



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS
CURSO DE MESTRADO

FABIANN LUCENA DA PONTE

**DIVERGÊNCIA FUNCIONAL EM ESPÉCIES CONGÊNERES SINTÓPICAS:
ESTUDO DE CASO COM *Mimosa* spp.**

FORTALEZA

2013

FABIANN LUCENA DA PONTE

DIVERGÊNCIA FUNCIONAL EM ESPÉCIES CONGÊNERES SINTÓPICAS:
ESTUDO DE CASO COM *Mimosa* spp.

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Prof^a Dra. Francisca Soares de Araújo.

Co-orientadores: Prof. Dr. Fernando Roberto Martins.

Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira.

FORTALEZA

2013

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária
Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

P857d Ponte, Fabiann Lucena da.
Divergência funcional em espécies congêneres sintópicas : estudo de caso com *Mimosa* spp. /
Fabiann Lucena da Ponte. – 2013.
35 f. : il.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação
em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2013.

Orientação: Profa. Dra. Francisca Soares de Araújo.
Coorientação: Prof. Dr. Fernando Roberto Martins.

1. Caatinga. 2. Fabaceae. 3. Arquitetura hidráulica. 4. Condutividade hidráulica. 5. Competição
interespecífica. I. Título.

CDD 577

FABIANN LUCENA DA PONTE

DIVERGÊNCIA FUNCIONAL EM ESPÉCIES CONGÊNERES SINTÓPICAS:
ESTUDO DE CASO COM *Mimosa* spp.

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em 30/ 08/ 2013

BANCA EXAMINADORA

Prof^ª. Dr^ª. Francisca Soares de Araújo
Universidade Federal do Ceará-UFC

Prof. Dr. Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio
Universidade Federal de Pernambuco-UFPE

Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa
Universidade Federal do Ceará-UFC

Prof. Dr. Alexandre Bosco de Oliveira (suplente)
Universidade Federal do Ceará-UFC

À Deus,
À minha família,
Ao meu marido Edson Lopes.

AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior Brasil (CAPES), pelo apoio financeiro com a manutenção da bolsa de estudo durante o período do mestrado Código de Financiamento 001.

À Associação Caatinga que permitiu a realização deste trabalho na Reserva Particular de Patrimônio Natural Serra das Amas (RPPNSA).

À Universidade Federal do Ceará e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, pela estrutura física e de pessoal, professores e funcionários.

À Professora Dra. Francisca Soares de Araújo, minha orientadora, por tornar possível a concretização desse trabalho.

À Professora Dra. Arlete Aparecida que cedeu o Laboratório de Anatomia e me orientou com conhecimentos de anatomia vegetal.

Aos Professores Dr. Rafael Oliveira e Dr. Fernando Martins da Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP) por sua disponibilidade e imensa colaboração com meu trabalho, e pela importante oportunidade de aprendizado que me proporcionaram.

Aos professores participantes da Banca examinadora Dr. Rafael Costa e Dr. Everardo Sampaio pelas valiosas colaborações e sugestões.

À todos os professores que possibilitaram a minha caminhada acadêmica.

Aos colegas de laboratório por sua companhia, e principalmente à Ellen Carvalho, Bruno Cruz e Clemir Candeia por sua colaboração ativa nas coletas de campo e nas discussões do trabalho.

Ao Dr. José Augusto Aragão por sua importante colaboração na análise dos meus dados, sempre com disponibilidade e paciência.

Ao meu amigo Msc. Bruno Edson por sua amizade e disponibilidade na assessoria em anatomia vegetal.

Aos amigos que conquistei no mestrado pela companhia e apoio compartilhados.

Aos amigos de vida pelo apoio e incentivo incondicional, e pela colaboração direta ou indireta na minha caminhada até aqui.

À minha família que sempre acreditou nas minhas conquistas, me impulsionou para novos desafios e me deu apoio sempre que precisei. Em especial, à minha mãe, Fátima Lucena, por ser forte o suficiente para confrontar minha teimosia.

Por último ao meu marido Edson Lopes, que foi além de companheiro de vida...
mateiro, orientador, corretor, estatístico, psicólogo... por seu apoio inestimável durante toda
essa jornada, por sua bondade, por seu amor e por tudo o que representa para mim.

RESUMO

Explicar a coexistência de espécies de plantas é ainda bastante controverso, visto que exigem o mesmo conjunto de recursos ambientais. Em condições abióticas severas, embora teoricamente o filtro ambiental selecione espécies filogeneticamente aparentadas o compartilhamento de recursos limitantes provavelmente se deve à divergência funcional em estratégias que reduzam o efeito de interações competitivas e possibilitem a coexistência. O recurso água é considerado o principal limitante em regiões tropicais sob climas áridos e semiáridos. Estudar a arquitetura hidráulica de espécies congêneres codominantes e coocorrentes nesses ambientes pode ajudar a compreender que estratégias de uso diferencial da água possibilitam o estabelecimento e coexistência. Foram estudadas as espécies *Mimosa tenuiflora* (Willd) Poir., e *Mimosa caesalpiniiifolia* Benth., ambas abundantes e coocorrentes na vegetação de caatinga, área de semiárido do Nordeste do Brasil. Foram analisados a área foliar específica, a massa foliar por área, a densidade da madeira, a anatomia do xilema de caule e ramo, a condutividade hidráulica potencial, o potencial hídrico foliar e as trocas gasosas, e a resistência do xilema à cavitação e ao embolismo. As espécies apresentaram densidade de madeira semelhante, porém a anatomia do xilema do caule mostrou que *M. tenuiflora* tem maior densidade de vasos e maior média ponderada de diâmetros. As duas espécies apresentam diferenças na arquitetura e funcionamento hidráulico e na sensibilidade estomática ao estresse hídrico. *Mimosa tenuiflora* é sempre verde, apresenta comportamento anisohídrico e arquitetura hidráulica indicativa de transporte hidráulico mais seguro, e maior resistência à seca. Conseqüentemente, essa espécie consegue manter as folhas no período de maior estresse hídrico. *Mimosa caesalpiniiifolia* é decídua, apresenta comportamento isohídrico e arquitetura hidráulica indicativa de transporte hidráulico mais eficiente e mais vulnerável à seca. Assim, demonstramos que espécies filogeneticamente aparentadas, que coocorrem em ambientes com forte filtro ambiental, para coexistir devem divergir funcionalmente e, portanto, não há conservação filogenética de nicho.

Palavras-chave: Caatinga. Fabaceae. Arquitetura hidráulica. Condutividade hidráulica.. Competição interespecífica. Anatomia de xilema.

ABSTRACT

Explain the coexistence of plant species is still very controversial, since they require the same set of environmental resources. In severe abiotic conditions, although theoretically environmental filter select phylogenetically closely related species sharing the limiting resource is likely due to functional divergence in strategies to reduce the effect of competitive interactions and enable coexistence. The water resource is considered the main limitation in tropical climates in arid and semiarid. Study the hydraulic architecture of congeneric species and codominant co occurring these environments can help you understand which strategies differential use of water and allow the establishment coexist. We studied *Mimosa tenuiflora* (Willd) Poir., And *Mimosa caesalpinifolia* Benth., Both abundant and co occurring in caatinga, semi-arid area of Northeast Brazil. We analyzed the specific leaf area, leaf mass per area, density of the wood, the anatomy of the stem xylem and branch hydraulic conductivity potential, leaf water potential and gas exchange, and the resistance of the xylem Cavitation and embolism. Species showed similar wood density, but the anatomy of the stem xylem showed that *M. tenuiflora* has higher vessel density and higher weighted average diameters. The two species differ in architecture and operating hydraulic and stomatal sensitivity to water stress. *M. tenuiflora* is always green, exhibits behavior indicative anisohídrico and hydraulic architecture hydraulic transport safer, and greater resistance to drought. Consequently, this species can keep the leaves in the period of greatest water stress. *Mimosa caesalpinifolia* is deciduous, exhibits behavior indicative isohydric and hydraulic architecture hydraulic transport more efficient and more vulnerable to drought. Thus, we demonstrate that phylogenetically closely related species, which cocorrem in environments with strong environmental filter for coexist must differ functionally and therefore there is no phylogenetic niche conservation.

Keywords: Caatinga. Fabaceae. Hydraulic architecture. Hydraulic conductivity. Interspecific competition. Anatomy of xylem.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

| | |
|--|----|
| Figura 1 – Diagrama climático de Walter e Lieth | 14 |
| Figura 2 – Caules e ramos de <i>M. tenuiflora</i> e <i>M. caesalpiniiifolia</i> | 22 |
| Figura 3 – Comportamento diário das espécies <i>M. tenuiflora</i> e <i>M. caesalpiniiifolia</i> em resposta ao Déficit de pressão de vapor (DPV) | 24 |
| Figura 4 – Relação entre condutância estomática (g_s) em relação ao potencial hídrico foliar das espécies <i>M. tenuiflora</i> e <i>M. caesalpiniiifolia</i> | 25 |
| Figura 5 – Curvas de vulnerabilidade à cavitação das espécies <i>M. tenuiflora</i> e <i>M. caesalpiniiifolia</i> | 26 |

LISTA DE TABELAS

| | |
|--|----|
| Tabela 1 – Características anatômicas das espécies <i>M. tenuiflora</i> e <i>M. caesalpinifolia</i> | 21 |
|--|----|

SUMÁRIO

| | | |
|------------|--|----|
| 1 | INTRODUÇÃO | 11 |
| 2 | MATERIAL E MÉTODOS | 13 |
| 2.1 | Local de estudo | 13 |
| 2.2 | Área foliar específica (AFE) e massa foliar por área (MFA) | 14 |
| 2.3 | Densidade da madeira | 15 |
| 2.4 | Anatomia do xilema e condutividade potencial (Kp) | 15 |
| 2.5 | Análise das trocas gasosas e relações hídricas | 16 |
| 2.6 | Condutividade hidráulica | 17 |
| 2.7 | Construção das curvas de vulnerabilidade a cavitação | 18 |
| 2.8 | Análise estatística | 19 |
| 3 | RESULTADOS | 20 |
| 3.1 | Área foliar específica (AFE) e massa foliar por área (MFA) | 20 |
| 3.2 | Densidade da madeira, anatomia do xilema e condutividade potencial (Kp) | 20 |
| 3.3 | Potencial de água na folha (Ψ_w), condutância estomática (g_s) e taxa fotossintética (A) | 23 |
| 3.4 | Curvas de vulnerabilidade à cavitação | 25 |
| 4 | DISCUSSÃO | 27 |
| | REFERÊNCIAS | 31 |

1 INTRODUÇÃO

As espécies vegetais utilizam o mesmo conjunto de recursos ambientais como água, CO₂, luz, macro e micronutrientes (GRUBB, 1977; SILVERTOWN, 2004). Diferenças funcionais e ecofisiológica, denominadas de divergências adaptativas (LEIGH, 2007), são utilizadas para explicar a coexistência interespecífica (GRIFFIN; SILLIMAN, 2011), pois espécies diferentes podem responder de forma distinta às variações ambientais (FINE *et al.*, 2004). Yamasaki *et al.* (2013) especularam que a coexistência de um par de espécies congêneres não é possível devido à segregação de nicho em relação às condições de luz.

