



INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DO AMAZONAS – UEA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CLIMA E AMBIENTE

RELAÇÃO DA ÁREA FOLIAR COM A ÁREA DO XILEMA
ATIVO EM ÁRVORES JUVENIS DE SEIS ESPÉCIES
DOMINANTES NA AMAZÔNIA CENTRAL

NANCY LORENA MANIGUAJE RINCÓN

Manaus, Amazonas

Dezembro, 2016

NANCY LORENA MANIGUAJE RINCÓN

**RELAÇÃO DA ÁREA FOLIAR COM A ÁREA DO XILEMA
ATIVO EM ÁRVORES JUVENIS DE SEIS ESPÉCIES
DOMINANTES NA AMAZÔNIA CENTRAL**

Orientador: Dra. Flávia Regina Capellotto Costa.

Co-orientador: Dra. Juliana Schietti de Almeida.

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e à Universidade do Estado do Amazonas, como parte dos requisitos para obter o título de Mestre em Clima e Ambiente.

Manaus, Amazonas

Dezembro, 2016

RELAÇÃO DA BANCA JULGADORA

Masha van der Sande	APROVADA
Jochan Schongart	APROVADA
Juliana Schietti	APROVADA

R579 Rincón, Nancy Lorena Maniguaje
Relação da área foliar com a área do xilema ativo em árvores juvenis de seis espécies dominantes na Amazônia Central / Nancy Lorena Maniguaje Rincón. ---
Manaus: [s.n.], 2016.
xii, 37 f.: il. color.

Dissertação (Mestrado) --- INPA, Manaus, 2016.
Orientador: Flávia Regina Capellotto Costa
Coorientador: Juliana Schietti de Almeida
Área de concentração: Clima e Ambiente

1. Características funcionais. 2. Modelo de tubo. 3. Gradiente hidro-edáfico. I. Título.

CDD 581.41

Sinopse:

Estudamos o comportamento de duas características-chaves das plantas: a área foliar (LA) e a área do xilema ativo (SA), em uma floresta de terra firme com heterogeneidade de ambientes localizada na Reserva Florestal Adolpho Ducke, município de Manaus - AM. Avaliamos a relação geral entre as duas variáveis e sua variação com fatores intrínsecos (altura total da árvore) e extrínsecos (disponibilidade de água). Como também determinamos se é plausível estimar e compreender a estrutura e funcionamento hidráulico da planta inteira a partir de medidas feitas nos ramos.

Palavras-chave: Área foliar, Área do xilema ativo, modelo de tubo, sub-bosque, gradiente hidro-edáfico, Amazônia central.

Dedico este trabalho a minha querida vó Eunice, pessoa que me inspira e me encoraja através das suas palavras, seu amor e fé. Seus conselhos e amor estão comigo sempre.

Dedico este trabajo a mi querida abuelita Eunice, quien me inspira y me anima a través de sus palabras, su amor y fe. Sus consejos y cariño los llevo siempre conmigo.

AGRADECIMENTOS

Finalizar hoje uma meta a mais não teria sido possível sem a ajuda e ensinamentos de várias instituições e pessoas. Por isso, agradeço de coração:

A minha orientadora Flávia Costa, a quem devo todo respeito e admiração. Obrigada por dedicar seu tempo, por seus ensinamentos, paciência e apoio em todo momento.

A minha co-orientadora Juliana Schiatti por seus valiosos aportes e acompanhamento em todas as fases da dissertação.

Ao programa de becas OEA – Grupo Coimbra de Universidades Brasileñas (GCUB), ao programa de Pós-graduação em Clima e Ambiente por terem me aceitado no curso.

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

Ao projeto CAPES/CSF “Ligando dinâmica e características funcionais de plantas para identificar os principais impulsionadores das mudanças florestais na Amazônia Central” pelo cobrimento dos gastos da pesquisa.

Aos professores, funcionários e colegas da UEA e do INPA pelos ensinamentos, colaboração e amizade.

Aos assistentes que se dispuseram nas incansáveis idas ao campo, por sua colaboração e paciência. O Antônio, Ronaldo, Niquinho, Josemar e minha especial gratidão a Mariazinha pelas conversas, conselhos e as comidinhas gostosas.

A todos os funcionários do INPA e da Reserva Ducke por dar suporte logístico.

A família vegetal do laboratório de ecologia.

Aos amigos da Colômbia, do Brasil e de outros lugares do mundo pelos bons momentos, pelo carinho, pelos seus abraços, pela paciência. Agradecimento especial a Polly, Eliza, Luiza, Thaianne, Danda e Tullio, muito bom saber que posso contar com vocês, espero sempre poder retribuir sua amizade e carinho.

Por último, agradeço a minha família que sempre me deu apoio incondicional e confiam em mim. Aos meus queridos pais Harvy e Adriana, por seu esforço e carinho.

Aos meus irmãos Fernando, Bernardo, Jorge, Lina e Kevin por permitir-me ser sempre a irmã mais velha chata, mesmo que a distância. Aos meus avos, Aldemar e em especial para minha avó Eunice por entender e aceitar minha ausência. Obrigada família por seus abraços a cada retorno a casa.

RESUMO

A relação área foliar pela área transversal do xilema ativo (LA:SA; modelo de tubo) é fundamental no entendimento da alocação de recursos e a arquitetura hidráulica das plantas. Nesta pesquisa, avaliamos (1) a mudança da razão LA:SA entre medidas feitas no ramo e a planta inteira; (2) a mudança da razão com a altura da árvore e, (3) a mudança da razão ao longo de um gradiente de disponibilidade água. Em uma floresta de tropical úmida de terra firme na Amazônia Central foram amostrados destrutivamente 121 indivíduos de seis espécies dominantes (18-23 por espécie) para obter medidas diretas da área foliar e área do xilema tanto para a planta inteira como para um ramo do mesmo indivíduo. Encontramos que (1) a área foliar e a área do xilema ativo apresentaram uma relação isométrica (1:1) na planta inteira e no ramo, mas a razão LA:SA é maior nos ramos, (2) a razão LA:SA diminui com o incremento em altura e, (3) tende a aumentar na medida em que incrementa a distância vertical ao lençol freático (HAND), mas não existe um padrão entre espécies. Atribuímos esses padrões de mudança a: (1) maior resistência hidráulica nos ramos, maior densidade da madeira do ramo e maior grau de ramificação dos ramos (2) menor investimento em área foliar para otimizar o crescimento em altura e (3) resposta das plantas a limitação em luz, como também influencias de outras características morfológicas e hidráulicas. Concluímos que indivíduos juvenis de florestas tropicais apresentam uma relação isométrica entre LA e SA para as medidas da planta inteira e do ramo. Porém, existem alguns padrões de mudança que influenciam a alocação de área foliar por unidade xilema ativo: a escala de medição da LA e SA (ramo e planta inteira), a altura da árvore e a disponibilidade água, no entanto não existe a mesma tendência para todas as espécies. Portanto, estimativas e interpretações generalizadas da razão LA:SA devem ser feitas com precaução. Para um melhor entendimento dos fatores que influenciam a alocação de recursos e a função hidráulica das plantas são necessários estudos orientados ao conhecimento da coordenação entre a razão LA:SA e outras características estruturais e hidráulicas dentro do indivíduo, entre diferentes espécies, ambientes e sazonalmente.

Palavras-chave: altura total, área foliar, área do xilema ativo, escalonamento, gradiente hidro-edáfico, modelo de tubo, variabilidade intraespecífica.

ABSTRACT

The leaf area to sapwood area ratio (LA:SA; pipe model) is fundamental to understand the allocation of resources and the hydraulic architecture of plants. In this study, we tested (1) how the LA:SA ratio differs between branch and whole tree, (2) how it changes with tree height, and (3) how it changes along the hydro-edaphic gradient. In a rain tropical forest in Central Amazonia we destructively sampled 121 individuals of six dominant tree species (18-23 per specie) for measurement of leaf and sapwood area both for the whole plant and for a branch of the same individual. We found that: (1) the leaf area and the sapwood area showed an isometric ratio (1:1) for both measurements made in the branch and for the whole plant; but the LA:SA ratio is higher in the branches than in the tree, (2) it decreases with increasing tree height, and (3) tends to increase with distance from water-table but is not consistent between species. We attribute these changing patterns to: (1) higher hydraulic resistance in the branches, influence of branch woody density and apical dominance index (2) less allocation in leaf area to optimize growth height and (3) as a response of plants to limited light or the ratio LA:SA is influenced by other morphological and hydraulic traits. We conclude that juvenile trees in a tropical forest have an isometric relationship between LA and SA for branches and whole tree, but there are some patterns of change in the allocation of leaf area per unit of sapwood: the measuring scale (branch or whole plant), the tree height and the distance from water table, however, there is no same trend among species. Then, generalized interpretations should be made with caution. Specifically, for a better understanding of the hydraulic function of the plants are necessary studies oriented to change and coordination of the LA:SA ratio and the structural and hydraulic characteristics within the individual, across different species, environments and seasonal.

