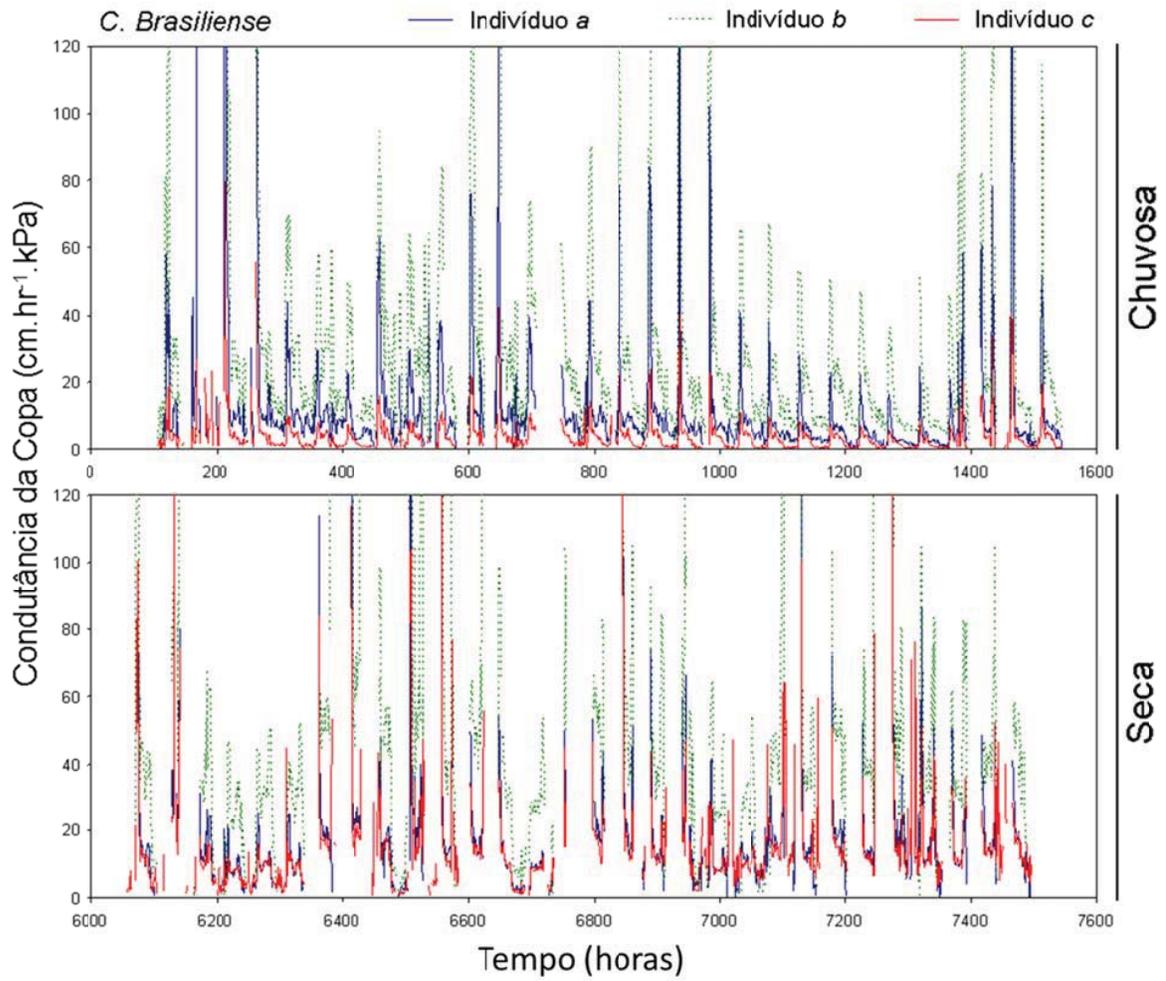
Espécie	Ind.	Estação Chuvosa	Estação Seca
<i>Calophyllum brasiliense</i>	a	$y = 0,0391\ln(x) + 0,7567$ *	$y = 0,0311\ln(x) + 0,6408$ *
	b	$y = 0,0491\ln(x) + 0,7531$ *	$y = 0,8827x + 0,1761$
	c	$y = 0,1014x + 0,1985$	$y = 0,6957x + 0,1596$
<i>Tabebuia</i> sp. "terra-firme"	d	$y = 0,2407x + 0,009$	$y = 0,3067x + 0,0029$
	e	$y = 0,3028x + 0,2409$	$y = 0,535x + 0,0215$
	f	$y = 0,0349\ln(x) + 0,4933$ *	$y = 0,4746x + 0,0232$
<i>Tabebuia</i> sp. alagada"	g	$y = 0,1667x + 0,1827$	$y = 0,4149x + 0,0414$
	h	$y = 0,2213x + 0,1173$	$y = 0,4125x - 0,0307$
	i	$y = 0,2286x + 0,1254$	$y = 0,2217x + 0,0340$
<i>Euterpe edulis</i>	j	$y = 0,2510x + 0,2476$	$y = 0,3941x + 0,0128$
	k	-	$y = 0,3029x + 0,0228$