Ambientes sob climas áridos e semiáridos estão sob baixa precipitação e a disponibilidade hídrica ocorre em forma de pulsos (CHESSON *et al.*, 2004; OGLE; REYNOLDS, 2004; REYNOLDS *et al.*, 2004). A conservação filogenética de nicho das espécies que ocorre nesses ambientes é explicada pelo mecanismo de filtragem ambiental e sugere agregação filogenética (CAVANDER- BARES *et al.*, 2006). Entretanto, a coexistência de espécies congêneres na natureza é considerada rara, e a competição pode ser o fator limitante (BELTRÁN *et al.*, 2012). Savage e Cavander-Bares (2011) afirmaram que, em habitats que enfrentam períodos de disponibilidade de água limitada, espécies funcionalmente distintas em relação ao uso da água podem ser mais propensas a coocorrer. O uso diferencial dos recursos é o mecanismo que pode explicar a coexistência de espécies aparentadas (TILMAN, 1977). Beltrán *et al.* (2012) explicaram que a essa coexistência se deve à divergência de traços que têm relevante função de captação e utilização dos recursos e, conseqüentemente, reduz a sobreposição dos nichos e a intensidade do processo de competição.

Quando o recurso limitante é a água, a divergência adaptativa pode ser observada através da dinâmica fenológica que reflete a variação temporal na utilização dos recursos (CHESSON *et al.*, 2004), e da arquitetura e funcionamento hidráulico das espécies (SPERRY *et al.*, 2002). Neste caso, o estabelecimento e a permanência das espécies vegetais podem ser dependentes da capacidade de condução hídrica e da resistência à cavitação e ao embolismo (SPERRY; TYREE, 1990; TYREE *et al.*, 1993).

A transição súbita da água contida no xilema do estado físico líquido para vapor, denominado cavitação (TYREE; SPERRY, 1989) tem como consequência direta o embolismo, que é a interrupção da condução hídrica no conduto xilemático (HACKE; SPERRY, 2001). Esse processo implica na redução ou perda da condutividade nos vasos xilemáticos e pode provocar ressecamento do tecido condutor e a conseqüente redução das taxas de crescimento e sobrevivência da planta (TYREE; SPERRY, 1989). A resistência à embolia é uma propriedade

bastante variável entre as espécies e é determinada pela diferença na estrutura do xilema (CHOAT *et al.*, 2012). Assim, representa uma característica importante para definir os limites de tolerância à seca das espécies lenhosas (CHOAT *et al.*, 2012). Quanto mais tolerante for a planta à seca, maior deverá ser a sua capacidade de resistir às altas pressões negativas sem que ocorra cavitação e maior deverá ser a carga interna nas paredes do duto xilemático (HACKE *et al.*, 2001).

A área tropical semiárida do Brasil ocupa aproximadamente 10% da área geográfica do país e abrange principalmente a região Nordeste (REDDY, 1983; BARBOSA; HUETEA; BAETHGEN, 2006). A *Woody savanna formation* (WOODWARD *et al.*, 2004) é a vegetação predominante, conhecida regionalmente por caatinga (ANDRADE-LIMA, 1981). A família Leguminosae é uma das mais abundantes na região (QUEIROZ, 2009; LIMA; MANSANO; ARAÚJO, 2012). O gênero *Mimosa* é monofilético e compartilha ancestral comum recente (SIMON *et al.*, 2011), e conforme Simon e Proença (2000), suas espécies estão intimamente relacionadas entre si. Espécies estreitamente relacionadas compartilham uma série de características moleculares, anatômicas, morfológicas e ecológicas (JUDD *et al.*, 2002). Assim, as espécies do gênero *Mimosa* que ocorrem no semiárido brasileiro, potencialmente, devem apresentar conservação filogenética de nicho e ser funcionalmente semelhantes (WEBB *et al.*, 2002).

Assumindo que espécies filogeneticamente relacionadas compartilham características similares (JUDD *et al.*, 2002) mas a competição limita a coocorrência (BELTRÁN *et al.*, 2012), espera-se que em ambientes com restrições do recurso água, espécies congêneres coocorrentes devem divergir quanto aos atributos que reflitam a absorção e utilização da água, como fenodinâmica foliar, arquitetura e funcionamento hidráulico. Para testar essa hipótese, foram selecionadas duas espécies do gênero *Mimosa* que coocorrem em área de vegetação de caatinga do semiárido brasileiro. Em cada uma das duas espécies, foram analisadas arquitetura e funcionamento hidráulico, considerados atributos que refletem bem a capacidade de absorção e utilização do recurso água a partir da capacidade de condução hídrica e a resistência à cavitação e ao embolismo (SPERRY; TYREE, 1990; TYREE *et al.*, 1993).

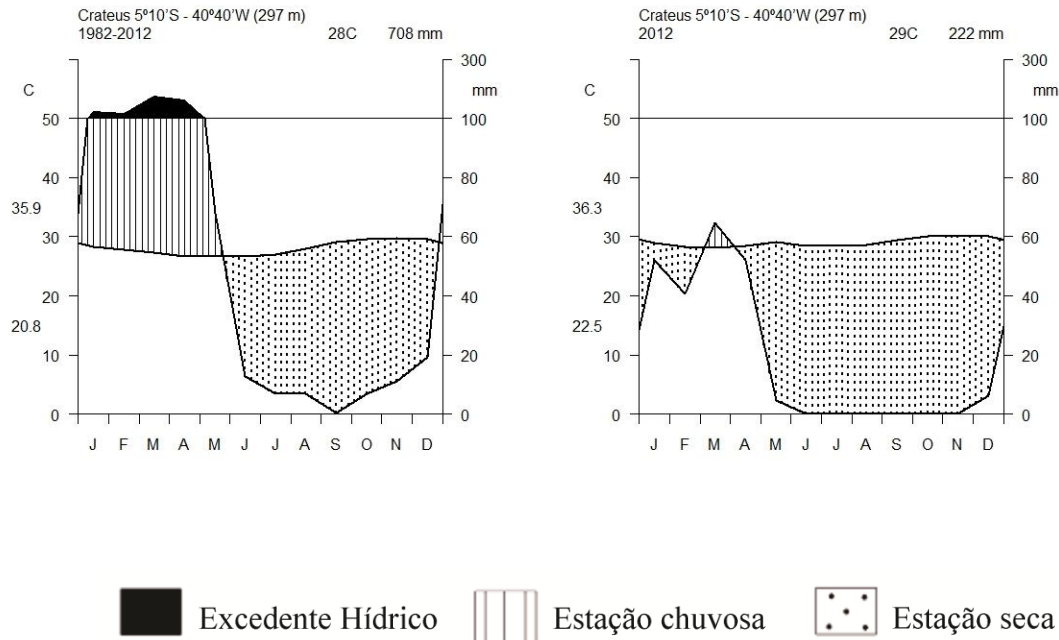
2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Local de estudo

O estudo foi realizado em uma área de Caatinga, na Reserva Particular do Patrimônio Natural Serra das Almas (RPPNSA) (5°6'58.1" S e 40°52'19.4" W), parte sul do planalto da Ibiapaba (5°07'03" S; 40°52'20" W, 300m de altitude), no nordeste semiárido do Brasil (COSTA; ARAÚJO, 2012). O clima da região é do tipo BSh, no sistema de Köppen-Geiger (PEEL *et al.*, 2007). O diagrama climático da série histórica (1982-2012) demonstra que há uma estação chuvosa (janeiro a maio) e uma estação seca (junho a dezembro) bem definidas (Figura 1). A precipitação média anual é 708 mm, mas varia bastante entre os anos: em 2003, as chuvas foram acima da média (901 mm), e no ano de 2012 a precipitação total anual foi de apenas 222 mm (Figura 1). A temperatura média anual é de 27°C, com pequena variação anual, mínima de 21°C nos meses mais frios (março a junho) e máxima de 36°C nos meses mais quentes (outubro a dezembro). Os dados sobre precipitação e temperatura foram obtidos a partir da estação climatológica do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), localizada no município de Crateús, a 25 km de distância da área de estudo e em altitude similar.

Para este estudo, foram selecionadas as espécies *Mimosa tenuiflora* (Willd) Poir., conhecida popularmente por Jurema-preta, e *M. caesalpiniiifolia* Benth, conhecida por Sabiá, por serem as únicas congêneres do gênero *Mimosa* que coocorrem na área (COSTA; ARAÚJO, 2012). Além disso, conforme Simon *et al.* (2011), o gênero *Mimosa* é monofilético e compartilha ancestral comum recente. Portanto, é um grupo ideal para testar se há conservação filogenética de nicho e se possíveis resultados que demonstrem divergência funcional não são devido à distância taxonômica.

Figura 1 – Diagrama climático de Walter e Lieth



Fonte: Elaborado pelo próprio autor.