Keywords: *leaf area, pipe model theory, hydro-edaphic gradient, sapwood area, tree height, intraspecific variability.*

SUMARIO

LISTA DE TABELAS	xi
LISTA DE FIGURAS	xii
1. INTRODUÇÃO	1
2. OBJETIVOS.....	5
2.1. Objetivo geral	5
2.2. Objetivos específicos.....	5
3. MATERIAL E MÉTODOS	6
3.1. Área de estudo	6
3.2. Seleção de espécies e indivíduos	8
3.3. Coleta de dados	10
3.3.1. Área do xilema ativo (SA).....	11
3.3.2. Área foliar (LA)	12
3.4. Análises estatísticas	13
5. RESULTADOS.....	14
5.1. Relação geral da área foliar (LA) e área do xilema ativo (SA).....	14
5.2. Relação da razão área foliar pela área do xilema ativo (LA:SA) da planta inteira e do ramo.....	16
5.3. Relação da razão área foliar pela área do xilema ativo (LA:SA) com a altura total da árvore.....	17
5.4. Relação da razão área foliar pela área do xilema (LA:SA) com a disponibilidade de água.....	18
6. DISCUSSÃO.....	20
6.1. As variáveis área foliar (LA) e área do xilema ativo (SA) são relacionadas no nível da planta inteira e do ramo, segundo o modelo de tubo proposto por Shinozaki et al. (1964)?.....	20
6.2. A razão área foliar pela área do xilema ativo (LA:SA) muda com a altura da árvore?	23
6.3. A razão área foliar pela área do xilema ativo (LA:SA) muda com o incremento da distância ao lençol freático?.....	24
7. CONCLUSÕES.....	27
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	28
APÊNDICE 1. Trilhas percorridas na Reserva Florestal Adolpho Ducke para seleção dos indivíduos e registro da localização das plantas.	32
APÊNDICE 2. Regressão linear maior eixo padronizado (SMA) entre a área foliar (LA) e área do xilema (SA), do ramo e da planta inteira das espécies estudadas.....	33

APÊNDICE 3. Relação entre o intercepto da regressão SMA entre a razão LA:SA da planta inteira e do ramo com outras características funcionais.....	34
APÊNDICE 4. Relação entre a razão LA:SA e a distância vertical ao lençol freático (HAND) para o conjunto de dados.	36
APÊNDICE 5. Análise por espécie e por ambiente da razão LA:SA ao longo do gradiente hidro-edáfico.....	37

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Valores médios e desvios (entre parêntesis) do número de indivíduos amostrados, diâmetro a altura do peito (DBH), altura total e densidade da madeira (WD) das seis espécies estudadas.....	10
Tabela 2. Valores mínimos, médios, máximos e desvios da área foliar (Leaf area), área transversal do xilema ativo (Sapwood area) e razão área foliar pela área transversal do xilema ativo (LA:SA) das seis espécies estudadas.	15
Tabela 3. Regressão linear maior eixo padronizado (SMA) entre a razão área foliar pela área do xilema ativo (LA:SA) do ramo e da planta inteira.	17
Tabela 4. Regressão linear ordinária (OLS) entre a razão área foliar pela área do xilema ativo (LA:SA) da planta inteira e a distância vertical ao lençol freático (HAND) para as espécies estudadas.....	37

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Esquema do modelo de tubo (<i>the pipe model</i>) proposto por Shinozaki <i>et al.</i> (1964a, 1964b).	2
Figura 2. Localização e mapa do relevo da Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD), Manaus – AM.....	6
Figura 3. (a) Esquema do gradiente hidro-edáfico presente na Reserva Florestal Adolpho Ducke. Modificado de Ribeiro <i>et al.</i> (1999); (b) floresta de baixio; (c) floresta de campinarana; (d) floresta de vertente; (e) árvore emergente no platô.	7
Figura 4. Espécies em estudo, coletadas na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus (Brasil).....	9
Figura 5. Registro fotográfico de algumas atividades de campo.	10
Figura 6. Discos do caule para determinação da área transversal do xilema ativo... ..	12
Figura 7. Regressão linear do maior eixo padronizado (SMA) entre a transformação logarítmica da área foliar (Leaf Area) e da área do xilema ativo (Sapwood Area).	14
Figura 8. Regressão linear do maior eixo padronizado (SMA) entre a transformação logarítmica da área foliar pela área do xilema ativo da planta inteira (LA:SA tree) e a do ramo (LA:SA branch).	16
Figura 9. Regressão linear do maior eixo padronizado (SMA) entre (a) a área foliar; (b) a área do xilema ativo; (c) e (d) a razão área foliar pela área do xilema (LA:SA) e a altura total da árvore.	18
Figura 10. Regressão linear ordinária de mínimos quadrados (OLS) entre a razão área foliar pela área do xilema da planta inteira (LA:SA tree) e distancia vertical ao lençol freático (HAND) para cada uma das espécies em estudo.....	19

1. INTRODUÇÃO

A área foliar (LA) e a área do xilema ativo (SA) são duas características chaves que influenciam a alocação de recursos e a arquitetura hidráulica das plantas. LA é considerada como a área da lâmina foliar projetada em um plano, sendo importante na interceptação da luz, assimilação de carbono e perda de água, portanto, influencia os processos da fotossíntese e o potencial de transpiração (Asner *et al.*, 2003). Assim, determina a eficiência no uso da água que relaciona a quantidade de água transpirada para produzir certa quantidade de massa seca. SA é o xilema que efetivamente conduz água na planta, além de movimentar nutrientes minerais, dar suporte mecânico e, armazenar água e nutrientes (Myburg e Sederoff, 2001). A área do xilema ativo influencia a capacidade do tecido condutivo de caules e ramos para transportar a água necessária para a transpiração foliar (Bond *et al.*, 2008; Meinzer *et al.*, 2008).

A interação entre essas duas variáveis resulta em uma característica alométrica fundamental que reflete o balanço entre a demanda de transpiração (LA) e a capacidade de abastecer água (SA) (Bond *et al.*, 2008), a razão área foliar pela área do xilema ativo (LA:SA). Esta razão tem sido amplamente estudada, o primeiro em reconhecer dita relação foi Huber (1928), quem analisou a relação inversa SA:LA (área da seção transversal do xilema ativo pelo peso fresco ou área foliar), amplamente conhecida como *valor de Huber (Huber value)*.

Shinozaki *et al.* (1964a, 1964b) foram pioneiros em formalizar matematicamente a relação LA:SA na *teoria do modelo de tubo (pipe model theory)*, que considera caules e galhos como um conjunto de tubos que suportam uma determinada quantidade de folhas (Figura 1). Segundo a teoria uma quantidade de massa foliar é associada linearmente com uma quantidade constante de tubos condutores (Shinozaki *et al.*, 1964a, 1964b), motivo pelo qual este conceito tem sido usado nos modelos de alocação de recursos, crescimento arbóreo (Tyree e Ewers, 1991) e para prever a massa ou área foliar a partir da seção transversal do caule/ramo ou da área do xilema ativo (Waring *et al.*, 1982; Stancioiu & O'Hara 2005; Calvo-Alvarado *et al.*, 2008).

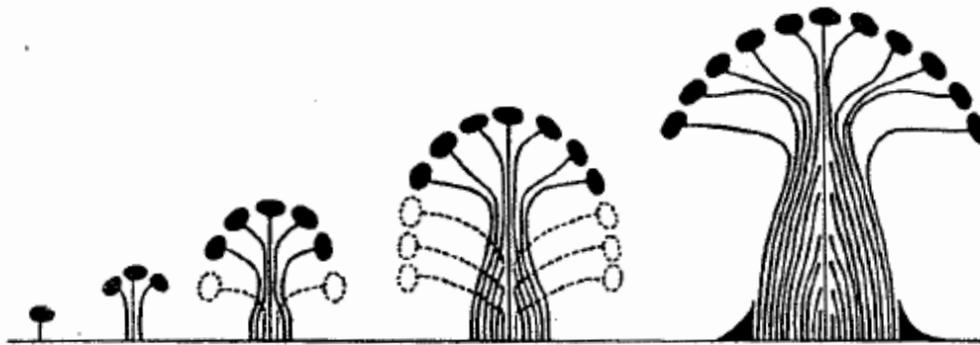


Figura 1. Esquema do modelo de tubo (*the pipe model*) proposto por Shinozaki *et al.* (1964a, 1964b).
Fonte: Shinozaki *et al.* (1964a).

A teoria do modelo de tubo proposta por Shinozaki *et al.* (1964) foi originalmente descrita como uma proporção isométrica (relação 1:1) constante. Porém, os estudos comparativos sobre o comportamento da razão LA:SA mostram que além das diferenças entre espécies, a razão pode mudar de acordo com a posição onde LA e SA são medidos dentro dos indivíduos (Gartner, 2002; Sellin e Kupper, 2006; Domec *et al.*, 2012; Yao *et al.*, 2014; Togashi *et al.*, 2015), com o incremento em altura da árvore (McDowell *et al.*, 2002; Mokany *et al.*, 2003; Phillips *et al.*, 2003; Delzon *et al.*, 2004; Calvo-Alvarado *et al.*, 2008; Togashi *et al.*, 2015) e, segundo as condições ambientais do local onde os indivíduos estão estabelecidos (Mencuccini e Grace, 1995; White *et al.*, 1998; DeLucia *et al.*, 2000; Gotsch *et al.*, 2010). Entretanto, a direção das mudanças da razão LA:SA com os fatores listados não é clara.