### **Varição sazonal de V/DPV**

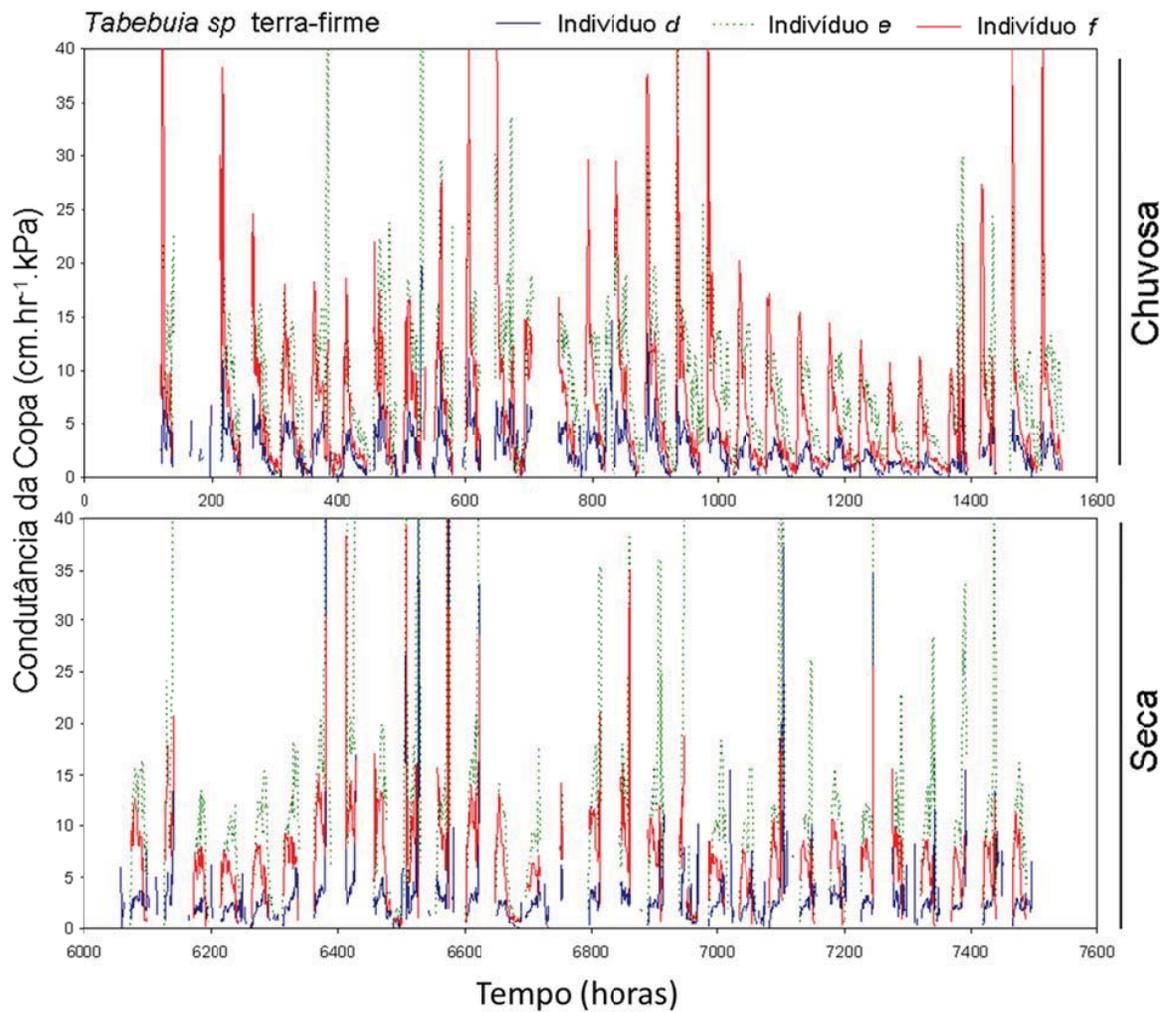
A relação V/DPV das árvores foi maior durante a estação seca (período de menores DPV) que na estação chuvosa para indivíduos de *C. brasiliense*, *E. edulis* ( $p < 0,001$ ), *Tabebuia* sp. alagado, e um indivíduo de *Tabebuia* sp. terra-firme. Os outros indivíduos de *Tabebuia* sp. terra-firme não apresentaram diferenças de V/DPV entre as estações (figuras 9 à 12; tabela 4).

**Tabela 4.** Teste de Wilcoxon pareado (W), comparando a relação V/DPV entre a estação chuvosa e seca.

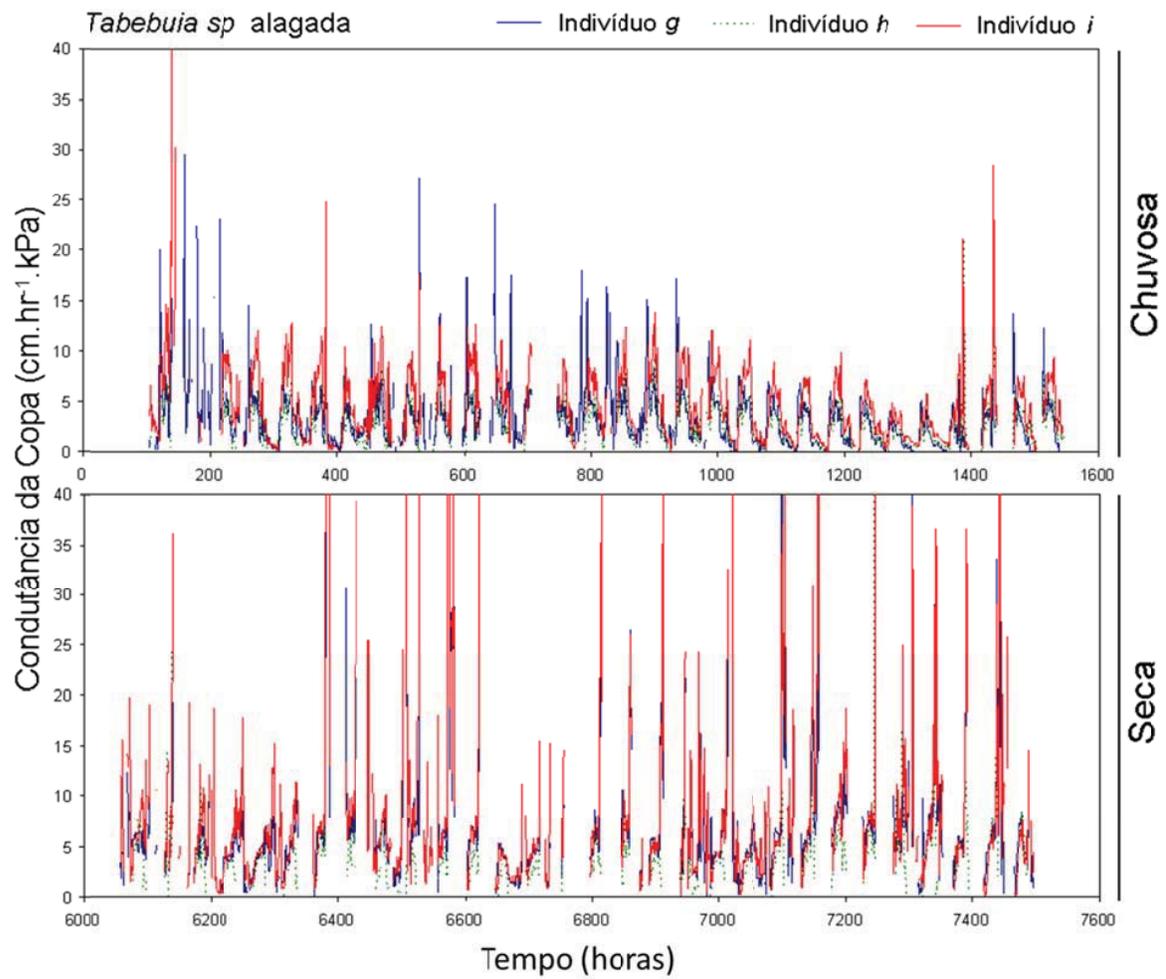
	Ind.	W	p
<i>Calophyllum brasiliense</i>	a	46321	< 0,001
	b	46967	< 0,001
	c	7233	< 0,001
<i>Tabebuia</i> sp. "terra-firme"	d	124081	0,4658
	e	90385	0,1143
	f	82805	0,2918
<i>Tabebuia</i> sp. "alagada"	g	65963	< 0,001
	h	54050	0,1143
<i>Euterpe edulis</i>	i	132250	< 0,001
	j	120191	< 0,001