Figura 1 – Diagrama climático de Walter e Lieth referente à média histórica (1982-2012) e ao período de estudo da arquitetura e funcionamento hidráulico (2012) para Crateús, no estado do Ceará, nordeste do Brasil. R environment, packageclimatol.

2.2 Área foliar específica (AFE) e massa foliar por área (MFA)

Para avaliar o investimento em área foliar e biomassa e, conseqüentemente, inferir sobre o investimento em desenvolvimento de tecidos, foram calculadas a área foliar específica (AFE) e a massa foliar por área (MFA). A AFE é a área foliar dividida por sua massa seca, expressa em $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$ (CORNELISSEN *et al.*, 2003). A AFE foi medida durante o período chuvoso, em folhas totalmente desenvolvidas e dispostas no ramo em posições similares de incidência de radiação solar. Foram selecionados cinco indivíduos adultos de cada espécie e de cada indivíduo foram coletadas 70 folhas. Em seguida, cada uma das folhas foi umedecida com papel toalha, colocada individualmente em sacos de papel e transportada para o laboratório. Cada folha foi digitalizada para possibilitar o cálculo da área foliar através do *freeware software Image J* (NIH, Bethesda, MD, EUA; <http://rsbweb.nih.gov/ij/>). Após a digitalização, cada folha foi novamente embalada e colocada para desidratação em estufa a 60 °C por quatro dias, conforme método proposto por Jacobsen *et al.* (2008). Após a desidratação, foi calculada a

massa seca de cada folha utilizando-se uma balança analítica de precisão ACCULAB (ALC-80.4). A MFA é 1/AFE, expressa em mg mm^{-2} (CORNELISSEN *et al.*, 2003).

2.3 Densidade da madeira

Para analisar possíveis diferenças de tolerância à seca entre as espécies, foi calculada a densidade da madeira pela razão entre o peso seco e o peso da madeira sem casca e saturada em água destilada (g.cm^{-3}), com base em adaptação do método proposto por Barbosa e Fearnside (2004).

Foram retiradas amostras de caule, à altura de 1m, de cinco indivíduos adultos de cada espécie. Três discos sem casca de diâmetros similares foram seccionados de cada amostra e imersos em água destilada para saturação por um período de cinco dias. Posteriormente, os discos foram mergulhados em béquer, graduado em mL, com água destilada, sobre uma balança de precisão de 0,05g (*Bel engineering*), para determinação do volume de caule deslocado pela água. Para determinação do peso seco (g), após a pesagem dos discos saturados em água destilada, estes foram colocados para secagem em estufa de circulação de ar a 105°C e feitas medições a cada 12h, até atingir peso constante.

2.4 Anatomia do xilema e condutividade potencial (Kp)

Para análise da arquitetura hidráulica de cada espécie, foi descrita a anatomia do xilema e mensurada a condutividade potencial (Kp). As medidas anatômicas do xilema – densidade e diâmetro de elementos de vaso - do caule foram feitas com o objetivo de explicar a densidade da madeira, e as do ramo com a finalidade de entender o funcionamento hidráulico, juntamente com as medidas de vulnerabilidade à seca. Em cada um dos cinco indivíduos selecionados para a análise da densidade da madeira, foram coletados segmentos amostrais de 4-5 cm de comprimento dos caules e ramos, com perímetro medindo aproximadamente 8 cm e 3 cm, respectivamente. Para as amostras de caules, foram feitos cortes transversais com aproximadamente 20 μm de espessura com o auxílio de um micrótomo manual. Para as amostras de ramos foram feitos cortes transversais com 7-10 μm de espessura através de micrótomo automático (Leica).

Visando aumentar o contraste visual das células e, conseqüentemente, facilitar a distinção entre as células do xilema, as secções transversais das amostras de caules e ramos foram coradas com safrablau (KRAUS; ARDUIN, 1997). Para medir a densidade de vasos

(DV) (número de vasos mm^{-2}) e diâmetro (μm) de elementos de vaso foram feitas imagens, com ampliação de 4x, das secções transversais com máquina fotográfica policromática (Leica DEC 295), em microscópio óptico (Leica DM 1000 LED). As imagens foram obtidas a partir do *software* Microscópio Leica Application Suite (LAS) V4.1 e analisadas através do *freeware software Image J* (NIH, Bethesda, MD, EUA; <http://rsbweb.nih.gov/ij/>).

A densidade de vasos (DV) foi analisada através da contagem do número de vasos por área; a porcentagem de área total ocupada por vasos (AV), através razão entre a soma das áreas dos vasos pela área total observada; e os diâmetros dos vasos, a partir da área de lúmen dos vasos. Para analisar a distribuição de diâmetro dos vasos nas amostras de ramos, os vasos foram agrupados em classes de frequência de tamanho, em intervalos de 18 μm , conforme método de Solla e Gil (2002). Em cada amostra foram medidos pelo menos 20 vasos.

A partir do número e do diâmetro médio dos vasos de cada classe e do número total de vasos das amostras de caules e de ramos das duas espécies foi calculada a média ponderada (Wm), conforme fórmula proposta por Tombesi *et al.* (2010):

$$Wm = \frac{\sum_{i=1}^n V_{n,classe\ i} \times \bar{d}_{classe\ i}}{T_N} \quad (1)$$

Onde: V_n é o número de vasos em cada classe; \bar{d} é o diâmetro médio de cada classe e; T_N é o número total de vasos observados por amostra.

A condutividade hidráulica potencial (k_p ; $\text{kg m MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$) foi calculada para cada vaso das amostras de ramos, com a lei de Hagen-Poiseuille e descrita por Tyree e Ewers (1991), e, em seguida, foi feita a distribuição de frequência para os K_p :

$$Kp = \left(\frac{\pi\rho}{128\eta}\right) \sum_{i=1}^n (d_i^4) \quad (2)$$

Onde: ρ é a densidade da água a 20°C (998,2 kg.m^{-3}), η é viscosidade da água a 20°C (1,002 x 10⁻³ Pa s) e d é o diâmetro do vaso (μm).

2.5 Análise das trocas gasosas e relações hídricas

Com o objetivo de analisar possíveis divergências entre as respostas das plantas às variações hídricas ambientais diárias foram medidas as taxas de fotossíntese (A), o potencial

hídrico foliar (Ψ_w), a condutância estomática (g_s) e Déficit de pressão de vapor (DPV) em cinco indivíduos de cada espécie. Como são espécies que ocorrem sob um clima sazonal, as medidas foram realizadas no período chuvoso, em um único dia, claro e ensolarado, no período de 4 às 18h, em intervalos de 2 horas. Para medir as taxas de g_s , A e DPV, foram retiradas cinco folhas de cada indivíduo, e, imediatamente, realizadas as medições em cada folha no Analisador de Fotossíntese (Li-Cor LI-6400XT) – IRGA). Todas as medições de trocas gasosas foram realizadas em condições ambientes de temperatura da folha, temperatura do ar e radiação fotossinteticamente ativa na superfície das folhas (CHOAT *et al.*, 2006). Para simulação e controle das variáveis de radiação ao longo do dia, no interior da câmara, foi acoplada uma fonte de luz vermelho/ azul LED (Li-Cor, Lincoln, NE) e para cada horário de medição foi usado o valor máximo de radiação obtido a partir do Sensor quântico de luz (LI 190 Li-Cor, Lincoln, NE) (4h- 0, 6h-300, 8h-1200, 10h-1800, 12h-2000, 14h-1200, 16h-300, 18h-0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (CHAZDON; PEARCY, 1986). Os dados de A são apresentados somente para os horários que apresentam radiação (entre 6 e 16h). Em seguida, para medir o Ψ_w , as mesmas folhas foram inseridas, uma por vez, em uma câmara de pressão de Scholander (*Soil moisture* - Modelo 3005 F01). O potencial hídrico mínimo ($\Psi_{\text{mín}}$) em ambas as espécies foi obtido a partir de coleta realizada no início de período seco, maio de 2012, ao meio dia, quando ainda possuíam folhas em sua copa, conforme recomendado por Nardini e Salleo (2000).

2.6 Condutividade hidráulica

Para entender a vulnerabilidade à seca foram realizadas análises de condutividade hidráulica. Foram selecionados cinco indivíduos de cada espécie com no mínimo 9 cm de perímetro no nível do solo por serem considerado adultos reprodutivos. A análise da condutividade hidráulica foi realizada na estação chuvosa, quando a condutividade deve ser máxima e a embolia mínima. Durante a madrugada, em cada um dos cinco indivíduos de cada espécie, foram coletados seis segmentos de ramos caulinares com diâmetros superiores a 5mm. Imediatamente após a coleta, a extremidade de cada um dos ramos foi selada com filme plástico, e o material foi levado ao Laboratório, a cerca de 2 km de distância. O máximo comprimento do vaso (MCV) foi determinado pelo método de injeção de ar (Brodrribb e Field 2000).

A condutividade hidráulica dos ramos foi medida em aparato hidráulico para análise de fluxo e segundo o método de secagem de bancada (SPERRY; DONNELLY; TYREE, 1988). Três folhas de cada um dos cinco ramos de cada espécie foram utilizadas para medir o potencial

hídrico através de uma câmara de pressão de Scholander (*Soilmoisture* - Modelo 3005 F01), e o valor médio considerado como correspondente ao potencial hídrico a que o xilema estaria submetido (Ψ_x). Como as duas espécies apresentaram vasos com comprimentos superiores a 50 cm, as medidas de condutividade hidráulica foram feitas em segmentos de ramos com 20 cm de comprimento, livres de paredes terminais, e, por isso foi necessário um sistema com baixa pressão, entre 3-4 KPa, para medir a taxa de fluxo volumétrico (F).