Um conjunto de estudos indicou que a razão LA:SA é maior para as medidas feitas nos ramos do que para a copa inteira (Domec *et al.*, 2012), nos ramos do topo da copa (Yao *et al.*, 2014), em indivíduos de maior altura (Mc Dowell *et al.*, 2002; Mokany *et al.*, 2003; Phillips *et al.*, 2003; Calvo-Alvarado *et al.*, 2008; Togashi *et al.*, 2015) e em ambientes mais úmidos (White *et al.*, 1998; DeLucia *et al.*, 2000). Uma maior LA:SA sugere um aumento potencial da condutância hidráulica foliar total devido à presença de um maior número de folhas ligadas ao xilema ativo, incrementando assim a condutividade específica foliar (LSC, Domec *et al.*, 2012), o que representa maior habilidade do caule no transporte de água para a folhagem (Mokany *et al.*, 2003). No caso de ecossistemas com limitação de luz e nutrientes, e sem restrições hídricas, o incremento da LA:SA aumenta a área foliar fotossintética (Phillips *et al.*, 2003; Calvo-Alvarado *et al.*, 2008; Togashi *et al.*, 2015) e otimiza a ciclagem de nutrientes (McDowell *et al.*, 2002).

Outros autores encontraram mudança no sentido oposto, a razão LA:SA apresenta valores menores nos ramos quando comparada com a copa inteira (Sellin e Kupper, 2006; Togashi *et al.*, 2015), diminui com a altura do indivíduo (McDowell *et al.*, 2002; Delzon *et al.*, 2004), com o incremento da demanda por evaporação (Waring *et al.*, 1982; Mencuccini e Grace, 1995; Poyatos *et al.*, 2007) e com a diminuição da disponibilidade de água (White *et al.*, 1998). Na escala do indivíduo, a menor razão LA:SA registrada nos ramos pode ser simplesmente devido a que a área transversal total dos ramos, sem descontar a medula, foi definida como xilema ativo (Togashi *et al.*, 2015), portanto, superestimou-se a área do xilema ativo diminuindo assim a área foliar relativa por unidade de xilema ativo. Já um menor investimento em LA relativo a SA em árvores de maior altura e em locais mais secos suporta a hipótese de que as árvores possuem um mecanismo homeostático que pode atenuar o incremento da resistência hidráulica da árvore, e assim minimizar o gradiente de potencial de água necessário para obter água do solo (Tyree e Ewers, 1991; Mencuccini e Grace, 1995; McDowell *et al.*, 2002).

Esses estudos mostram que os ajustes na alocação da LA e SA ocorrem em uma variedade de escalas, desde dentro do indivíduo até diferentes ambientes. Os fatores que influenciam o comportamento da razão LA:SA são complexos e conhecer seus efeitos sobre o transporte de água requer considerar componentes dentro da mesma árvore e do habitat, incluindo a disponibilidade de recursos. Além disso, muitas das discordâncias na direção das mudanças na razão LA:SA poderiam ser consequência dos métodos utilizados para determinar a área foliar e a área transversal do xilema ativo, já que a maioria das pesquisas usa estimativas indiretas, principalmente para a área foliar da copa. Portanto, realizar medidas diretas de LA e SA é importante para realizar uma avaliação realista da razão LA:SA.

Até o momento são muitos os resultados de estudos em florestas temperadas que mostram a relação isométrica e constante entre LA e SA, ou sua mudança dentro do indivíduo, com o desenvolvimento ontogênico ou em diferentes ambientes. Porém, é pouca a informação de espécies tropicais sobre a dependência entre LA e SA (Andrade *et al.*, 1998; Calvo-Alvarado *et al.*, 2008, Togashi *et al.*, 2015, van der Sande *et al.*, 2015) e sua variação dentro da árvore (Togashi *et al.*, 2015), com o incremento em altura da árvore (Calvo-Alvarado *et al.*, 2008; Togashi *et al.* 2015) e em diferentes condições ambientais (Gotsch *et al.*, 2010; Togashi *et al.*, 2015).

Para melhorar o conhecimento da razão LA:SA em árvores tropicais, estimamos a área foliar (LA) e a área do xilema ativo (SA) em indivíduos juvenis de seis espécies arbóreas dominantes por meio de medidas diretas para a planta inteira e para um ramo do mesmo indivíduo ao longo de um gradiente hidro-edáfico que inclui áreas baixas, arenosas e próximas dos cursos d'água (baixios) até áreas mais elevadas, com solo argiloso e distante dos cursos d'água (platôs), em uma floresta tropical úmida de terra firme da Amazônia Central. Especificamente avaliamos:

1. Se o modelo de tubo proposto por Shinozaki et al. (1964) é consistente para as medidas feitas de LA e SA na planta inteira e no ramo;
2. Como muda a razão LA:SA com a altura total do indivíduo e;
3. Como muda a razão LA:SA com relação a distância ao lençol freático.

Com relação a este último aspecto, o estudo do grau de variação intraespecífica em espécies dominantes nas características morfológicas e hidráulicas através de diferentes ambientes é necessário para entender o funcionamento dos processos fisiológicos e os fatores que impulsionam o crescimento das árvores. Além de determinar a capacidade dos indivíduos de uma determinada população para sobreviver a eventos extremos associados às mudanças climáticas (Poyatos *et al.*, 2007; Anderegg, 2015). Além disso, segundo a hipótese de razão de massa (*Biomass-ratio*) a resposta global dos ecossistemas é uma função de efeitos aditivos das espécies (Grime, 1998). Assim, as espécies dominantes dentro de um ecossistema refletem a dinâmica da vegetação e o funcionamento do ecossistema (Grime, 1998, Garnier *et al.*, 2004) e tornam-se importantes para o estudo de atributos funcionais associadas ao uso de recursos que regulam processos ecossistêmicos como a transpiração e a fotossíntese e que poderiam ser usados como base para escalonar e prever o funcionamento da floresta como um todo.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo geral

Investigar a relação geral entre a área foliar (LA) e área do xilema ativo (SA) e sua variação com fatores intrínsecos e extrínsecos em árvores juvenis de espécies dominantes em uma floresta amazônica de terra firme com heterogeneidade de ambientes definidos pela variação nas características hidro-edáficas, localizada na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus - AM.

2.2. Objetivos específicos

- ✓ Determinar se a relação geral da área foliar (LA) e área do xilema ativo (SA) segue o modelo de tubo proposto por Shinozaki *et al.* (1964a, 1964b) dentro do indivíduo no nível da planta inteira e do ramo.
- ✓ Avaliar se existe um padrão de mudança da razão LA:SA com relação à altura total dos indivíduos.
- ✓ Avaliar como a direção de mudança da razão LA:SA com a disponibilidade água e variabilidade do solo se ajusta às expectativas sobre as relações hidráulicas de árvores tropicais.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD), localizada na rodovia AM-010, km 26 (2°55'51''S; 59°58'59''W), no município de Manaus (Amazonas, Brasil), pertencente ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). A Reserva possui 10,000 ha (10 x 10 km) com o solo coberto por floresta madura tropical úmida de terra firme (Figura 2) (Ribeiro *et al.*, 1999; Baccaro *et al.*, 2008). A RFAD é geralmente considerada a conter uma floresta relativamente densa, uniforme e não está sujeita à inundação por um pulso monomodal previsível de inundação por grandes rios.

Segundo a classificação de Köppen, o clima da região corresponde a Af, tropical úmido, com temperatura média anual de 26.7° C com pouca variação sazonal (médias mensais variam cerca de 2° C) e, precipitação anual média de 2,450 mm (Alvares *et al.*, 2013). Os meses mais secos são agosto e setembro, quando a chuva mensal é menor de 100 mm. As chuvas se concentram nos meses de dezembro a junho, sendo março e abril os meses com maior precipitação com aproximadamente 330 mm (Marques-Filho *et al.* 1981).