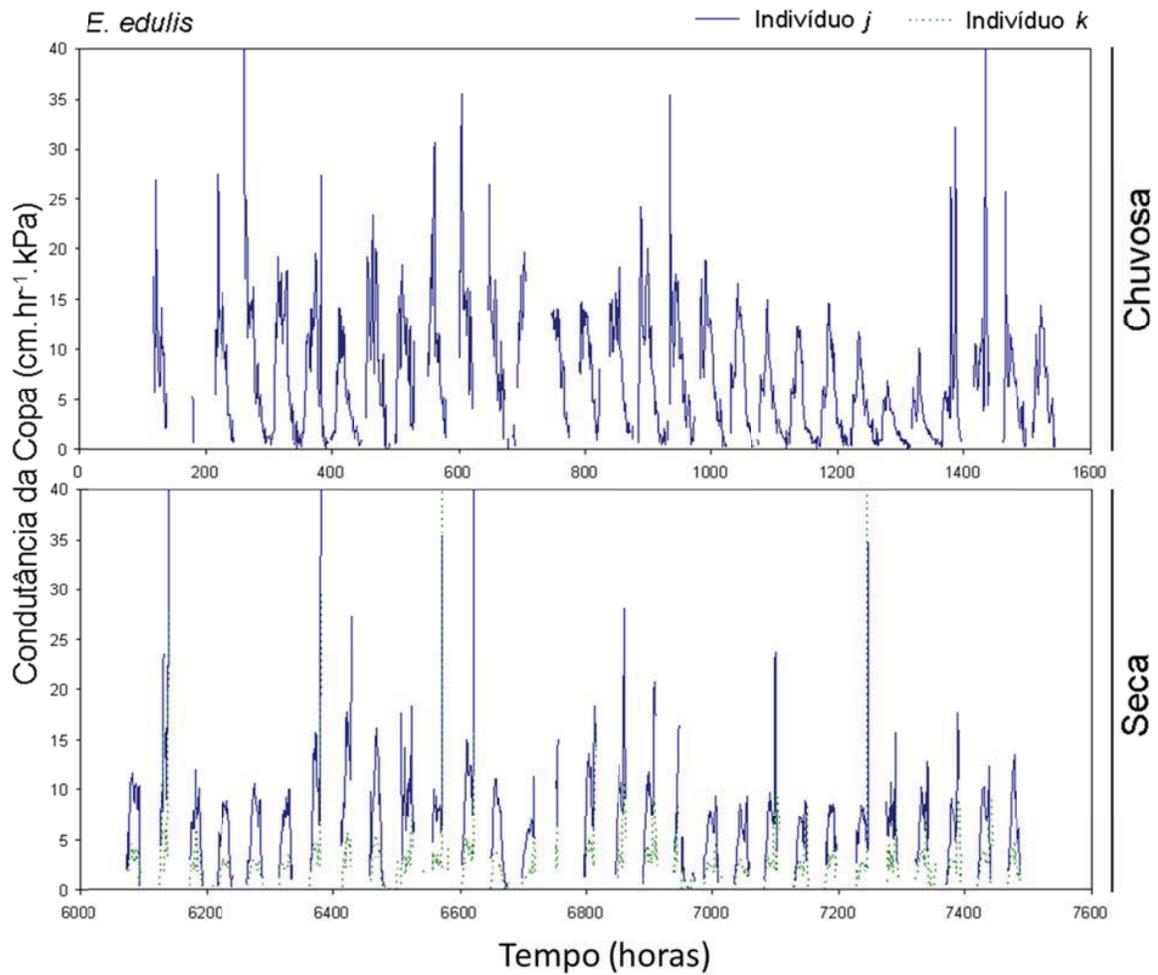
**Figura 9.** Relação V/DPV de três indivíduos de *Calophyllum brasiliense*, situados em uma restinga arbórea, durante 30 dias da estação chuvosa e seca. Medidas feitas a cada meia-hora.



**Figura 10.** Relação V/DPV de três indivíduos de *Tabebuia* sp. terra-firme, situados em uma restinga arbórea, durante 30 dias da estação chuvosa e seca. Medidas feitas a cada meia-hora.



**Figura 11.** Relação V/DPV de três indivíduos de *Tabebuia* sp. alagada, situados em uma restinga arbórea, durante 30 dias da estação chuvosa e seca. Medidas feitas a cada meia-hora.



**Figura 12.** Relação V/DPV de dois indivíduos de *Euterpe edulis*, situados em uma restinga arbórea, durante 30 dias da estação chuvosa e seca. O indivíduo *h* não possui dados para a estação chuvosa. Medidas feitas a cada meia-hora.

## DISCUSSÃO

### *Saturação da atmosfera na estação seca*

Em períodos nos quais as temperaturas foram baixas, a umidade relativa (UR) do ar facilmente atingiu 100%, principalmente durante a noite, fazendo com que os valores de DPV fossem 0kPa, isto devido ao fato da área de estudo situar-se bem próxima ao litoral, onde a atmosfera local sofre uma forte influência marítima. Os valores mais baixos de UR registrados (entre 40% e 50%) sempre ocorreram em períodos cuja temperatura do ar foi superior a 30°C e que determinaram altos valores de DPV. Este padrão observado decorre simplesmente da maior capacidade de retenção de umidade do ar sob altas temperaturas. Durante a estação seca, quando a precipitação foi menor, os valores de DPV permaneceram baixos, sendo de uma maneira geral, inferiores do DPV da estação da chuva, onde a água era mais abundante principalmente no solo. É de se esperar que estações secas apresentem valores de DPV maiores que estações chuvosas, devido a queda da umidade do ar, porém, o que encontramos foi o oposto. O ar na região possui uma umidade alta durante quase o ano todo por causada proximidade com o mar, devido a isto, na estação seca, quando a temperatura é mais baixa, o DPV apresenta valores inferiores ao encontrado na estação chuvosa, período no qual a temperatura é mais elevada. A diminuição dos valores de DPV na estação da seca possibilitou a ocorrência de fatos não esperados no início do trabalho que são discutidos a seguir.