No aparato hidráulico, os ramos foram conectados, por meio de tubos, a um reservatório de água sob pressão em torno de 3-4 KPa. Este sistema foi acoplado a uma balança analítica para registrar a variação da massa da solução (KCl 10 mmol em água deionizada) que fluiu pelo ramo ao longo do tempo. A taxa de fluxo volumétrico (F) foi registrada em intervalos regulares de 10 segundos. A taxa de fluxo volumétrica inicial (F_i) foi medida nos ramos em secagem, e a taxa de fluxo volumétrico máximo ($F_{m\acute{a}x}$) foi medida após da remoção de embolismo por meio do *flush*. O *flush* consiste na aplicação de água sob pressão constante de 100 kPa por um período de 10 min. A condutividade hidráulica (K_h , $\text{kg m s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) foi calculada através da fórmula $K_h = F / (\Delta P \cdot L)$, em que F (kg s^{-1}) é a taxa de fluxo e ΔP (MPa) é a variação de pressão ao longo do comprimento do segmento (L, m). Assim, K_i é a condutividade hidráulica calculada a partir de F_i , e $K_{m\acute{a}x}$, a condutividade calculada a partir de $F_{m\acute{a}x}$ (SPERRY; DONNELLY; TYREE, 1988).

2.7 Construção das curvas de vulnerabilidade a cavitação

As curvas de vulnerabilidade descrevem a resistência de uma espécie à embolia por uma relação entre o percentual de perda de condutividade (PLC) e o potencial hídrico do xilema (Ψ_x), obtidos no experimento de condutividade hidráulica. A PLC de cada segmento foi baseada em K_h , e calculada conforme Pammenter e Vander Willigen (1998):

$$\text{PLC} = 100 (K_{m\acute{a}x} - K_i) / K_{m\acute{a}x} \quad (3)$$

As curvas foram construídas utilizando o método de secagem em bancada proposto por Sperry, Donnelly e Tyree, (1988). Cada PLC obtido foi relacionado ao potencial hídrico a que estava submetido através da construção de curvas por uma função exponencial sigmóide (PAMMENTER; VANDER WILLIGEN, 1998):

$$\text{PLC} = 100 / (1 + \exp (\mathbf{a} (\Psi_x - \mathbf{b}))) \quad (4)$$

Onde: Ψ_x é o potencial hídrico do xilema, a é o declive máximo da curva e b corresponde à perda de 50% da condutividade hídrica do xilema (Ψ_{50}).

O potencial hídrico a 50% (Ψ_{50}) foi utilizado para avaliar a resistência à cavitação do xilema nas diferentes espécies, de acordo com Choat *et al.* (2012). Também foi calculada a margem de segurança hidráulica, proposta por Meinzer *et al.* (2009), utilizando a diferença entre o Ψ_{\min} do xilema, obtido em coleta durante o período seco, e o Ψ_{50} .

2.8 Análise estatística

Para avaliar possíveis diferenças entre as médias de cada espécie quanto às variáveis densidade da madeira, área foliar específica (AFE), massa foliar por área (MFA), densidade de vaso (DV), e área de vaso (AV) foi utilizado o teste T de *Student*, e para análise da condutividade hidráulica potencial (Kp) foi utilizado o teste de Fisher no software estatístico (R Development Core Team). Para verificar possíveis diferenças entre as espécies, por horário, em relação ao potencial hídrico foliar (ψ_w), à condutância estomática (g_s), e à taxa fotossintética (A), foi realizada uma análise de variância com dois fatores (ANOVA, two-way).

Para verificar se havia correlação entre as variáveis ψ_w , g_s , e déficit de pressão de vapor (DPV) em cada espécie, foi calculada correlação de Spearman (r) através do software estatístico R.3.0.1 (R Development Core Team). As curvas de vulnerabilidade à cavitação foram comparadas, através da análise da soma dos quadrados dos resíduos (ASQR), que envolve a comparação da soma dos quadrados dos resíduos para hipótese de que as curvas são coincidentes (HADDON, 2001) utilizando-se o software estatístico R.3.0.1 (R Development Core Team). A significância estatística (p) foi de 0,05 para todas as comparações.

3 RESULTADOS

3.1 Área foliar específica (AFE) e massa foliar por área (MFA)

As espécies diferiram quanto à área foliar específica (AFE) (t-test, $p < 0,001$). *Mimosa caesalpiniiifolia* apresentou maior média de área foliar específica ($14,49 \pm 0,21 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1}$) do que *M. tenuiflora* ($9,20 \pm 0,14 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1}$). Quanto à massa foliar específica (MFA), *M. tenuiflora* apresentou maior média ($0,11 \text{ mg mm}^{-2}$) do que *M. caesalpiniiifolia* ($0,07 \text{ mg mm}^{-2}$), o que mostra maior investimento em folha.

3.2 Densidade da madeira, anatomia do xilema e condutividade potencial (Kp)

As médias de densidade da madeira das espécies: *M. tenuiflora* ($0,7213 \pm 0,0438 \text{ g/cm}^3$) e *M. caesalpiniiifolia* ($0,7326 \pm 0,0279 \text{ g/cm}^3$) não diferiram entre si (t-test, $P < 0,05$). Conforme a classificação de Borchert (1994), ambas apresentam madeira com densidade considerada intermediária. Embora não haja diferença na densidade da madeira, as espécies diferem entre si na anatomia do xilema do caule. *M. tenuiflora* apresentou maior densidade de vasos (DV), maior proporção de área total ocupada por vasos (AV) e maior média ponderada do diâmetro dos vasos (Wm) que *M. caesalpiniiifolia* (Tabela 1).

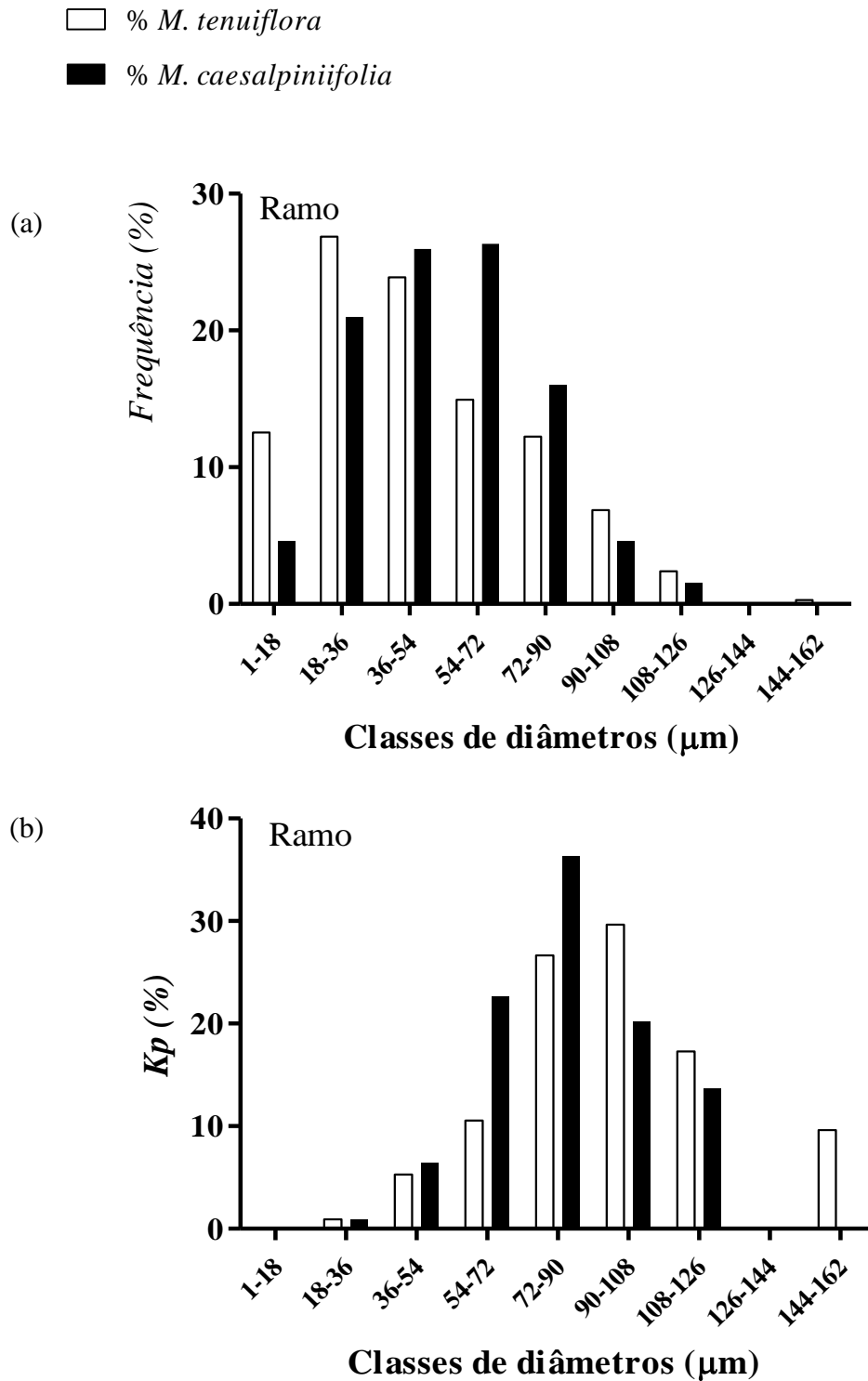
Nos ramos, ambas as espécies apresentaram maior concentração de vasos nas três classes de menor diâmetro (63,27% *M. tenuiflora* e 51,52% *M. caesalpiniiifolia*) e menor concentração nas três classes de maior diâmetro (2,67% e 1,52%, respectivamente) (Figura 3.a). Entretanto, *M. caesalpiniiifolia* apresentou maior proporção de vasos em classes intermediárias (mais de 45%) do que *M. tenuiflora* (Figura 3.a). A média ponderada dos diâmetros (Wm) foi maior nos ramos de *M. caesalpiniiifolia* (Tabela 1). Porém, não houve diferença significativa (t-test, $p < 0,05$) na densidade de vasos (DV) e na área total ocupada por vasos (AV) (Tabela 1). Apesar de não diferirem na densidade dos vasos, a maior condutividade potencial (Kp) em *M. tenuiflora* ($F = 26,33$, $p < 0,05$) é devido à maior proporção de área de vasos (AV) e à maior quantidade de vasos nas classes de diâmetros maiores que em *M. caesalpiniiifolia* (Tabela 1).