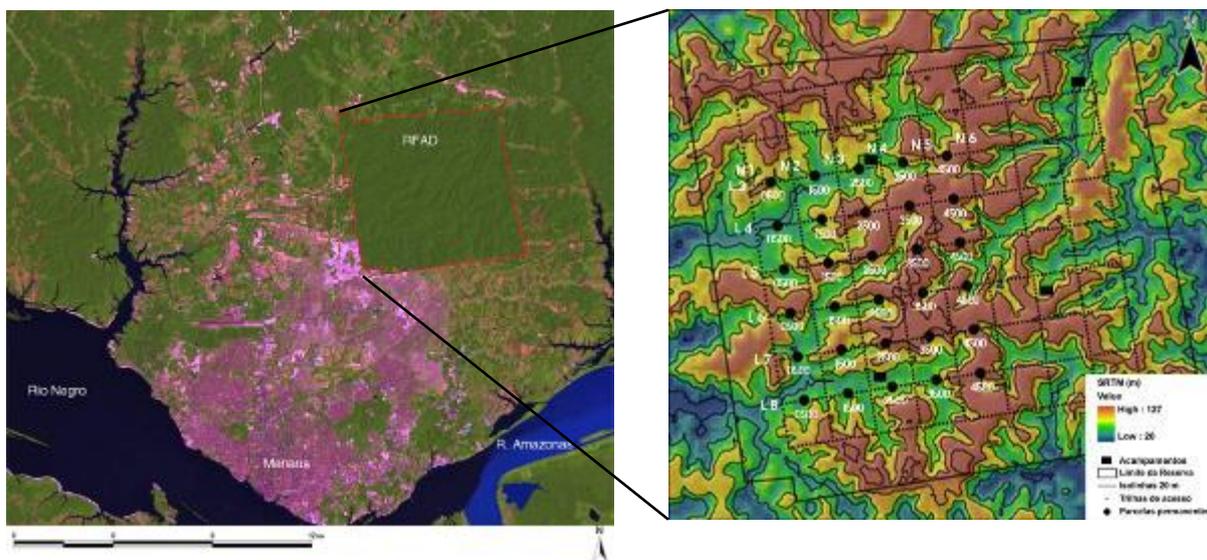


Figura 2. Localização e mapa do relevo da Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD), Manaus – AM.

Fonte: <http://ppbio.inpa.gov.br/sitios/ducke>

A formação geológica presente na área da Reserva é denominada Alter do Chão (Chauvel *et al.*, 1987). O relevo do local é dissecado pelo sistema de drenagem, com altitudes variando de 39 m a 109 m s.n.m. resultando em uma paisagem formada por platôs, vertentes, campinaranas e baixios (Figura 3).

Os platôs correspondem às áreas mais altas da reserva, se caracterizam por apresentar solos de textura argilosa (Latosolo amarelo-álido; Chauvel *et al.*, 1987) e maior distância ao lençol freático (até 53 m). Na área de vertente o conteúdo de argila e a distância ao lençol freático vão diminuindo gradativamente até a parte final da encosta que se assemelha ao baixio ou campinarana (Ribeiro *et al.*, 1999). As campinaranas correspondem a paleo-praias de areia branca e se encontram entre as áreas de platô ou vertente e baixio (Ribeiro *et al.*, 1999). Por último, os baixios são caracterizados por ser uma planície aluvial ao longo dos igarapés ou no fundo de páleo-lago, apresentam solos até com 98% de conteúdo de areia (podzóis e areias quartzosas; Chauvel *et al.*, 1987), o lençol freático é superficial (0.1 m e 0.8 m no final da estação chuvosa e seca, respectivamente) e tende a aflorar na época chuvosa (Hodnett *et al.*, 1997).

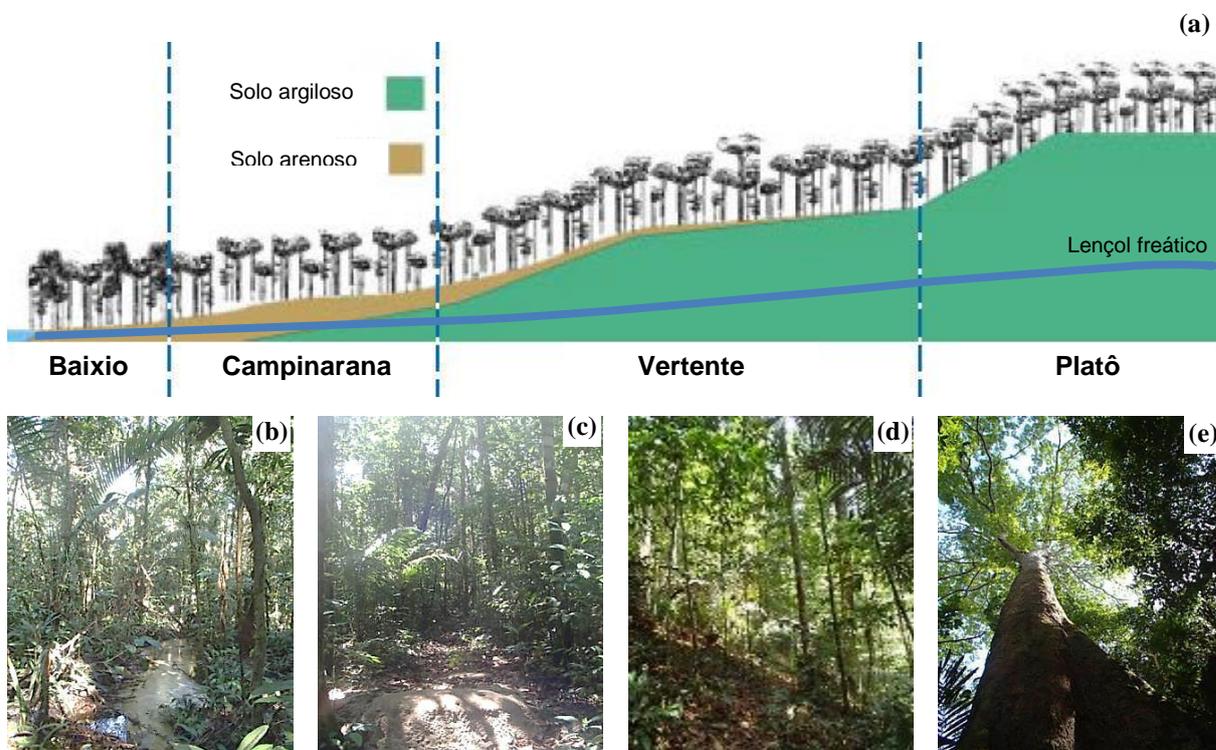


Figura 3. (a) Esquema do gradiente hidro-edáfico presente na Reserva Florestal Adolpho Ducke. Modificado de Ribeiro *et al.* (1999); (b) floresta de baixio; (c) floresta de campinarana; (d) floresta de vertente; (e) árvore emergente no platô.

Quanto à estrutura e vegetação, as áreas de platô possuem árvores de grande porte, de aproximadamente 35 a 40 m de altura com numerosas árvores emergentes maiores a 45 m, com presença de bastantes palmeiras acaules nos sub-bosque e representa a floresta com maior biomassa (Ribeiro *et al.*, 1999, Castilho *et al.*, 2008), além de ter cobertura muito densa de trepadeiras (Hopkins, 2005). A floresta de vertente possui poucas árvores emergentes acima do dossel de 25-35 m de altura; nas partes mais altas sua fisionomia é mais parecida ao platô, e nas zonas mais baixas é mais semelhante à campinarana ou baixio (Ribeiro *et al.*, 1999). Por sua parte a campinarana apresenta dossel entre 15-25 m de altura, poucas árvores de grande porte, sub-bosque denso de arvoretas e arbustos, baixa representação de palmeiras, grande acumulação de serapilheira, alta penetração de luz e, menor biomassa e diversidade (Ribeiro *et al.*, 1999). Por último, a floresta do baixio caracteriza-se por possuir dossel entre 20 e 35 m de altura com poucas árvores emergentes, com presença de palmeiras arbóreas e sub-bosque denso (Ribeiro *et al.*, 1999).

Nos diferentes habitats na floresta de terra firme, existem espécies de árvores restritas a um tipo de ambiente, porém, outras espécies têm indivíduos distribuídos ao longo de todo gradiente (Kinupp e Magnusson, 2005; Costa *et al.*, 2009).

3.2. Seleção de espécies e indivíduos

Entre o início de julho e final de setembro de 2015, coletamos 121 plantas juvenis das espécies: *Brosimum rubescens* Taub., *Eperua glabriflora* (Ducke) Cowan, *Eschweilera coriácea* (DC.) S.A.Mori, *Micropholis guyanensis* (A.DC.) Pierre, *Protium subserratum* (Engl.) Engl. e *Scleronema micranthum* (Ducke) Ducke (Figura 4). De agora em diante, as espécies serão referidas pelo seu gênero. Estas correspondem a espécies que estão entre as mais abundantes da reserva, representando diferentes famílias dominantes da Amazônia (ter Steege *et al.*, 2013) e linhagens evolutivas, diferentes estratégias de crescimento e com ampla distribuição ao longo do gradiente hidro-edáfico, desde os platôs até baixios.