### ***Absorção de água pela copa***

A movimentação da água na planta ocorre devido a existência de diferenças no potencial hídrico ( $\Psi$ ) ao longo do contínuo solo-planta-atmosfera. Quando o potencial hídrico da atmosfera é mais negativo que o potencial hídrico do solo ( $\Psi_s$ ) ocorre um fluxo de água no sentido do solo para a copa das árvores, desde que a planta não apresente uma resistência que impeça este fluxo. De fato, observamos fluxo noturno de água em todas as espécies durante as noites com altos DPV na estação chuvosa, sugerindo que não há fechamento estomático durante a noite nestas espécies. Em contrapartida, seguindo o mesmo princípio da movimentação de água ao longo do contínuo solo-planta-atmosfera, quando o potencial hídrico do solo ( $\Psi_s$ ) for mais negativo que o potencial hídrico da atmosfera é possível a ocorrência de reversão do fluxo de água, da copa em direção às raízes, desde que não ocorra grande resistência no sistema hidráulico da planta. De fato, observamos fluxos reversos de seiva em todos os indivíduos durante as noites na estação seca, quando a disponibilidade de água no solo foi reduzida e a atmosfera encontrava-se saturada, podendo ter causado eventos de condensação nas folhas.

*E. edulis* foi a espécie que apresentou a menor proporção de transpiração noturna em relação à transpiração diária durante a estação chuvosa (cerca de 3%) e ao mesmo tempo apresentou a maior magnitude de fluxo reverso na estação seca (-11%), o que significa que o equivalente a 12% de toda a água perdida durante o dia pela copa foi absorvida durante a noite também pela copa e distribuída para o sistema radicular. O fato da transpiração diurna ter sido baixa durante a estação seca teve grande importância para que a absorção de água pela copa durante a noite representasse uma porcentagem maior

da transpiração diária. A absorção de água foliar já foi descrita para diversas espécies, mas todos os relatos encontrados na literatura se referem a absorção foliar em ambientes onde ocorrem eventos de neblina (Burgess & Dawson 2004, Oliveira *et al.* 2005, Limm *et al.* 2009, Simonin *et al.* 2009, Lima 2010, Eller 2012). Não temos registros de eventos de neblina em nossa área de estudo, mas provavelmente ocorreu a formação de orvalho ou filmes de água sobre as folhas durante as noites em que a atmosfera se tornou saturada (DPV = 0 kPa). A formação de filmes de água nas folhas de plantas a noite pode ter dois efeitos: reduzir a transpiração e possibilitar a absorção foliar de água. Além de folhas, porções dos ramos também podem absorver água atmosférica (Katz *et al.* 1989), portanto, não podemos afirmar que a absorção de água pela copa tenha ocorrido exclusivamente pelas folhas.

O fato da *E. edulis* apresentar raízes superficiais (Bovi *et al.* 1978) dificulta o acesso pela planta à água do lençol freático durante a estação seca, quando encontra-se mais profundo. A menor disponibilidade de água nesse período pode restringir o uso de água pela planta em comparação com a estação chuvosa. Tanto *C. brasiliense* quanto *Tabebuia* sp. também apresentam valores negativos de  $E_r/E_d$ , porém de menor magnitude que os encontrados para *E. edulis*. Possivelmente estas duas espécies possuem sistemas radiculares mais profundos, o que possibilita um maior volume de água no solo disponível para estas espécies mesmo durante períodos em que o nível do lençol freático estiver mais baixo.

A água absorvida pelas folhas pode influenciar o desempenho ecofisiológico de algumas espécies durante períodos de baixa disponibilidade de água no solo (Lima 2010), através da redistribuição da água absorvida pelas folhas em direção ao solo (Nazdezdina

*et al.* 2010; Burgess & Dawson 2004). A água absorvida pela copa não é usada somente na reidratação das folhas e da parte aérea, e pode ser transportada para as raízes, onde pode reidratar tecidos radiculares ou ser liberada para o solo. Como a maioria das plantas não apresenta nenhum mecanismo para evitar a perda de água pelas raízes (Cadlwell *et al.* 1998), acreditamos que a água transportada para o sistema radicular tenha sido perdida para o solo, da mesma maneira que ocorre em processos de redistribuição hídrica descrita para diversas espécies, inclusive em florestas tropicais (Burgess *et al.* 1998, Cadlwell *et al.* 1998, Oliveira *et al.* 2005). Como durante a estação seca a água disponível no solo encontrava-se abaixo do nível encontrado na maior parte do ano, as raízes mais próximas à superfície provavelmente estavam em contato com um solo com baixo potencial hídrico. Devido a presença deste solo com baixo potencial hídrico e a copa em uma atmosfera saturada, o movimento de água seguir a diferença do potencial hídrico no contínuo solo-planta-atmosfera é algo totalmente plausível nestas circunstâncias e nos surpreende o fato de não haver nenhum relato de absorção de água pela copa em áreas litorâneas, onde a atmosfera comumente encontra-se saturada.

Diversos autores utilizam a premissa de que logo no início da madrugada, o  $\Psi_f$  (potencial hídrico das folhas) encontrasse em equilíbrio com o  $\Psi_s$  (O'Grandy *et al.* 1999, Palmer *et al.* 2008), mas isso não ocorre quando há transpiração noturna, onde o  $\Psi_f$  seria menor que o  $\Psi_s$  (Kavanagh *et al.* 2006, Hubbart *et al.* 2007, Zeppel *et al.* 2010). Este equilíbrio também não deve ocorrer quando a planta for capaz de absorver a água presente na atmosfera pelas folhas, pois nestes casos o  $\Psi_f$  pode ser maior que  $\Psi_s$ .