Tabela 1. Dados de densidade de vasos (DV), porcentagem da área de vasos (AV), média ponderada dos diâmetros em função das classes (Wm), condutividade potencial (Kp) e significância estatística (p) registrados na análise anatômica de caules e ramos das espécies *M. tenuiflora* e *M. caesalpinifolia*.

| | | <i>M. tenuiflora</i> | <i>M. caesalpinifolia</i> | p |
|-------|--|----------------------|---------------------------|--------|
| CAULE | DV (mm^{-2}) | 0,0185 | 0,0101 | 0,0003 |
| | AV (%) | 14,21 | 5,86 | 0,0079 |
| | Wm (μm) | 91,70 | 80,66 | - |
| RAMO | DV (mm^{-2}) | 0,0529 | 0,0289 | 0,3349 |
| | AV (%) | 9,96 | 7,65 | 0,3095 |
| | Wm (μm) | 48,87 | 54,71 | - |
| | Kp ($\text{kg m MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$) | 6,086 | 2,113 | 0,0078 |

Fonte: Dados da pesquisa.

Figura 2 - Distribuição da frequência de diâmetro dos vasos do xilema.



Fonte: Elaborado pelo próprio autor.

Figura 2 - (a) e da condutividade teórica (Kp) (b) em ramos de *M. tenuiflora* e *M. caesalpinifolia* . Os gráficos mostram o número de vasos em 9 classes de tamanho como porcentagens do número total de vasos e a contribuição teórica de cada classe de tamanho para a condutividade hidráulica potencial. Condutividade hidráulica potencial foi calculada pela lei de Hagan-Poiseuille.

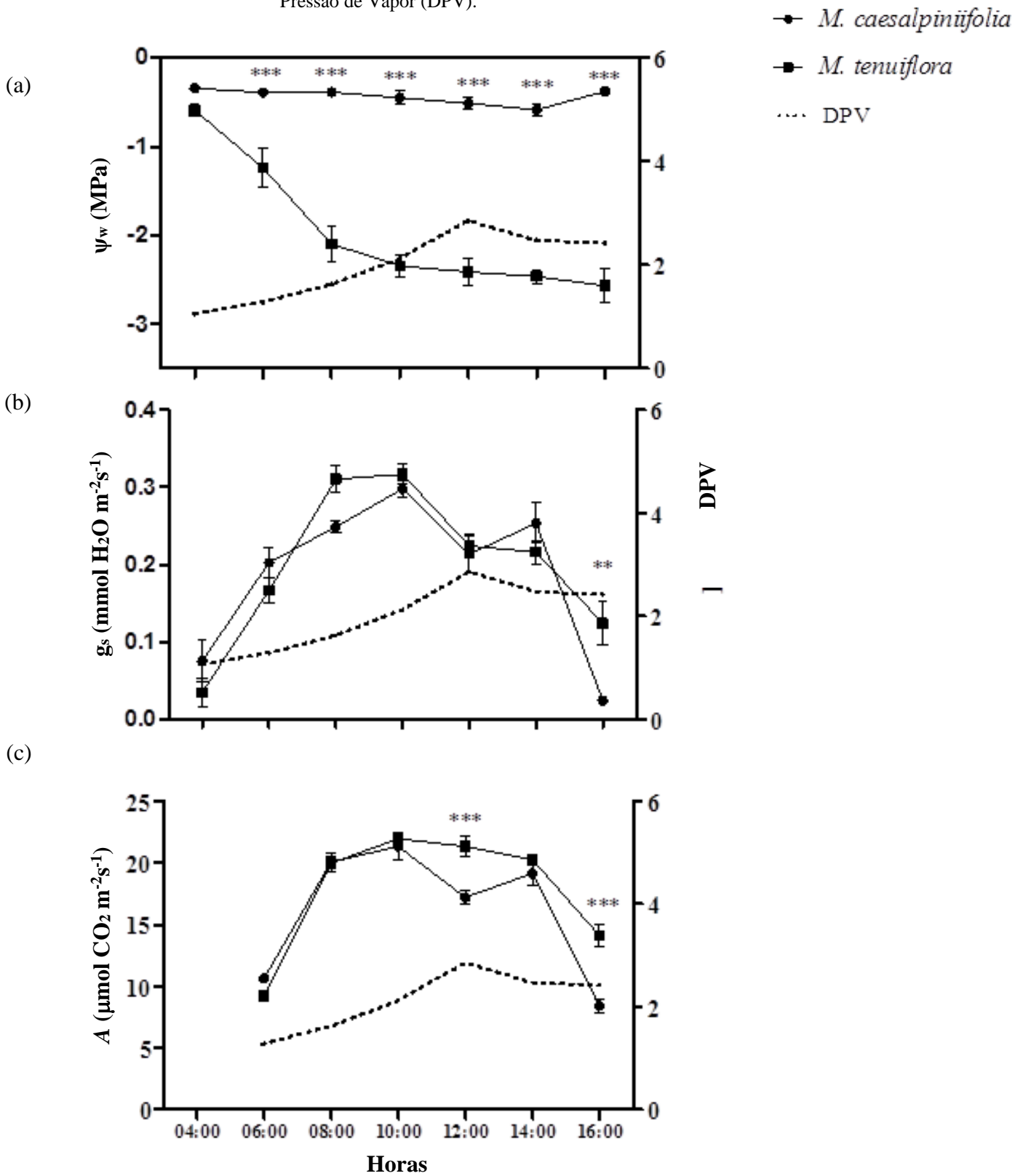
3.3 Potencial hídrico foliar (Ψ_w), condutância estomática (gs) e taxa fotossintética (A)

O potencial hídrico foliar (Ψ_w) de ambas as espécies foi negativamente correlacionado com o déficit de pressão de vapor (DPV) (*M. tenuiflora*: $r = -0,603$, $p < 0,05$; *M. caesalpiniiifolia*: $r = -0,321$, $p < 0,05$). Porém, ao longo do dia as respostas das espécies diferiram entre si nos valores de Ψ_w (Figura 4.a). Apenas na madrugada (4h), os valores de Ψ_w foram similares, horário em que o Ψ_w é considerado similar ao potencial hídrico do solo. À medida que o DPV aumentou, o Ψ_w de *M. tenuiflora* tornou-se mais negativo até atingir o mínimo de -2,564 Mpa, enquanto o de *M. caesalpiniiifolia* mante-se aproximadamente constante ao longo do dia, com valor mínimo de -0,584 Mpa.

A condutância estomática (gs) nas duas espécies foi similar ao longo do dia, ambas apresentando redução da gs ao meio dia e reabertura estomática às 14h (Figura 4.b). Foi registrada diferença apenas nos valores referentes ao horário de 16h, quando *M. caesalpiniiifolia* apresentou valores mais baixos, $0,024 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ que *M. tenuiflora*, $0,124 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Figura 4.b). Ambas apresentaram correlação positiva entre a gs e o DPV (*M. tenuiflora*: $r = 0,161$, $p < 0,05$); *M. caesalpiniiifolia*: $r = 0,017$, $p > 0,05$), e correlação negativa entre gs e Ψ_w (*M. tenuiflora*: $r = -0,213$, $p < 0,05$; *M. caesalpiniiifolia*: $r = -0,199$, $p < 0,05$) e relação linear significativa entre gs e Ψ_w (*M. tenuiflora*: $r^2 = 0,353$, $p < 0,05$; *M. caesalpiniiifolia*: $r^2 = -0,211$, $p < 0,05$) (Figura 5).

A taxa fotossintética (A) ao longo do dia em ambas as espécies também foi similar na maioria dos horários, com variação apenas nas medidas de 12h e 16h. Nesses dois horários, *M. caesalpiniiifolia* apresentou maior depressão da taxa, $17,214 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, enquanto a maior depressão em *M. tenuiflora* foi de $21,336 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

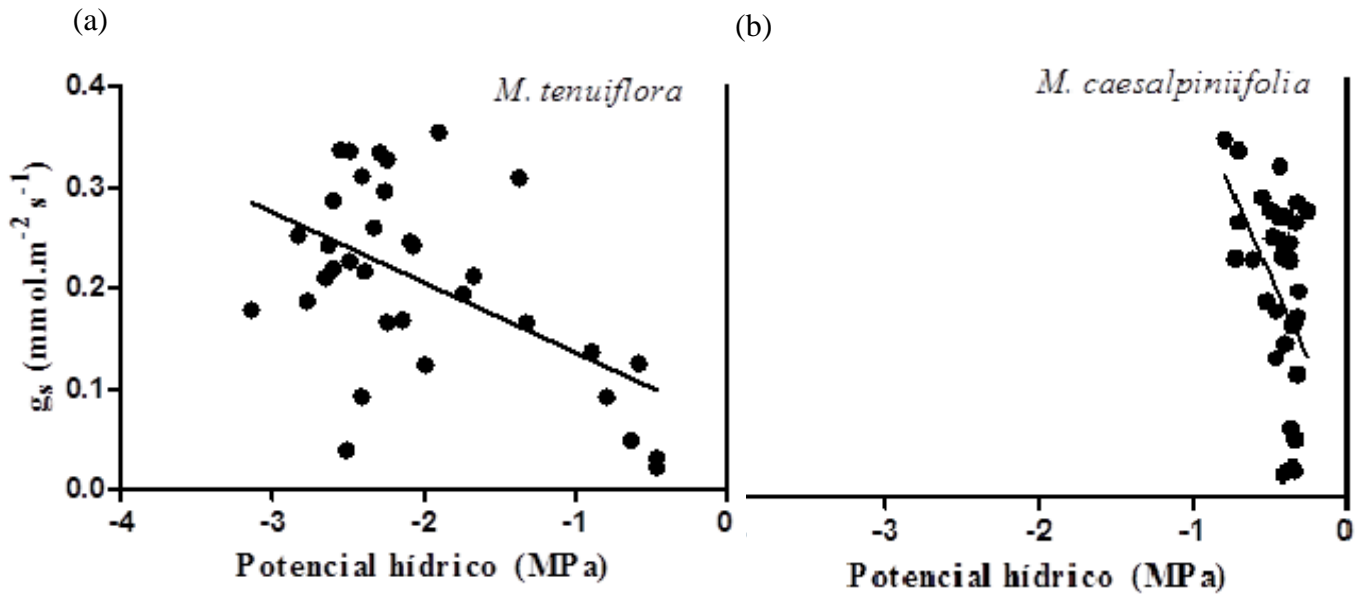
Figura 3 – Comportamento diário de folhas de *M. tenuiflora* e *M. caesalpinifolia* em resposta ao Déficit de Pressão de Vapor (DPV).