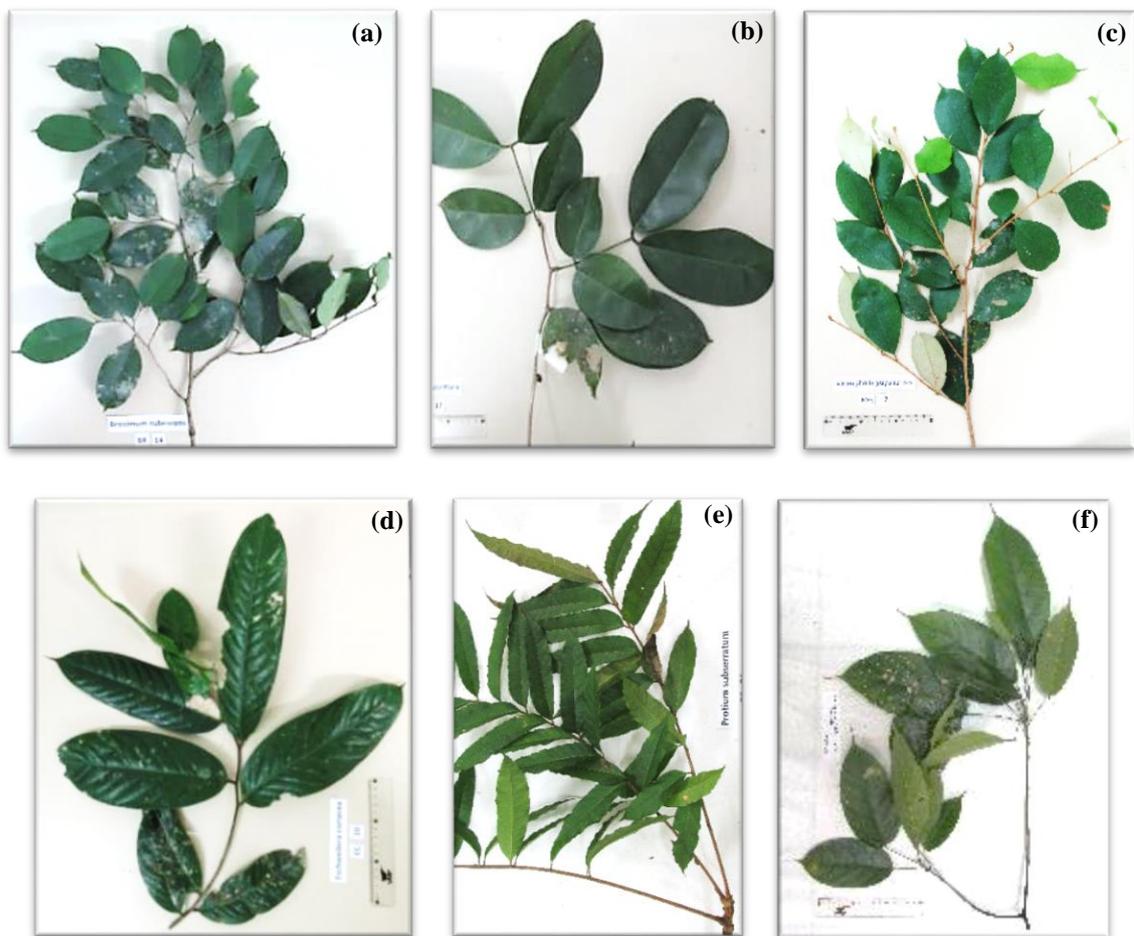


Figura 4. Espécies em estudo, coletadas na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus (Brasil).
 (a) *Brosimum rubescens*; (b) *Eperua glabriflora*; (c) *Eschweilera coriacea*; (d) *Micropholis guyanensis*;
 (e) *Protium subserratum*; (f) *Scleronema micranthum*.

Selecionamos de 18 a 23 indivíduos por espécie com diâmetro à altura do peito (DAP, 1.30 m) entre 1 a 5 cm (Tabela 1). Os indivíduos foram localizados ao longo de 22 km de trilhas, que fazem parte da grade da Reserva Florestal Adolpho Ducke (Apêndice 1). Tentou-se que as árvores ficassem distribuídas nos diferentes ambientes e, mantendo uma distância mínima de 200 m entre indivíduos da mesma espécie.

Procuramos arvoretas que apresentassem a copa aparentemente intacta, sem evidencia de dano mecânico, com folhas maduras e sempre que possível em locais com índice de luz 1 a 2 (sem luz direta ou pequena entrada de luz lateral), com base no sistema proposto por Keeling e Phillips (2007), com a finalidade de evitar variações de área foliar devidas a efeitos da disponibilidade luz.

Tabela 1. Valores médios e desvios (entre parêntesis) do número de indivíduos amostrados, diâmetro a altura do peito (DBH), altura total e densidade da madeira (WD) das seis espécies estudadas.

Species	Family	N	DBH (cm)	Tree height (m)	WD* (g.cm ⁻³)
<i>Brosimum rubescens</i>	Moraceae	19	2.19 (0.74)	5.17 (1.36)	0.70 (0.04)
<i>Eperua glabriflora</i>	Fabaceae	23	2.40 (0.89)	5.70 (1.70)	0.68 (0.03)
<i>Eschweilera coriácea</i>	Lecythidaceae	19	2.46 (0.51)	5.07 (1.01)	0.69 (0.04)
<i>Micropholis guyanensis</i>	Sapotaceae	22	2.48 (0.74)	5.16 (1.15)	0.72 (0.05)
<i>Protium suberratum</i>	Burseraceae	18	2.80 (0.78)	5.90 (1.55)	0.43 (0.04)
<i>Scleronema micranthum</i>	Malvaceae	20	2.59 (0.65)	4.92 (1.11)	0.65 (0.07)

*Os valores correspondem a medidas feitas neste estudo.

3.3. Coleta de dados

Em campo, foram medidos o diâmetro à altura do peito (DBH, cm) e a altura total da árvore (Figura 5b). As árvores foram cortadas na sua base e parte exposta do caule foi colocada em um recipiente com água (Figura 5c). A copa foi coberta com sacos plásticos para evitar a desidratação e perda de folhas durante o transporte (Figura 5d). De cada indivíduo selecionamos um ramo no último grau de ramificação e com diâmetro entre 0.5 – 1cm na base, para as medidas de LA:SA no nível do ramo.



Figura 5. Registro fotográfico de algumas atividades de campo.

(a) Identificação dos indivíduos (b) medida do diâmetro à altura do peito (DAP, 1.30 m); (c) proteção da base do caule; (d) proteção da copa e transporte; (e) corte a 1.15 m desde a base da árvore, dentro da água para evitar a entrada de ar e cavitação dos elementos do vaso do xilema; (f) indivíduo com o caule submerso em uma solução de azul de Toluidina (0.05%) para pintar os vasos que efetivamente estão conduzindo água durante o processo de transpiração.

3.3.1. Área do xilema ativo (SA)

A área ativa do xilema (cm²) foi determinada de forma direta através do método de coloração dos elementos do vaso do xilema (Rust, 1999). Assumimos que o corante tingem os vasos que estão ativamente transportando a água durante o processo de transpiração. Para evitar entrada de ar e possível obstrução da absorção do corante pela embolia dos vasos do xilema, a parte exposta de caules e ramos sempre foi mantida dentro da água, desde o momento do corte em campo, durante o processamento e até serem colocados no corante (Figura 5c, d, e).

Cada árvore (cortado a 1.15 m desde a base) e ramo foram colocados em uma solução de azul de Toluidina (0.05%) em um lugar com pouca entrada de luz direta, para evitar murchar das folhas pelo excesso de radiação, porém que fosse aberto e com correntes de vento para facilitar a transpiração foliar e assim o transporte do corante no xilema ativo (Figura 5f). Depois de 6 a 18h das árvores e ramos estarem no corante, foram retirados e discos de 2 cm de espessura foram extraídos a 1.3 m desde a base da árvore e na base do ramo. As amostras foram marcadas, secas ao ar livre e empacotadas para sua posterior análise.

No laboratório, mensuramos a área da parte tingida com azul, que corresponde à área transversal do xilema ativo (Figura 6). Para os ramos, as imagens foram adquiridas utilizando o estereomicroscópio Leica *S8APO* com a câmara integrada Leica DMC2900 (Leica Microsystems, Wetzlar, Germany) e processadas usando a versão LAS 4.4.0, Build: 454 Leica Microsystems. Para o caule, as amostras foram digitalizadas utilizando um scanner e processadas com o software ImageJ (Schneider *et al.*, 2012).