### ***Variações nos níveis do lençol freático influenciam o fluxo de seiva das espécies estudadas?***

De modo geral, variações no nível do lençol freático tiveram pouca ou nenhuma influência no fluxo de seiva das espécies estudadas. No caso do *C. brasiliense* ocorreu uma variação intra-específica, sendo que dois indivíduos apresentaram uma pequena redução no fluxo de seiva durante períodos de maior alagamento, evento que pode ter causado um ligeiro aumento na resistência hidráulica durante o processo de absorção de água pelas raízes. De acordo com o estudo de Oliveira e Joly (2010), em condições de alagamento, o crescimento de *C. brasiliense* é mantido, porém em taxas menores, o que está de acordo com nossos resultados encontrados. Observamos que *C. brasiliense* é capaz de manter a transpiração em taxas elevadas mesmo durante os períodos de maior alagamento e por isso é considerado uma planta tolerante a áreas alagáveis (Lobo & Joly 1998, Oliveira & Joly 2010). O indivíduo *a* de *C. brasiliense* não apresentou nenhuma resposta significativa à variação do lençol freático, esta diferença entre indivíduos na resposta ao alagamento, pode ter sido causado por variações do microrrelevo, no qual este indivíduo encontrava-se ligeiramente mais alto que os demais, portanto menos sujeito ao alagamento. Estes resultados mostram que pequenas variações ambientais podem influenciar significativamente o desempenho das plantas.

Plantas que vivem em ambientes alagáveis tendem a apresentar mais do que um mecanismo adaptativo ao alagamento (Scarano 1994, Parolin *et al.* 2004), como por exemplo: raízes adventícias, lenticelas e em alguns indivíduos, hipertrofia dos ramos (Parolin 2001). Nos indivíduos de *Tabebuia* sp. alagados, observamos uma grande quantidade de lenticelas desde a base do caule até as folhas e diversas raízes adventícias

na base do caule, enquanto que nas *Tabebuias* sp. terra-firme foram observadas apenas as lenticelas também em grande quantidade. Nos indivíduos de *E. edulis* foram observados apenas raízes adventícias, apesar desta ser uma característica da espécie, independente de estar em área alagável ou não. Estas características indicam que estas plantas são bem adaptadas ao alagamento, justificando a ausência de interferência do lençol freático na transpiração das *Tabebuia* sp. terra-firme, o aumento da transpiração em *E. edulis* e em um dos indivíduos de *Tabebuia* sp. alagada durante o aumento do nível do lençol freático. O fato do alagamento nesta área não apresentar longa duração, pode ser determinante para que as *Tabebuias* sp. e *E. edulis* apresentem uma transpiração elevada, uma vez que diversas espécies não toleram longos períodos de alagamento (Parolin *et al.* 2004). Outro fator que pode favorecer o aumento da transpiração em *E. edulis* com o aumento do lençol freático é o fato da espécie ter raízes predominantemente superficiais, apresentando mais de 80% do sistema radicular nos 40 cm superficiais do solo (Bovi *et al.* 1978), com isso, na estação seca onde o nível do lençol freático encontra-se baixo, a disponibilidade de água disponível na superfície do solo pode diminuir.

### ***Transpiração diurna e noturna X déficit de pressão de vapor***

A ocorrência de uma relação não-linear entre fluxo de seiva e DPV indica que existe algum outro fator que controla a resistência da planta em relação a perda de água para a atmosfera ou que existem outros fatores que apresentam grande influência na transpiração (Rosado *et al.* 2012). Relações não-lineares entre o DPV e a transpiração já é amplamente discutido na literatura quando se refere à transpiração diurna (Robinson & Bower 1988, Jones & Southerland 1991, Cruziat *et al.* 2002), porém poucos autores

relatam uma relação não-linear entre transpiração-DPV durante o período noturno (Rosado 2012, Moore *et al.* 2008, Zeppel *et al.* 2010). Relações lineares na relação transpiração-DPV são pouco encontradas em análises feitas durante o período diurno, uma vez que a radiação solar pode apresentar influência na transpiração e também pode ocorrer o controle estomático quando as plantas são expostas à altas demandas evaporativas da atmosfera. Nós observamos tanto relações não lineares no período diurno, quanto relações lineares durante o dia.

As relações não-lineares entre fluxo de seiva noturno e DPV observadas em alguns indivíduos sugerem que plantas apresentam controle estomático à noite ou então há um efeito termodinâmico na  $E_n$  (Rosado *et al.* 2012). Em algumas espécies a transpiração é regulada pela planta, causando curvas não-lineares na relação transpiração-DPV ou até mesmo, a ausência de transpiração noturna em ambientes secos (Barbour & Buckley 2007, Cavender-Bares *et al.* 2007). A capacidade de regular a transpiração através de uma redução na abertura estomática representa uma capacidade destas espécies em manter um controle isohídrico ao longo do dia e da noite. Entretanto, a maioria dos indivíduos não apresentou restrição na transpiração noturna, o que é evidenciado pelas fortes relações lineares positivas entre fluxo e DPV.

Nos últimos anos vários estudos têm discutido o significado da transpiração noturna para as plantas, incluindo: 1) aumento da eficiência na absorção de carbono logo no início da manhã, quando o DPV é mais baixo. Plantas que já estiverem com os estômatos abertos serão capazes de fotossintetizar com menores perdas de água (Bucci *et al.* 2005); 2) fornecimento de nutrientes para a copa das plantas pelo fluxo transpiratório. Em habitats com baixa disponibilidade de nutrientes e alta disponibilidade de água, as plantas

que apresentarem transpiração noturna terão vantagens (Daley & Phillips 2006); 3) fornecimento de oxigênio durante a noite para as células do parênquima do xilema (Gansert 2003). Também tem sido cogitado que a transpiração noturna não tem significado adaptativo, mas sim uma consequência da incapacidade das plantas em evitar a transpiração noturna. Como a transpiração noturna é um processo passivo, é muito provável que em diversas espécies este processo ocorra devido à falta de capacidade do fechamento total dos estômatos, ou ocorrer até mesmo pela cutícula (Santrucek *et al.* 2004).

Durante o período diurno, a relação transpiração-DPV foi linear para quase todos os indivíduos nas duas estações. Correlações lineares na relação transpiração-DPV indicam que as plantas não controlaram a perda de água pelas folhas, mas alguns indivíduos em alguns momentos também apresentaram relações não-lineares entre essas variáveis. As razões para que a maioria dos indivíduos não terem apresentado nenhuma restrição à perda de água pode ser devido à alta umidade do ar e consequentemente baixo DPV. *C. brasiliense* foi a espécie que apresentou correlação não-linear com maior frequência, isso pode ser devido o fato dessa espécie ocupar o dossel da mata. Copas emergentes em florestas estão frequentemente expostas a condições mais secas que podem levar ao fechamento estomático, como maior DPV, maior radiação incidente e maior exposição a ventos que podem remover a camada envolvente de ar (*boundary layer*) da copa, expondo-a a uma atmosfera mais seca (Pataki *et al.* 1998, Cavender-Bares *et al.* 2007).