Fonte: Elaborado pelo próprio autor.

Figura 3 – Comportamento diário de folhas de *M. tenuiflora* e *M. caesalpinifolia* em resposta ao Déficit de Pressão de Vapor (DPV). (a) potencial hídrico foliar (Ψ_w), (b) condutância estomática (g_s) e (c) taxa fotossintética (A), no período chuvoso do ano de 2012, *** $p < 0,001$, ANOVA.

Figura 4 – Correlação entre a condutância estomática (g_s) e o potencial hídrico foliar (Ψ_w).



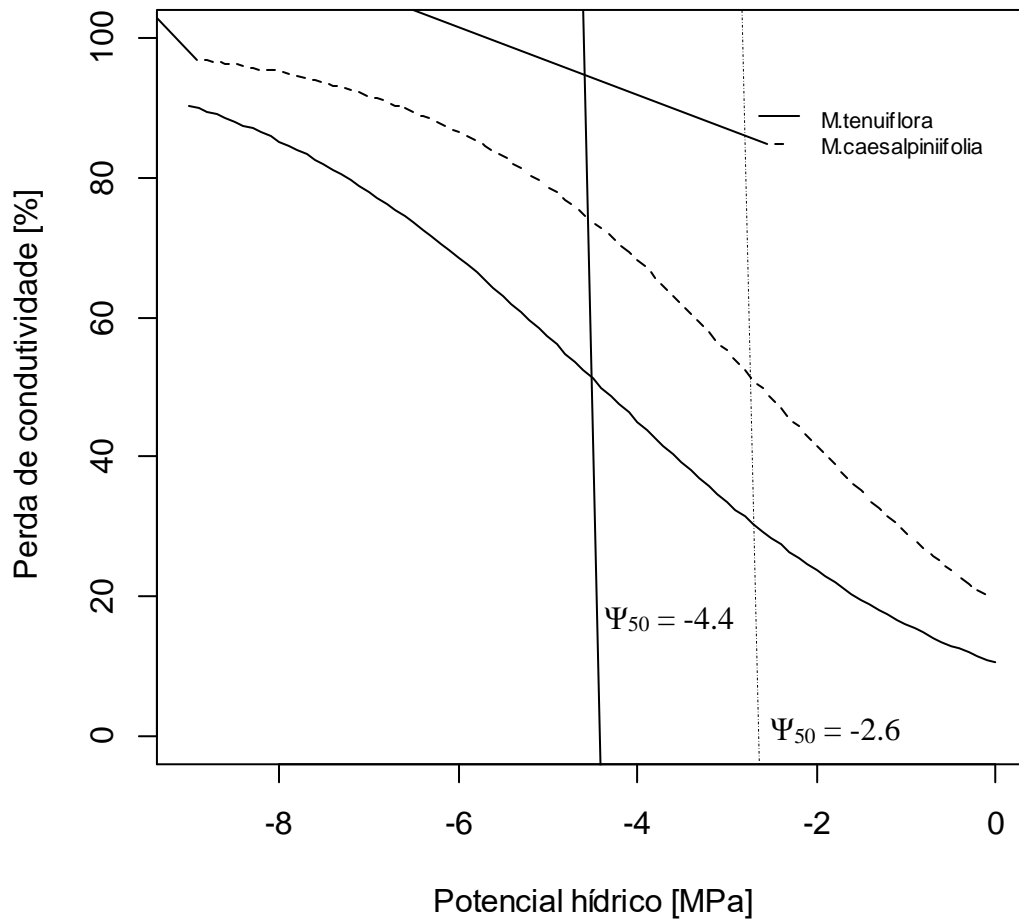
Fonte: Elaborado pelo próprio autor.

Figura 4 – Correlação entre a condutância estomática (g_s) e o potencial hídrico foliar (Ψ_w) das espécies (a) *M. tenuiflora* e (b) *M. caesalpinifolia*. As equações lineares são $y = 0.0463 - 0.078x$ para *M. tenuiflora*, com $r^2 = 0.3531$ e $y = 0.032 - 0.3587x$ para *M. caesalpinifolia*, com $r^2 = 0.211$, $P < 0,05$.

3.4 Curvas de vulnerabilidade a cavitação

As duas espécies diferiram significativamente entre si na forma das curvas de vulnerabilidade hidráulica a cavitação (ASQR, $F = 20,12$; $p < 0,001$) (Figura 6). *M. caesalpinifolia* perdeu 50% da condutividade hidráulica (Ψ_{50}) sob o potencial hídrico de -2,6 MPa e a curva de vulnerabilidade à cavitação apresentou maior inclinação ($a = 0,55$) do que a de *M. tenuiflora* ($a = 0,48$), que perdeu 50% de condutividade sob um potencial de -4,4 MPa. O Ψ_{\min} do xilema no período seco, foi de -3,0 MPa para *M. tenuiflora* e de -1,4 MPa para *M. caesalpinifolia*. A margem de segurança hidráulica ($\Psi_{\min} - \Psi_{50}$) foi menor em *M. caesalpinifolia* (+1,17) do que em *M. tenuiflora* (+1,36).

Figura 5 – Curvas de vulnerabilidade a cavitação.



Fonte: Elaborado pelo próprio autor.

Figura 5 – Curvas de vulnerabilidade a cavitação demonstrando percentual de perda de condutividade hidráulica (PLC) em função da pressão do xilema (Potencial hídrico). As linhas verticais indicam o Ψ_{50} para *M. caesalpinifolia* (tracejado) e *M. tenuiflora* (sólido). n= 5 plantas por espécie.

4 DISCUSSÃO

As duas espécies, embora congêneres e coocorrentes, divergiram quanto a arquitetura e funcionamento hidráulico. Esses resultados vão de encontro às hipóteses teóricas apresentadas por autores, como Keddy e Weiher (1999), Webb *et al.* (2002) e Cavander-Bares, Keen e Miles (2006), de que aonde o filtro ambiental é o processo ecológico dominante as espécies filogeneticamente relacionadas apresentam conservação filogenética de nicho. Hao *et al.* (2008) também sugeriram que a filogenia tem efeito mais forte do que habitat na determinação de traços hidráulicos. Entretanto, no nosso trabalho, a divergência funcional foi o fator que melhor explicou a coexistência das espécies congêneres, independente do habitat.

Embora Hacke *et al.* (2001) e McCulloh *et al.* (2012) tenham afirmado que a densidade da madeira pode ser um bom parâmetro para relacionar à tolerância da planta ao estresse hídrico por influenciar na resistência à seca, não foi considerada como um bom preditor nesse estudo, pois mesmo apresentando densidades similares, a arquitetura e funcionamento hidráulico foram distintos. Zanne *et al.* (2010) demonstraram que densidade da madeira e a condutividade podem ser dissociadas em plantas de madeira densa devido às características dos vasos. Também foi encontrada essa dissociação nas espécies estudadas. *Mimosa tenuiflora* apresentou maior densidade de vasos e maior média ponderada dos diâmetros no xilema do caule que *M. caesalpiniiifolia*. Logo, as espécies apresentam densidades de madeira similares e características anatômicas diferentes, o que sugere níveis de eficiência e segurança hidráulica distintos. O xilema do caule mais seguro de *M. caesalpiniiifolia* é esperado devido à sua maior sensibilidade a pressões negativas, sendo resistente a variações do potencial hídrico inclusive durante a estação chuvosa, que ocorre em pulsos de disponibilidade hídrica.

Apesar de *M. caesalpiniiifolia* apresentar xilema do caule mais seguro, é uma espécie decídua, e as decíduas adotam estratégia de evitação à seca através da perda de folhas no período de maior estresse hídrico (EASMUS, 1999). *Mimosa caesalpiniiifolia* apresentou também maior investimento em área foliar por unidade de biomassa que *M. tenuiflora*, o que, de acordo com Poorter e Bongers (2006), deveria levar a maior taxa fotossintética, e conseqüentemente maior assimilação de carbono. Conforme Easmus (1999), espécies tropicais de folha caduca devem apresentar maiores taxas de fotossíntese como meio de compensar a perda de oportunidade para o ganho de carbono com a queda das folhas. Entretanto, os resultados não confirmam a afirmativa de Easmus (1999) e Poorter e Bongres (2006), pois *M. caesalpiniiifolia* apresentou taxas de fotossíntese semelhantes às de *M. tenuiflora* na maior parte

do dia, apesar desta última ser sempre verde, e menor taxa de fotossíntese nos horários de maior DPV, em consequência da redução da abertura estomática.

Espécies com as características descritas para *M. caesalpinifolia*, conforme McDowell *et al.* (2008), apresentariam altas taxas de mortalidade em situações de seca mais severa por falta de carbono para atividades metabólicas. O fato de uma espécie decídua não diferir de uma espécie sempre-verde em termos de assimilação de carbono, como é o caso da *M. caesalpinifolia* em comparação com *M. tenuiflora*, sugere que a espécie decídua pode apresentar alta taxa de mortalidade nos anos em que a precipitação for abaixo da média. Em um trabalho de censo com intervalo de cinco anos realizado na mesma área de estudo, Menezes BS (dados não publicados) verificou que *M. caesalpinifolia* foi a espécie que apresentou maior taxa de mortalidade.