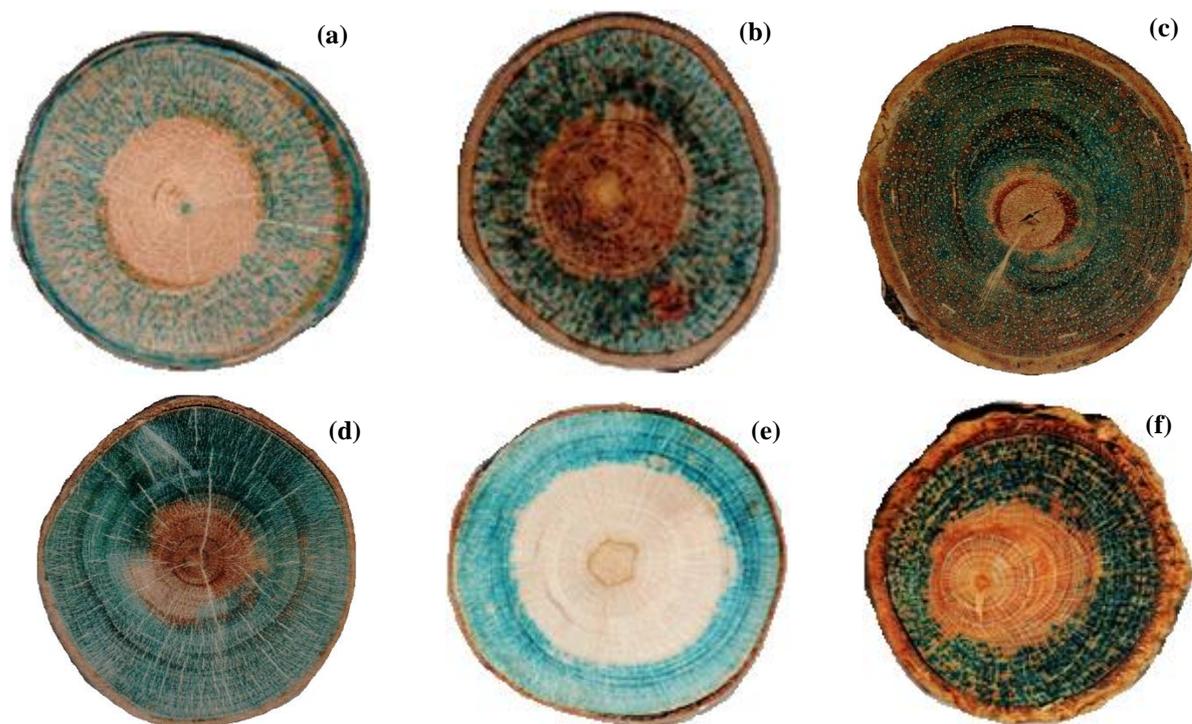


Figura 6. Discos do caule para determinação da área transversal do xilema ativo.

(a) *Brosimum rubescens*; (b) *Eperua glabriflora*; (c) *Eschweilera coriacea*; (d) *Micropholis guyanensis*; (e) *Protium subserratum*; (f) *Scleronema micranthum*.

3.3.2. Área foliar (LA)

A área foliar (m^2) foi determinada por meio da remoção total das folhas/folíolos sem o pecíolo/peciólulo, tanto da copa inteira como do ramo selecionado, depois que foram retiradas do corante. Primeiro, registramos o peso fresco do total de folhas/folíolos. Selecionamos uma amostra de cinco lâminas foliares completamente expandidas em diferentes partes da copa, e foi registrado seu peso fresco e a área foliar foi determinada utilizando um scanner e o software ImageJ (Schneider *et al.*, 2012). Seguido, foram secas em estufa a $70^\circ C$ por 72 h, e foi registrado seu peso seco para estimar a área foliar específica (SLA, $cm^2 g^{-1}$) e conteúdo de massa seca (LDMC). O peso seco total foi estimado pelo produto entre o peso fresco e o conteúdo de massa seca. Por fim, as áreas foliares da copa (LA tree) e do ramo (LA branch) foram determinadas como a razão entre o SLA e o peso seco total das folhas da copa inteira e do ramo, respectivamente.

Distância vertical a drenagem mais próxima - HAND

A distância vertical a drenagem mais próxima (HAND) foi utilizada como o proxy do gradiente ambiental. Os valores de HAND representam o potencial gravitacional de água relativo e são correlacionados com a profundidade do lençol freático (Rennó *et al.*, 2008) e, com outros fatores do solo como as propriedades físicas e químicas na Reserva Ducke (Schiatti *et al.*, 2014). Valores altos representam as áreas de platô, enquanto que valores próximos de zero a áreas de baixio.

Usando QuantumGIS os indivíduos foram mapeados na grade da Reserva e extraímos os valores de HAND do Modelo HAND (resolução espacial = 90 m) para cada um dos 121 indivíduos. Os valores de HAND variaram entre 0.1 a 50.67 m (média = 17.34 m).

3.4. Análises estatísticas

O primeiro passo foi testar o pressuposto de normalidade dos resíduos dos modelos, no caso que não apresentaram uma distribuição normal, foram aplicadas transformações logarítmicas.

Testamos o modelo de tubo por regressão dos valores da LA contra SA para ramos e a planta inteira, para o conjunto de espécies e analisamos o intercepto para determinar se LA:SA difere entre ramos e planta inteira. Analisamos a inclinação da regressão entre LA:SA e a altura total da árvore para determinar as mudanças. Utilizamos a regressão do maior eixo padronizado (Standardized Major Axis, SMA), com o pacote *smatr* (Warton *et al.*, 2006) na linguagem R (R Core Team 3.2.3, 2015). O SMA é um método de regressão de mínimos quadrados de Tipo II que trata as variáveis de forma simétrica. Este método é útil para avaliar atributos dos organismos que tem variabilidade natural e, portanto, as medidas das variáveis estão sujeitas a erros (Warton *et al.*, 2006).

O método de regressão ordinário de mínimos quadrados (Ordinary Least Square – OLS), na linguagem R (R Core Team 3.2.3, 2015) foi utilizado para avaliar o efeito do HAND sobre a razão LA:SA da planta inteira.

Verificamos o ajuste dos modelos de regressão pelo coeficiente de determinação (R^2).

5. RESULTADOS

5.1. Relação geral da área foliar (LA) e área do xilema ativo (SA)

A área foliar (LA) e a área do xilema ativo (SA) foram positivamente relacionadas, para o conjunto de dados de todas as espécies, tanto no nível do ramo como da planta inteira (Figura 7 a, b). Para o conjunto de dados a regressão SMA mostrou uma inclinação forte e significativa ($\log(LA) = 0.64 + 0.85 \log(SA)$, $R^2 = 0.93$, $P < 0.01$) (Figura 7a) com uma elevação um pouco menor do que a unidade ($P < 0.01$).

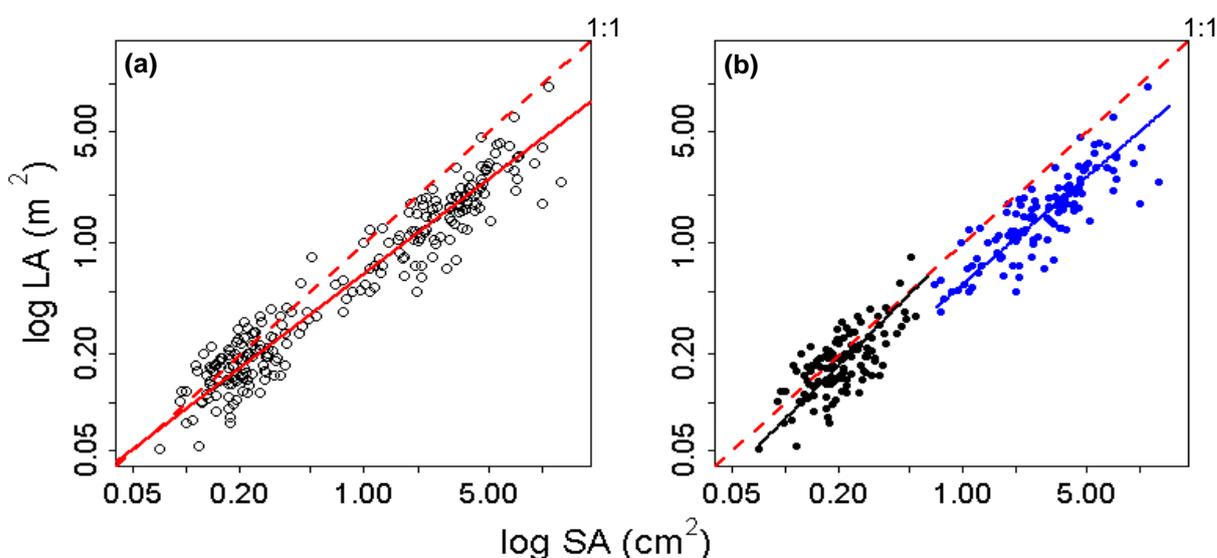


Figura 7. Regressão linear do maior eixo padronizado (SMA) entre a transformação logarítmica da área foliar (LA) e da área do xilema ativo (SA).

(a) para o conjunto de dados (b) para a planta inteira e ramo. Os círculos cheios pretos correspondem às observações dos ramos e os azuis às da planta inteira. A linha vermelha completa representa a regressão SMA para o conjunto de dados e a vermelha tracejada mostra a linha obtida quando a inclinação foi forçada a 1.

A relação entre o $\log(LA)$ e o $\log(SA)$ foi mais forte para a planta inteira (regressão SMA: $\log(LA) = 0.55 + 0.96 \log(SA)$, $R^2 = 0.71$, $P < 0.01$), do que para os ramos ($\log(LA) = 1.03 + 1.12 \log(SA)$, $R^2 = 0.50$, $P < 0.01$) (Figura 7 b). As regressões não diferem quanto à inclinação ($P > 0.01$ para a hipótese nula de igualdade) e são iguais à unidade ($P > 0.01$), mas possuem interceptos diferentes ($P < 0.01$).