O fluxo de seiva diurno de *C. brasiliense* não apresentou grande alteração entre a estação chuvosa e seca, enquanto que para as outras espécies o fluxo de seiva na estação chuvosa apresentou valores superiores ao da estação seca. O fato da variação

ser baixa no *C. brasiliense* indica que esta espécie teve acesso à água mesmo em períodos em que o lençol freático encontrava-se mais baixo. Ainda em relação ao período diurno, todos os indivíduos apresentaram uma relação transpiração-DPV mais forte na estação seca que na estação chuvosa, o que indica que as árvores estavam mais acopladas à atmosfera na estação da seca.

### ***Variação de V/DPV entre estações***

Todas as espécies apresentaram ao menos um indivíduo com variação significativa na relação *V/DPV* entre as estações e este padrão pode ter sido causado pelas diferenças na posição dos indivíduos nos diferentes estratos florestais. Os indivíduos de *C. brasiliense* e *E. edulis* são mais altos que os das demais espécies presentes nesta mata e, conseqüentemente, recebem maior radiação solar e estão mais expostos ao vento. Os indivíduos de *Tabebuia* sp. alagada ficam próximos à uma pequena clareira formada devido à área alagada, estes indivíduos são mais propícios à receber uma maior radiação solar e efeitos do vento.

A relação *V/DPV* foi maior na estação seca, sugerindo que as espécies estudadas sejam capazes de controlar a perda de água por transpiração através da regulação estomática. Durante a estação da seca, onde a umidade do ar foi maior, a necessidade do fechamento estomático foi menor, com a exceção dos indivíduos comentados no parágrafo anterior. A disponibilidade de água neste período, quando o lençol freático encontra-se baixo, foi o suficiente suprir a demanda hídrica das espécies estudadas, de forma que a maior parte destas, não tivessem a necessidade de controlar a transpiração.

## CONCLUSÃO

O aumento do nível do lençol freático na floresta de restinga estudada pouco influenciou o fluxo de seiva das espécies estudadas e quando influenciou, foi de maneiras distintas, causando uma pequena redução de fluxo para o *C. brasiliense*, nenhum efeito para a *Tabebuia* sp. terra-firme e um pequeno aumento no fluxo de seiva nos indivíduos do *E. edulis* e para um dos indivíduos de *Tabebuia* sp. alagada. Os dados encontrados indicam que a ocorrência de transpiração noturna é mais comum que se pensava, assim como a ocorrência de fluxo de seiva descendente. Ainda registramos que a absorção foliar pode ocorrer em ambientes sem neblina, algo considerado raro, uma vez que não encontramos na literatura nenhum estudo que tenha encontrado o mesmo. Desta maneira a absorção de água pelas folhas pode ser mais frequente do que é imaginado. As espécies de restinga estudadas apresentam um baixo controle estomático, de maneira que, a estimativa do potencial hídrico do solo através do potencial hídrico foliar antes do amanhecer pode implicar em erros, sendo que quando houver transpiração noturna, o valor do potencial hídrico do solo será subestimado e quando houver absorção foliar, o potencial hídrico do solo será superestimado.

Na restinga estudada, a estação seca possui um menor DPV devido à alta umidade do ar e não é de fato um período de restrição hídrica para as plantas. A menor transpiração durante a estação seca não resulta de um déficit hídrico no ambiente, mas sim do alto DPV associado à menor disponibilidade hídrica no solo.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

As árvores são uma importante via de transporte de água para a atmosfera e compreender os mecanismos do transporte de água em plantas é de grande importância para o entendimento do balanço hídrico dos ecossistemas. Ainda, alterações em ambientes e restinga, causadas por ações antrópicas podem resultar em grandes alterações na distribuição de espécies destes ambientes, uma vez que diversas ações antrópicas são capazes de causar alagamentos em locais onde nem todas as espécies possuem condições de sobreviver. Mesmo entre as espécies capazes de se manterem em ambientes alagáveis, não ocorre uma resposta ao alagamento igual á todas, podendo haver espécies favorecidas e espécies prejudicadas com as alterações.

## REFERÊNCIAS

- Akaike, H. (1973) Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In Second International Symposium on Information Theory, ed. BN Petrov, F Csaki, 267–281. Budapest, Hungary: Akademiai Kiado
- Assis, M.A. (1999) Florística e caracterização das comunidades vegetais da Planície Costeira de Picinguaba, Ubatuba/SP. Tese (Doutorado em ciências Biológicas) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas-SP, Brasil.
- Assis, M.A., Prata, E.M.B., Pedroni, F., Sanchez, M., Eisenlohr, P.V. Martins, F.R., Santos, F.A.M., Tamashiro J.Y., Alve, L.F., Vieira, S.A., Piccolo, M.C., Martins, S.C., Camargo, P.B., Carmo, J.B., Simões, E., Martinelli, L.A. & Joly, C.A. (2011) Florestas de restinga e de terras baixas na planície costeira do sudoeste do Brasil: vegetação e heterogeneidade ambiental. *Biota Neotrop.*, 11(2): 103-121.
- Barbour, M.M. & Buckley, T.N., (2007) The stomatal response to evaporative demand persists at night in *Ricinus communis* plants with high nocturnal conductance. *Plant, Cell and Environment*, 30:711–721.
- Beevers, L., Douven, W., Lazard, H. & Verheij, H. (2012) Cumulative impacts of road developments in floodplains. *Transportation Research Part D*, 398-404.
- Bloom A.J., Chapin III F.S., Mooney H.A. (1985) Resource Limitation in Plants - An Economic Analogy. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 363-392.
- Bovi, M.L.A., Cardoso, M. & Cione, J. (1978) Caracterização radicular do palmitero. *Bragantia*, 37: 85-88.

- Bucci, S.J., Goldstein G. , Meinzer, F.C., Franco, A.C., Campanello P. & Scholz F.G. (2005) Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in neotropical savanna trees. *Trees*, 19:296–304.
- Burgess, S.S.O. (2006) Measuring transpiration responses to summer precipitation in a Mediterranean climate: a simple screening tool for identifying plant water-use strategies. *Physiologia Plantarum*, 127, 404-412.
- Burgess, S.S.O., Adams, M.A., Turner, N.C., Beverly, C.R., Ong, C.K., Khan, A.A.H., & Bleby, T.M. (2001) An improved heat pulse method to measure low and reverse rates of sap flow in woody plants. *Tree Physiology*, 21: 589–598.
- Burgess, S.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. & 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
- 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.
- Cavender-Bares J., Sack, L. & Savage, J. (2007) Atmospheric and soil drought reduce nocturnal conductance in live oaks. *Tree Physiol.*, 27:611-620
- Čermák J (1995) Methods for studies of water transport in trees, especially the stem heat balance and scaling. In Proc. 32nd Course in Applied Ecology. Eds. T. Anfodillo and S. Rento. San Vito di Cadore, Univ, Padova, Itália, pp 58–82.