Espécies que não diferem quanto à resposta de condutância estomática, mas apresentam diferenças nos valores de $\Psi_{\text{mín}}$, como é o caso de *M. caesalpinifolia* e *M. tenuiflora*, diferenciam-se em relação ao balanço hídrico, conforme Jacobsen *et al.* (2008). *M. tenuiflora* demonstrou ser mais tolerante à seca que *M. caesalpinifolia*, com menor controle estomático, e potencial hídrico que varia ao longo do dia de acordo com as condições ambientais, o que de acordo com Tardieu e Simonneau (1998) evidencia comportamento anisohídrico. Segundo West *et al.* (2008), são consideradas espécies anisohídricas as que mantêm as trocas gasosas em detrimento da diminuição do potencial hídrico. Esse tipo de comportamento, de acordo com McDowell *et al.* (2008), proporciona a manutenção da taxa fotossintética ao longo do ano e, conseqüentemente, a manutenção do ganho de carbono, o que confere à planta maior capacidade de investimento em desenvolvimento de tecidos.

Ao contrário do que foi registrado no caule, o fato de *M. tenuiflora* apresentar ramos com mais de 60% dos vasos entre as menores classes, indica que a arquitetura hidráulica dos ramos desta espécie é consistente com o transporte hidráulico mais seguro, ou seja, com menor susceptibilidade à cavitação. Entretanto, apenas os 2.6% de vasos em classes de maior tamanho implicaram em maior condutividade hidráulica potencial (K_p) que a *M. caesalpinifolia*, o que também sugere maior eficiência hidráulica, visto que o K_p é calculado a partir das medidas de diâmetro de vasos elevado à quarta potência, segundo a lei de Hagen-Poiseuille (TYREE; EWERS, 1991). Esse resultado mostra que a espécie *M. tenuiflora* apresenta divisão de trabalho em relação ao transporte hídrico, e pode, durante uma seca intensa sofrer embolia em vasos maiores, mas manter a condutividade em vasos de menor diâmetro.

Espécies que mantêm o potencial hídrico foliar diário aproximadamente constante e possuem forte controle estomático, semelhante ao que ocorre com *M. caesalpinifolia*,

apresentam comportamento isohídrico, segundo Pons e Welschen (2003). De acordo com West *et al.* (2008), a regulação do potencial hídrico da planta em detrimento de trocas gasosas confere à planta menor ganho de carbono durante o ano e, portanto, menor investimento em tecidos. A grande proporção de vasos dos ramos nas classes de tamanho intermediário, que resulta na maior média ponderada, indica que a arquitetura hidráulica de *M. caesalpiniifolia* é consistente com o transporte mais eficiente da água, embora o K_p tenha resultado em menor valor, devido a menor frequência de vasos nas classes de maior diâmetro em comparação com *M. tenuiflora*. Porém, apresentar maior eficiência no transporte de água em função de vasos com diâmetros maiores pode tornar uma espécie que vive em ambientes com o recurso água ofertado em forma de pulso, mais vulnerável à cavitação.

Considerando ambientes sazonalmente secos, Hacke e Sperry (2001) propuseram que um sistema mais eficiente no transporte hidráulico, geralmente é menos resistente à seca. Segundo Easmus (1999), as diferenças nas respostas fisiológicas à sazonalidade da precipitação são reflexos das diferenças no grau de deciduidade entre as espécies, o que pode justificar o fato de duas espécies congêneres e coocorrentes diferirem na fenodinâmica foliar. *M. caesalpiniifolia* apresenta um sistema hidráulico mais eficiente do que *M. tenuiflora* e maior vulnerabilidade à cavitação, refletida na deciduidade foliar como estratégia de evitar a seca.

A maior declividade da curva de vulnerabilidade à embolia e a perda de 50% da condutividade hidráulica (Ψ_{50}) a um potencial hídrico foliar menos negativo verificada em *M. caesalpiniifolia*, demonstra que esta espécie deve apresentar maior potencial de risco no funcionamento hidráulico. Além disso, a margem de segurança hidráulica, que segundo Choat *et al.* (2012), quantifica o grau de conservadorismo na estratégia hidráulica da planta, é menor para *M. caesalpiniifolia* e indica que essa planta deve experimentar maior frequência de embolia e, portanto, maior potencial de risco a falha hidráulica.

Em termos de funcionamento hidráulico, as duas espécies, apresentaram respostas similares aos resultados já encontrados por Choat *et al.* (2005) e Fu *et al.* (2012). Esses autores demonstraram que espécies decíduas apresentam maior eficiência hidráulica, mas, sob estresse hídrico, são mais vulneráveis à cavitação do que espécies perenes coocorrentes. Porém, espécies perenes, anisohídricas, conforme, McDowell (2011), embora apresentem a estratégia de manter a assimilação de carbono durante a seca, correm maior risco de disfunção do xilema, caso a seca seja suficientemente intensa para diminuir o Ψ_w do solo abaixo dos potenciais hídricos que induzam falha hidráulica.

Em conclusão, espécies congêneres que habitam ambientes sazonalmente secos onde predomina o filtro ambiental deveriam apresentar conservação filogenética de nicho. No

entanto, este estudo de caso demonstrou que para estas espécies de *Mimosa* coexistirem, a divergência nos atributos funcionais relacionados à aquisição e uso de água foi mais relevante do que a conservação filogenética de nicho, com a finalidade de minimizar os efeitos da competição em um ambiente com recurso limitante. Como afirmaram Kelly *et al.* (2008), pares de espécies congêneres coexistentes devem interagir de forma diferente de pares de espécies selecionadas ao acaso em uma comunidade. E, portanto, a coexistência local de espécies congêneres na natureza é considerada rara e a competição pode ser o processo limitante.

REFERÊNCIAS

- ANDRADE-LIMA, D. The caatingas dominium. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 4, p. 149-153. 1981.
- BARBOSA, R. I.; FEARNSIDE, P. M. Wood density of trees in open savannas of the Brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management**, [s. l.], v. 199, p. 115-123. 2004.
- BARBOSA, H. A.; HUETEA, A. R.; BAETHGEN, W. E. A 20-year study of NDVI variability over the Northeast Region of Brazil. **Journal of Arid Environments**, [s. l.], v. 67, p. 288–307. 2006.
- BELTRÁN, E.; VALIENTE-BANUET, A.; VERDÚ, M. Trait divergence and indirect interactions allow facilitation of congeneric species. **Annals of Botany**, [s. l.], v. 110, p. 1369-1376. 2012.
- BORCHERT, R. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. **Ecology**, [s. l.], v. 75, n. 5, p. 1437-1449. 1994.
- BRODRIBB, T. J.; FIEL, T. S. Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. **Plant, Cell and Environment**, [s. l.], v. 23, p. 1381–1388. 2000.
- CAVANDER-BARES, J.; KEEN, A.; MILES, B. Phylogenetic structure of floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. **Ecology**, [s. l.], v. 87, p. S109-S122. 2006.
- CHAZDON, R. L.; PEARCY, R. W. Photosynthetic responses to light variation in rainforest species: I. Induction under constant and fluctuating light conditions. **Oecologia**, [s. l.], v. 69, p. 517-523. 1986.
- CHESSON, P.; GEBAUER, R. L. E.; SCHWINNING, S.; HUNTLY, N.; WIEGAND, K.; ERNEST, M. S. K.; SHER, A.; NOVOPLANSKY, A.; WELTZIN, J. F. Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. **Oecologia**, [s. l.], v. 141, p. 236–253. 2004.
- CHOAT, B.; BALL, M. C.; LULY J. G.; DONNELLY, C. F.; HOLTUM, J. A. M. Seasonal patterns of leaf gas exchange and water relations in dry rain forest trees of contrasting leaf phenology. **Tree Physiology**, [s. l.], v. 26, p. 657–664. 2006.
- CHOAT, B.; BALL, M. C.; LULY, J. G.; HOLTUM, J. A. M. Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. **Trees**, [s. l.], v. 19, p. 305–311. 2005.
- CHOAT, B.; JANSEN, S.; BRODRIBB, T. J.; COCHARD, H.; DELZON, S.; BHASKAR, R.; BUCCI, S.; FIELD, T. S.; GLEASON, S. M.; HACKE, U. G.; JACOBSEN, A. L.; LENS, F.; MAHERALI, H.; MARTY´NEZ-VILALTA, J.; MAYR, S.; MENCUCCINI, M.; MITCHELL, P. J.; NARDINI, A.; PITTERMANN, J.; PRATT, R. B.; SPERRY, J. S.;

WESTOBY, M.; WRIGHT, I. J.; ZANNE, A. E. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. **Nature**, [s. l.], v. 491, p. 752-756. 2012.

CORNELISSEN, J. H. C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E.; DÍAZ, S.; BUCHMANN, N.; GURVICH, D. E.; REICH, P. B.; STEEGE, H. T. E. R.; MORGAN, H. D.; VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; PAUSAS, J. G.; POORTER, H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, [s. l.], v. 51, p. 335–380. 2003.

COSTA, R. C.; ARAÚJO, F. S. Physiognomy and structure of a caatinga with *Cordia oncocalyx* (Boraginaceae), a new type of community in Andrade-Lima's classification of caatingas. **Rodriguésia**, [s. l.], v. 63, p. 269-276. 2012.

EASMUS, D. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. **Tree**, [s. l.], v. 14, p. 11-16. 1999.

FINE, P. V. A.; MESONES, I.; COLEY, P. D. Herbivores promote habitat specialization by trees in amazonian forests. **Science**, [s. l.], v. 305, p. 663-665. 2004.

FU, P. L.; JIANG, Y. J.; WANG, A. Y.; BRODRIBB, T. J.; ZHANG, J. L.; ZHU, S. D.; CAO, K. F. Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. **Annals of Botany**, [s. l.], v. 110, p. 189–199. 2012.

GRIFFIN, J. N.; SILLIMAN, B. R. Resource partitioning and why it matters. **Nature Education Knowledge**, [s. l.], v. 3, p. 49. 2011.