Tabela 2. Valores mínimos, médios, máximos e desvios da área foliar (Leaf area), área transversal do xilema ativo (Sapwood area) e razão área foliar pela área transversal do xilema ativo (LA:SA) das seis espécies estudadas.

Specie	Type	Leaf area (m ²)				Sapwood area (cm ²)				LA:SA (m ² cm ⁻²)			
		min	mean	max	sd	min	mean	max	sd	min	mean	max	sd
All species	Branch	0.051	0.19	0.81	0.10	0.07	0.22	0.54	0.094	0.42	0.90	1.63	0.29
	Tree	0.37	1.80	9.65	1.24	0.69	3.41	12.76	2.23	0.18	0.56	1.12	0.19
<i>Brosimum rubescens</i>	Branch	0.10	0.17	0.37	0.070	0.09	0.18	0.39	0.067	0.55	0.99	1.54	0.27
	Tree	0.50	1.72	6.18	1.42	0.94	2.94	7.28	2.03	0.24	0.62	1.12	0.24
<i>Eperua glabriflora</i>	Branch	0.077	0.23	0.40	0.082	0.11	0.28	0.54	0.11	0.44	0.89	1.34	0.28
	Tree	0.37	1.31	2.42	0.59	0.69	3.26	12.76	2.81	0.18	0.49	0.80	0.15
<i>Eschweilera coriacea</i>	Branch	0.097	0.16	0.23	0.041	0.12	0.21	0.37	0.062	0.52	0.79	1.26	0.21
	Tree	0.58	1.90	3.42	0.87	0.76	3.80	7.33	1.68	0.32	0.52	0.87	0.15
<i>Micropholis guyanensis</i>	Branch	0.053	0.14	0.31	0.057	0.10	0.20	0.36	0.072	0.42	0.73	1.17	0.20
	Tree	0.72	2.29	9.65	1.92	1.14	3.80	11.01	2.39	0.27	0.62	0.99	0.20
<i>Protium subserratum</i>	Branch	0.16	0.31	0.81	0.18	0.12	0.26	0.51	0.13	0.78	1.22	1.63	0.28
	Tree	0.55	1.84	4.03	1.04	1.02	4.13	10.10	2.58	0.31	0.46	0.62	0.10
<i>Scleronema micranthum</i>	Branch	0.051	0.17	0.27	0.064	0.07	0.20	0.43	0.084	0.43	0.89	1.62	0.29
	Tree	0.45	1.75	4.64	1.03	0.79	2.61	4.62	1.23	0.39	0.66	1.01	0.18

min: mínimo; mean: média; max: máximo; sd: desvio padrão.

5.2. Relação da razão área foliar pela área do xilema ativo (LA:SA) da planta inteira e do ramo.

Para o conjunto de dados, a média registrada da razão LA:SA foi de 0.90 ± 0.29 $\text{m}^2 \text{cm}^{-2}$ para os ramos e 0.56 ± 0.19 $\text{m}^2 \text{cm}^{-2}$ para a planta inteira e foram correlacionados (Figura 8). A regressão SMA mostrou uma relação positiva entre as variáveis ($\log(\text{LA:SA tree}) = 0.63 + 1.07 * \log(\text{LA:SA branch})$; $R^2 = 0.19$, $P < 0.01$).

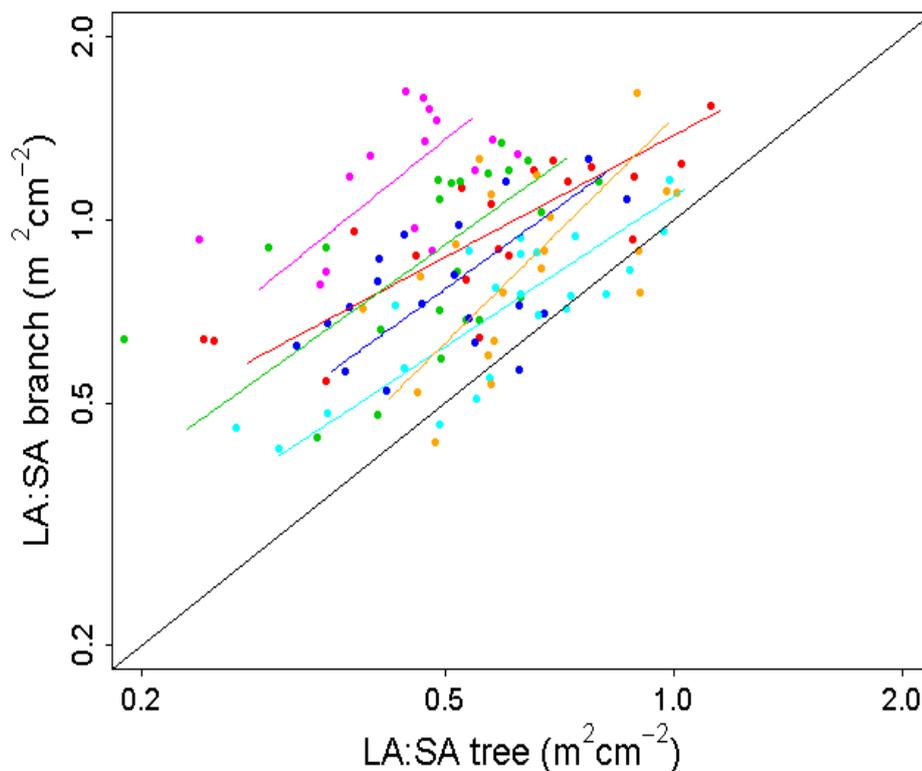


Figura 8. Regressão linear do maior eixo padronizado (SMA) entre a transformação logarítmica da área foliar pela área do xilema ativo da planta inteira (LA:SA tree) e a do ramo (LA:SA branch).

Os círculos vermelhos representam *Brosimum*, os verdes *Eperua*, os azuis *Eschweilera*, os azuis claros *Micropholis*, os roxos *Protium* e os laranjas *Scleronema*.

O padrão geral foi constante para as seis espécies estudadas, que apresentaram uma relação significativa e positiva da razão LA:SA da planta inteira e do ramo (Figura 8, Tabela 3). De forma geral, para todas as espécies o investimento em área foliar por unidade de área transversal do xilema foi aproximadamente 50% maior nos ramos (Tabela 2), mas a análise por espécie mostrou que os interceptos variam bastante entre espécies ($P < 0.05$ para o teste de igualdade de interceptos).

Tabela 3. Regressão linear maior eixo padronizado (SMA) entre a razão área foliar pela área do xilema ativo (LA:SA) do ramo e da planta inteira para cada uma das espécies estudadas.

Species	N	Elevation	Slope	R ²	P
<i>Brosimum rubescens</i>	19	0.62	1.50	0.63	<0.001
<i>Eperua glabriflora</i>	23	0.56	1.12	0.31	<0.001
<i>Eschweilera coriacea</i>	19	0.67	1.11	0.26	0.001
<i>Micropholis guyanensis</i>	22	0.90	1.21	0.64	<0.001
<i>Protium subserratum</i>	18	0.37	0.99	0.28	0.04
<i>Scleronema micranthum</i>	20	0.73	0.81	0.29	0.01

5.3. Relação da razão área foliar pela área do xilema ativo (LA:SA) com a altura total da árvore

A razão área foliar pela área do xilema ativo (LA:SA) e a altura total das árvores apresentaram uma relação negativa no nível da planta inteira, mas esta possui muita variabilidade ($\log(\text{LA:SA}) = 1.61 - 1.36 \log(\text{tree height})$; $R^2 = 0.09$, $P < 0.01$) (Figura 9 c). Não houve uma relação entre LA:SA dos ramos e a altura total. A análise por espécie mostrou que somente a LA:SA da planta inteira de *Eperua* tem uma dependência negativa com a altura total (regressão SMA: $\log(\text{LA:SA}) = 1.43 - 1.29 \log(\text{tree height})$; $R^2 = 0.30$, $P < 0.01$, Figura 9 d).