- Churkina G. & Running S.W. (1998) Contrasting Climatic Controls on the Estimated Productivity of Global Terrestrial Biomes. *Ecosystems*.1: 206-215.
- Cruiziat, P., Cochard, H.& Améglio, T. (2002) Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Ann. For. Sci.*, 59: 723-752.
- CIIAGRO, 2011. <http://www.ciiagro.sp.gov.br/>, acessado em 28 de novembro de 2011.
- Daley, M. & N. Phillips. (2006) Interspecific variation in nighttime transpiration and stomatal conductance in a mixed New England deciduous forest. *Tree Physiol.* 26:411–419.
- 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 Physiol.*, 27: 561–575.
- Dennis E.S., Dolferus M., Ellis M., Rahman M., Wu Y., Hoeren F.U., Grover A., Ismond K.P., Good A.G., Peacock W.J. (2000) Molecular strategies for improving waterlogging tolerance in plants. *Journal of Experimental Botany*.51: 89-97.
- Duarte H.M., Gebler A., Scarano F.R., Franco A.C., De Mattos E.A., Nahm M., Renneenberg H., Rodrigues P.J.F.P., Zaluar H.L.T., Lüttge U. (2005) Ecophysiology of six selected shrub species in different plant communities at the periphery of the Atlantic Forest of SE- Brazil. *Flora*. 200: 456-476.
- Eller, C.B. (2012) A Importância da Neblina nas Relações Hídricas e no Desempenho Ecofisiológico de *Drimys brasiliensis* Miers (Winteraceae) Tese (Mestrado em Ecologia) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas\_SP, Brasil.
- Embrapa, 2011. <http://www.bdclima.cnpm.embrapa.br/>, acessado em 28 de novembro de 2011.

- Ferreira C.S., Pidade M.T.F., Junk W.J., Parolin P. (2007) Floodplain and upland populations of Amazonian *Himatanthus sucuuba*: effects of flooding on germination, seedling growth and mortality. *Environ Exp Bot.* 60: 477-483.
- Fisher, J.B., Baldocchi, D.D., Misson L., Dawson, T.E. & Goldstein, A.H. (2007) What the towers don't see at night: nocturnal sap flow in trees and shrubs at two AmeriFlux sites in California. *Tree Physiol.*, 27: 597-610.
- Goldsmith, R., Matzke, N.J. & Dawson, T.E. (2013) The incidence and implications of cloud forest plant water relations. *Ecol. Letters*, 16: 307-314.
- Gansert, D. (2003) Xylem sap flow as a major pathway for oxygen supply to the sapwood of birch (*Betula pubescens* Ehr.). *Plant Cell Environ.* 26:1803–1814.
- Grömping, H.(2006) Relative Importance for Linear Regression in R: The Package relaimpo. *Journal of Statistical Software*, 17.
- Heim, R.R. (2002) A Review of Twentieth-Century Drought Indices Used in the United States. *American Meteorological Society*, 1149-1165.
- Holbrook N.M. & Zwieniecki M.A. (2003) Water Gate. *Nature*. 245: 361.
- Hubbart, J.A., Kavanagh, K.L., Pangle, R., Link, T. & Schotzko, A. (2007) Cold air drainage and modeled nocturnal leaf water potential in complex forested terrain. *Tree Physiol.* 27: 631-639.
- INPE, 2011. <http://sinda.crn2.inpe.br/PCD/>, acessado em 28 de novembro de 2011.
- Jasechko S., Sharp Z.D., Gibson J.J., Birks S.J., Yi Yi & Fawcett P.J. (2013) Terrestrial water fluxes dominated by transpiration. *Nature* 496: 347-350.
- Joly C.A. (1991) Flooding tolerance in tropical trees. In: Davies MB, Lambers H (eds) Plant life under oxygen deprivation. Academic Publishing, *The Netherlands*, pp 23–34.

- Jones, H.G. & Sutherland, R. A. (1991) Stomatal control of xylem embolism. *Plant Cell and Environment*, 14: 607-612.
- 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.
- Kavanagh, K.L., Pangle R. & Schotzko, A.D. (2007). Nocturnal transpiration causing disequilibrium between soil and stem predawn water potential in mixed conifer forests of Idaho. *Tree Physiol.* 27:621–629.
- Köstner B, Granier A, Čermák J (1998) Sap flow measurements in forest stands-methods and uncertainties. *Ann. Sci. For.* 55: 13–27.
- Kozlowski T.T. (1997) Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monograph*. 1: 1-29.
- 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 em Biologia Vegetal) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas\_SP, Brasil.
- Limm, E.B, Simonin, K.A., Bothman, A.G. & Dawson T.E. (2009) Foliar Water Uptake: A Common Water Acquisition Strategy for Plants of Redwood Forest. *Oecologia* 161: 449-459.
- Lobo, P.C. & Joly, C.A. (1998) Tolerance to hypoxia and anoxia in neotropical tree species. *In Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics.*(F.R. Scarano & A.C. Franco, eds.).Series O ecologia Brasiliensis, PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, v. IV p.137-156.

- Martinez-Valalta, J., Mangirón, M., Ogaya, R., Sauret, M., Serrano, L., Peñuelas, J. & Piñol, J. (2003). Sap flow three co-occurring Mediterranean woody species under varying atmospheric and soil conditions. *Tree Physiology* 23: 747-758.
- Martins, S.C. (2010) Caracterização dos solos e serapilheira ao longo do gradiente altitudinal da Mata Atlântica, estado de São Paulo. Tese (Doutorado em ciências) - Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba-SP, Brasil.
- Mishra, A.K. & Singh, V.P. (2010) A review of drought concepts. *Journal of Hydrology*, 391: 202-216.
- Moore G.W., Cleverly J.R. & Owens M.K. (2008) Nocturnal transpiration in riparian Tamarix thickets authenticated by sap flux, eddy covariance and leaf gas exchange measurements. *Tree Physiology* 28: 521–528.
- Moraes, R.M.; Delitti, W.B.C. & Struffaldi-De-Vuono, Y. (1999) Litter fall and litter nutrient content two Brazilian Tropical Forest. *Revista Brasileira de Botânica* 50: 163-173
- Morellato, L.P.C., Talora, D.C., Takahasi, A., Bencke, C.C., Romera, E.C. & Zipparro, V.B. (2000) Phenology of Atlantic Rain Forest trees: a comparative study. *Biotropica* 32: 811-823.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853-858.
- Nadezhdina, N., Čermák, J., Ceulemans, R. (2002) Radial patterns of sap flow in woody stems of dominant and understory species: scaling errors associated with positioning of sensors. *Tree Physiology* 22: 907-918.