GRUBB, P. J. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. **Biological Reviews**, [s. l.], v. 52, p. 107–145. 1977.

HACKE, U. G.; SPERRY, J. S.; POCKMAN, W. T.; DAVIS, S. D.; MCCULLOH, K. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. **Oecologia**, [s. l.], v. 126, p. 457-461. 2001.

HACKE, U. G.; SPERRY, J. S. Functional and ecological xylem anatomy. Perspectives in **Plant Ecology, Evolution and Systematic**, [s. l.], v. 4, p. 97-115. 2001.

HADDON, Malcolm. **Modelling and quantitative methods in fisheries**. 2. ed. New York: CRC Press, 2001. 465 p.

HAO, G.; HOFFMANN, W. A.; SCHOLZ, F. G.; BUCCI, S. J.; MEINZER, F. C.; FRANCO A. C.; CAO, K. F.; GOLDSTEIN, G. Stem and leaf hydraulics of congeneric tree species from adjacent tropical savanna and forest ecosystems. **Oecologia**, [s. l.], v. 155, p. 405–415. 2008.

JACOBSEN, A. L.; PRATT, R. B.; DAVIS, S. D.; EWERS, F. W. Comparative community physiology: nonconvergence in water relations among three semi-arid shrub communities. **New Phytologist**, [s. l.], v. 180, p. 100–113. 2008.

JUDD, Walter. S.; CAMPBELL, Christopher S.; KELLOG, Elizabeth A.; STEVENS, Peter F.; DONOGHUE, Michael J. **Plant systematics: a phylogenetic approach**. 3. ed. Massachusetts: Sinauer Associates, 2002.

KEDDY, P.; WEIHER, E. Introduction: the scope and goals of research on assembly rules. In: WEIHER, Evan; KEDDY, Paul. **Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats**. 1. ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1999. p. 1-20.

KELLY, C. K.; BOWLER, M. G.; PYBUS, O.; HARVEY, P. H. Phylogeny, niches, and relative abundance in natural communities. **Ecology**, [s. l.], v. 89, p. 962–970. 2008.

KRAUS, Jane Elizabeth; ARDUIN, Marcos. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Seropédica: Editora da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, 1997. 198 p.

LEIGH, E. G. Neutral theory: a historical perspective. **Journal of Evolutionary Biology**, [s. l.], v. 20, p. 2075-2091. 2007.

LIMA, J. R.; MANSANO, V. F.; ARAÚJO, F. S. Richness and diversity of Leguminosae in an altitudinal gradient in the tropical semi-arid zone of Brazil. **Journal of Systematic and Evolution**, [s. l.], v. 50, p. 433- 442. 2012.

MEINZER, F. C.; JOHNSON, D. M.; LACHENBRUCH, B.; MCCULLOH, K. A.; WOODRUFF, D. R. Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. **Functional Ecology**, [s. l.], v. 23, p. 922–930. 2009.

MCDOWELL, N. G.; POCKMAN, W. T.; ALLEN, C. D.; BRESHEARS, D. D.; COBB, N.; KOLB, T.; PLAUT, J.; SPERRY, J.; WEST, A.; WILLIAMS, D. G.; YEPEZ, E. A. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb? **New Phytologist**, [s. l.], v. 178, p. 719–739. 2008.

MCDOWELL, N. G.; BEERLING, D. J.; BRESHEARS, D. D.; FISHER, R. A.; RAFFA, K. F.; STITT, M. The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. **Trends in Ecology and Evolution**, [s. l.], v. 26, p. 523-532. 2011.

MCCULLOH, K. A.; JOHNSON, D. M.; MEINZER, F. C.; VOELKER, S. L.; LACHENBRUCH, B.; DOMEK, J. C. Hydraulic architecture of two species differing in wood density: opposing strategies in co-occurring tropical pioneer trees. **Plant Cell and Environment**, [s. l.], v. 35, p. 116-125. 2012.

NARDINI, A.; SALLEO, S. Limitation of stomatal conductance by hydraulic traits: sensing or preventing xylem cavitation? **Trees**, [s. l.], v. 15, p. 14–24. 2000.

OGLE, K.; REYNODS, J. F. Plant responses to precipitation in desert ecosystems: integrating functional types, pulses, thresholds, and delays. **Oecologia**, [s. l.], v. 141, p. 282–294. 2004.

PAMMENTER, N. W.; VANDER WILLIGEN C. A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. **Tree Physiology**, [s. l.], v. 18, p. 589—593. 1998.

PEEL, M. C.; FINLAYSON, B. L.; MCMAHON, T. A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. **Hydrology and Earth System Sciences**, [s. l.], v. 11, p. 1633-1644. 2007.

PONS, T. L.; WELSCHEN, R. A. M. Midday depression of net photosynthesis in the tropical rainforest tree *Eperua grandiflora*: contributions of stomatal and internal conductances, respiration and Rubisco functioning. **Tree Physiology**, [s. l.], v. 23, p. 937–947. 2003.

POORTER, L.; BONGERS, F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. **Ecology**, [s. l.], v. 87, p. 1733–1743. 2006.

QUEIROZ, Luciano Paganucci (2009) **Leguminosas da Caatinga**. Feira de Santana: Universidade Estadual de Feira de Santana, 2009. 443 p.

R Foundation for Statistical Computing. R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. Austria. 2010. Disponível em: <http://www.R-project.org>. Acesso em: 10 ago. 2013.

REDDY, S. J. Climatic classification: The semi-arid tropics and its environment – a review. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, [s. l.], v. 18, p. 823-847. 1983.

REYNOLDS, J. F.; KEMP, P. R.; OGLE, K.; FERNÁNDEZ, R. J. Modifying the 'pulse-reserve' paradigm for deserts of North America: precipitation pulses, soil water, and plant responses. **Oecologia**, [s. l.], v. 141, p. 194-210. 2004.

SAVAGE, J. A.; CAVANDER-BARES, J. M. Contrasting drought survival strategies of sympatric willows (genus: *Salix*): consequences for coexistence and habitat specialization. **Tree Physiology**, [s. l.], v. 31, p. 604–614. 2011.

SILVERTOWN, J. Plant coexistence and the niche. **Trends in Ecology and Evolution**, [s. l.], v. 19, p. 605-611. 2004.

SIMON, M. F.; GREYER, R.; QUEIROZ, L. P.; SÄRKINEN, T. E.; DUTRA, V. F.; HUGHES, C. E. The evolutionary history of *Mimosa* (leguminosae): toward a phylogeny of the sensitive plants. **American Journal of Botany**, [s. l.], v. 98, p. 1201–1221. 2011.

SIMON, M. F.; PROENÇA, C. Phytogeographic patterns of *Mimosa* (Mimosoideae, Leguminosae) in the Cerrado biome of Brazil: on indicator genus of high-altitude centers of endemismo? **Biological Conservation**, [s. l.], v. 96, p. 279-296. 2000.

SOLLA, A.; GIL, L. Xylem vessel diameter as a factor in resistance of *Ulmus minor* to *Ophiostoma novo-ulmi*. **Forest Pathology**, [s. l.], v. 32, p. 123–134. 2002.

SPERRY, J. S.; DONNELLY, J. R.; TYREE, M. T. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. **Plant, Cell and Environment**, [s. l.], v. 11, p. 35–40. 1988.

SPERRY, J. S.; TYREE, M. T. Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. **Plant, Cell and Environment**, [s. l.], v. 13, p. 427-36. 1990.

- SPERRY, J. S.; HACKE, U. G.; OREN, R.; COMSTOCK, J. P. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. **Plant, Cell and Environment**, [s. l.], v. 25, p. 251–263. 2002.
- TILMAN, D. Resource competition between Plankton Algae: An experimental and theoretical approach. **Ecology**, [s. l.], v. 58, p. 338–348. 1977.
- TARDIEU, F.; SIMONNEAU, T. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. **Journal of Experimental Botany**, [s. l.], v. 49, p. 419–432. 1998.
- TOMBESI, S.; JOHNSON, R. S.; DAY, K. R.; DEJONG, T. M. Relationships between xylem vessel characteristics, calculated axial hydraulic conductance and size-controlling capacity of peach rootstocks. **Annals of Botany**, [s. l.], v. 105, p. 327–331. 2010.
- TYREE, M. T.; COCHARD, H.; CRUIZIAT, P.; SINCLAIR, B.; AMEGLIO, T. Drought-induced leaf shedding in walnut—evidence for vulnerability segmentation. **Plant, Cell and Environment**, [s. l.], v. 16, p. 879–882. 1993.
- TYREE, M. T.; EWERS, F. W. Tansley Review 34. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. **New Phytologist**, [s. l.], v. 119, p. 345–360. 1991.
- TYREE, M. T.; SPERRY, J. S. The vulnerability of xylem to cavitation and embolism. **Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology**, [s. l.], v. 40, p. 19–38. 1989.
- WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; MCPEEK, M. A.; DONOGHUE, M. J. Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, [s. l.], v. 33, p. 475–505. 2002.
- WEST, A. G.; HULTINE, K. R.; SPERRY, J. S.; BUSH, S. E.; EHLERINGER, J. R. Transpiration and hydraulic strategies in a piñon-juniper woodland. **Ecological Applications**, [s. l.], v. 18, p. 911–927. 2008.
- WOODWARD, F. I.; LOMAS, M. R.; KELLY, C. K. Global climate and the distribution of plant biomes. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, [s. l.], v. 359, p. 1465–1476. 2004.
- YAMASAKI, N.; YAMADA, T.; OKUDA, T. Coexistence of two congeneric tree species of Lauraceae in a secondary warm-temperate forest on Miyajima Island, south-western Japan. **Plant Species Biology**, [s. l.], v. 28, p. 41–50. 2013.
- ZANNE, A. E.; WESTOBY, M.; FALSTER, D. S.; ACKERLY, D. D.; LOARIE, S. R.; ARNOLD, S. E. J.; COOSME, D. A. Angiosperm wood structure: global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. **American Journal of Botany**, [s. l.], v. 97, p. 207–215. 2010.