- Nadezhdina, N, David, T.S., David, J.S., Ferreira, M.I., Dohnal, M., Tesar, M., Gartner, K., Leitgeb, E., Nadezhdin, V., Cermak, J., Jimenez, M.S., Morales, D. (2010) Trees never rest: the multiple facets of hydraulic redistribution. *Ecohydrology* 3:431–444.
- Núñez-Elisea R., Schaffer B., Fisher J.B., Colls A.M., Crane J.H. (1999) Influence of flooding on net CO<sub>2</sub> assimilation, growth and stem anatomy of *Annona* species. *Ann Bot.* 84: 771-780.
- O'Grandy, A.P., Eamus D.& Hutley, L.B.(1999) Transpiration increases during the dry season: patterns of tree water use in eucalypt open-forests of northern Australia. *Tree Physiol.*, 19:591–597.
- Oliveria, R.S., Dawson, T.E, Burgess, S.S.O. & Nepsted, D.C. (2005) Hydraulic redistribution in three Amazonian trees.*Oecologia*.145: 354-363.
- Oliveira, V.C. & Joly, C.A. (2010) Flooding tolerance of *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae): morphological, physiological and growth responses. *Trees*. 24: 185-193.
- Oren, R., Sperry, J.S., Ewers, B.E., Pataki, D.E., Phillips, N. & Megonigal, J.P., (2001) Sensitivity of mean canopy stomatal conductance to vapor pressure deficit in a flooded *Taxodium distichum* L. forest: hydraulic and non-hydraulic effects. *Oecologia*. 126: 21-29.
- Palmer, A.R., Fuentes, S., Taylor, D., Macinnis-Ng, C., Zeppel, M., Yunusa, I., February, E.& Eamus D.(2008) The use of pre-dawn leaf water potential and MODIS LAI to explore seasonal trends in the phenology of Australian and southern African woodlands and savannas. *Aust. J. Bot.*, 56:557–563.

- Parolin P.,(2001) Seed germination and early establishment in 12 tree species from nutrient-rich and nutrient-poor Central Amazonian floodplains. *Aquatic Botany* 70:89-103.
- Parolin. P., Simone, O., Haase, K. Waldhoff, D., Roteenberger, S., Kuhn, U, Kesselmeier J., Piedade, M.T.F., Kleiss, B., Schimidt, W. & Junk, W.J. (2004) Central Amazonian Floodplain Forest: Tree Adaptations in a Pulsing System. *The Botanical Review*, 70(3): 357-380.
- Pataki, D.E., Oren, R., Katul, G. & Sigmon, J. (1998) Canopy conductance of *Pinus taeda*, *Liquidambar styraciflua* and *Quercus phellos* under varying atmospheric and soil water conditions. *Tree Physiol.*, 18: 307-315.
- R Development Core Team (2011) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Rengifo E., Tezara W., Herrera A. (2005) Water relations, chlorophyll a fluorescence, and contents of saccharides in tree species of a tropical forest in response to flood. *Photosynthetica*. 43: 203-210.
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J. & Hirota, M.M. (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining fores distributed? Implicationas for conservation. *Biological Conservation*. 142: 1141-1153.
- Rizzini, C.T. (1997) *Tratado de Fitogeografia do Brasil*, 2° ed. Âmbito Cultural Edições, Rio de Janeiro.

- Robinson J.C. & Bower J.P. (1988) Transpiration from Banana Leaves in the Subtropics in Response to Diurnal and Seasonal Factors and High Evaporative Demand, *Scientia Horticulturae* 37: 129-143.
- Rosado, B.H.P. (2011) Ecologia Funcional de Árvores na Mata Atlântica: o Papel de Atributos Morfológicos, Grau de Exposição da Copa e Altitude Sobre o Uso de Água das Espécies Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas\_SP, Brasil.
- 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. Agr Forest Meteorol.* 158-159: 13-20
- Santrucek, J., Simanova, E., Karbulkova, J., Simkova, M. & Schreiber, L. (2004) A new technique for measurement of water permeability of stomatous cuticular membranes isolated from *Hedera helix* leaves. *J. Exp. Bot.* 55:1411–1422.
- Scarano F.R. (2002) Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rain forest. *Ann Bot.* 90: 517–524.
- Scarano, F.R., Cattanio J.H. & Crawford R.M.M. (1994) Root carbohydrate storage in young saplings of Amazonian tidal varzea forest before the onset of the wet season. *Acta Botanica Brasilica* 8: 129-139.
- Schlüter U.B., Furch B., Joly C.A. (1993) Physiological and anatomical adaptations by young *Astrocaryum jauari* Mart. (Arecaceae) in periodically inundated biotopes of central Amazonia. *Biotropica.* 25: 384-396.

- 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.
- Swanson, RH (1994) Significant historical development in thermal methods for measuring sap flow in trees. *Agric. For. Meteorol.* 72: 113–132.
- Tournare-Roux C., Sutka M., Javot H., Gout E., Gerbeau P., Luu D., Bligny R., Maurel C. (2003) Cytosolic pH regulates root water transport during anoxic stress through gating of aquaporins. *Nature*.425: 393-397.
- Waldhoff D., Furch B. (2002) Leaf morphology and anatomy in eleven tree species from Central Amazonian floodplains (Brazil). *Amazoniana*. 17: 79-94.
- Whitehead, D. (1998) Regulation of stomatal conductance and transpiration in forest canopies. *Tree Physiol.* 18: 633-644.
- Wullschlegel S.D., Meinzer F.C., Vertessy R.A. (1998) A review of whole-plant water use studies in trees. *Tree Physiol.* 18: 499-512.
- Zeppel, M.J.B. Macinnis-Ng, C.M.O., Yunusa, I.A.M., Whitley, R.J., Eamus, D. (2008) Long term trends on stand transpiration in a remnant forest during wet and dry years. *Journal of Hydrology* 349: 200-213.
- Zeppel, M.J.B., Tissue, D., Taylor, D., Macinnis-Ng, C.M.O. & Eamus, D. (2010) Rates of nocturnal transpiration in two evergreen temperate woodland species with differing water-use strategies. *Tree Physiol.*, 30: 988-1000.