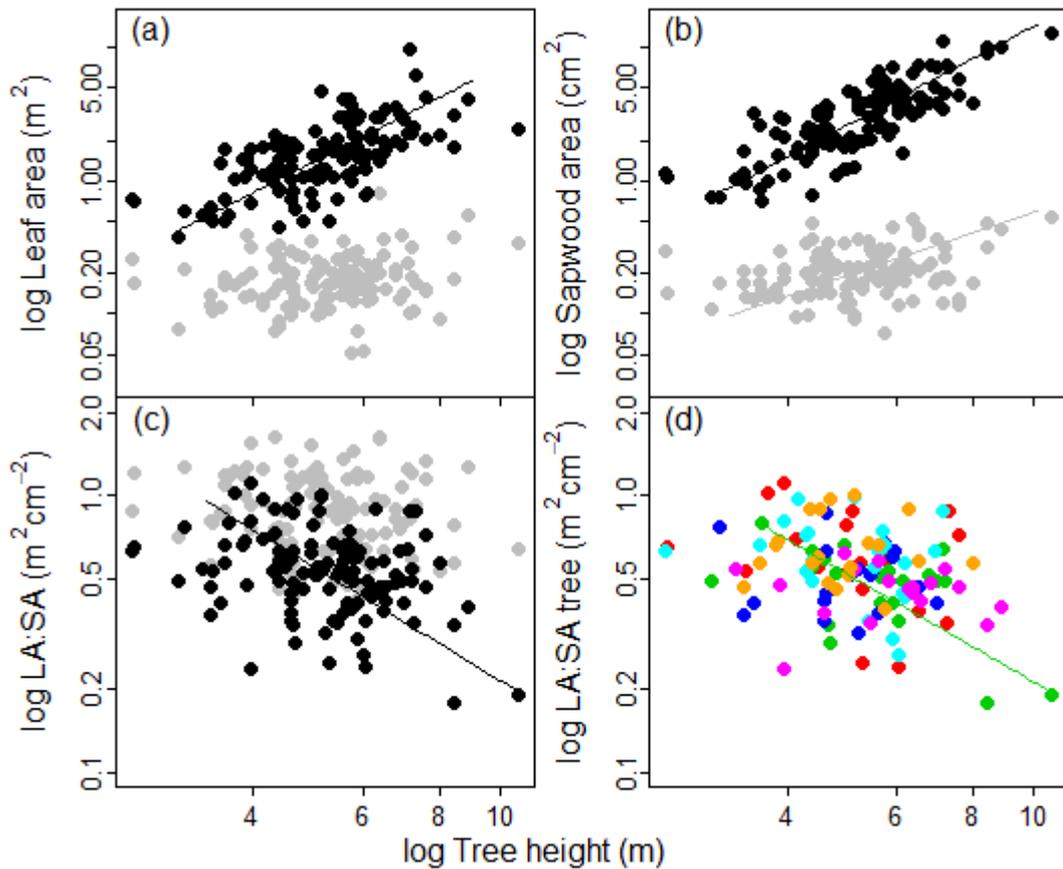


Figura 9. Regressão linear do maior eixo padronizado (SMA) entre (a) a área foliar; (b) a área do xilema ativo; (c) e (d) a razão área foliar pela área do xilema (LA:SA) e a altura total da árvore. Os círculos pretos são as observações da planta inteira e os cinzas as dos ramos. Os círculos vermelhos representam *Brosimum*, os verdes *Eperua*, os azuis *Eschweilera*, os azuis claros *Micropholis*, os roxos *Protium* e os laranjas *Scleronema*, somente da planta inteira.

5.4. Relação da razão área foliar pela área do xilema (LA:SA) com a disponibilidade de água

A regressão OLS entre a razão LA:SA e a distância vertical ao lençol freático (HAND) para o conjunto de dados foi positiva, porém fraca ($\log(\text{LA:SA}) = -1.05 + 0.024 \text{ HAND}$, $R^2 = 0.08$, $P < 0.01$, Figura 10). Indivíduos em áreas mais afastadas do lençol freático, com solos com maior conteúdo de argila e mais secos apresentam maior investimento em área foliar por unidade do xilema.

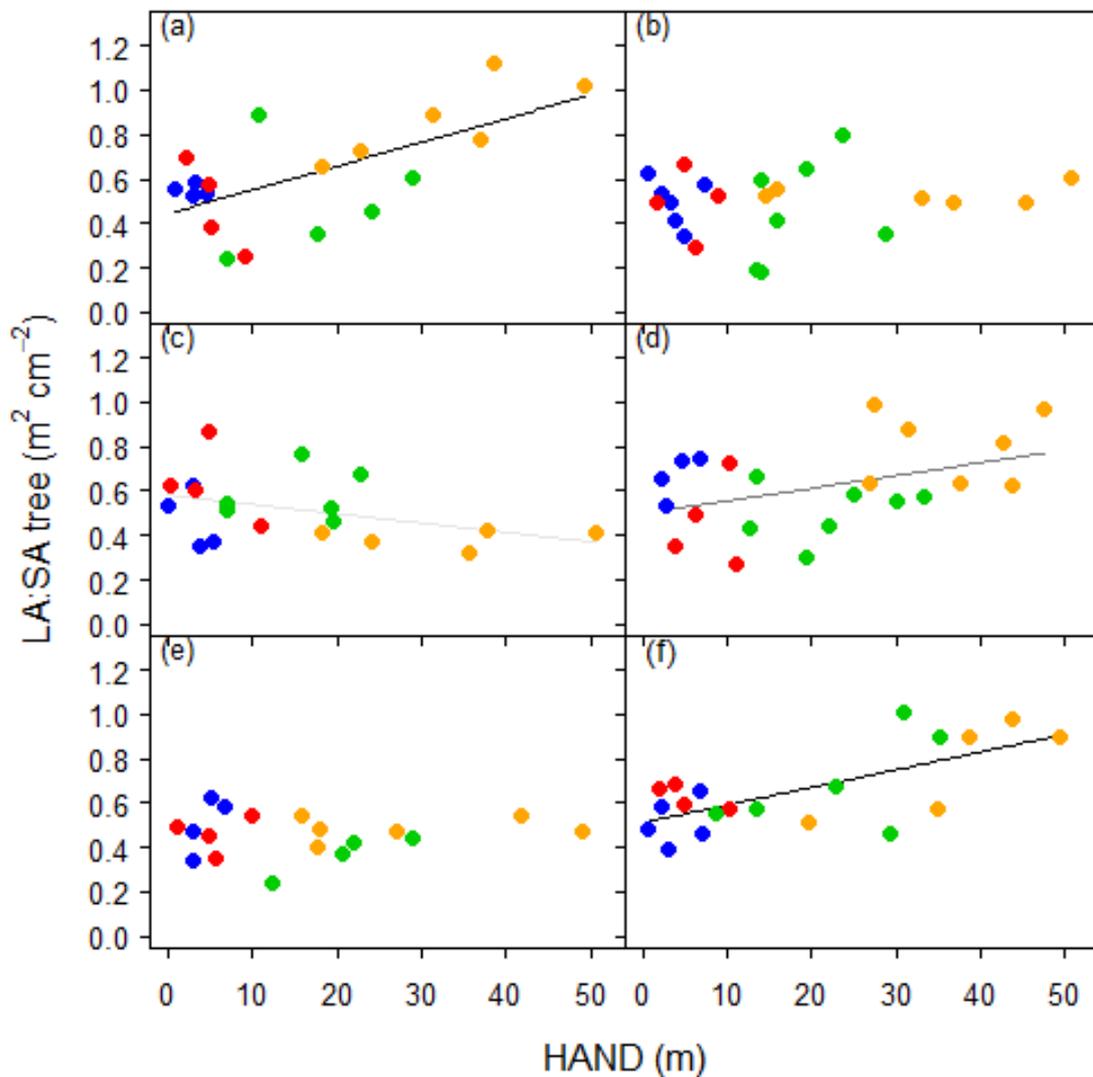


Figura 10. Regressão linear ordinária de mínimos quadrados (OLS) entre a razão área foliar pela área do xilema da planta inteira (LA:SA tree) e distancia vertical ao lençol freático (HAND) para cada uma das espécies em estudo.

(a) *Brosimum rubescens*, (b) *Eperua glabriflora*, (c) *Eschweilera coriacea*, (d) *Micropholis guyanensis*, (e) *Protium suberratum*, (f) *Scleronema micranthum*. Os círculos azuis representam os indivíduos do baixo, os vermelhos os da campinarana, os verdes da vertente e, os laranjas os do platô. As linhas representam a regressão SMA para o conjunto de dados.

A regressão OLS por espécie mostrou que quatro das seis espécies tem associação entre a LA:SA da planta inteira e o HAND (Figura 10). A relação foi positiva para *Brosimum* ($P < 0.05$), *Scleronema* ($P < 0.01$) e *Micropholis*, para esta última a relação foi apenas marginalmente significativa ($P < 0.1$). Em *Eschweilera* a relação foi negativa e marginal ($P < 0.1$) (Figura 10).

6. DISCUSSÃO

6.1. As variáveis área foliar (LA) e área do xilema ativo (SA) são relacionadas no nível da planta inteira e do ramo, segundo o modelo de tubo proposto por Shinozaki *et al.* (1964)?

A relação alométrica entre LA e SA proposta no modelo de tubo (Shinozaki *et al.*, 1964) foi observada em árvores juvenis de *Brosimum rubescens*, *Eperua glabriflora*, *Eschweilera coriacea*, *Micropholis guyanensis*, *Protium subserratum* e *Scleronema micranthum*, especialmente no nível da planta inteira (Figura 7, Apêndice 2). Estes resultados são consistentes com estudos realizados em outras espécies tropicais (Calvo-Alvarado *et al.*, 2008, Gotsh *et al.*, 2010; Togashi *et al.*, 2015) sugerindo um balanço fisiológico entre a capacidade de transportar água e a demanda transpirativa (Shinozaki *et al.*, 1964; Cruiziat *et al.*, 2002). Assim, nossos resultados sugerem que as relações documentadas para árvores de clima temperado valem também para árvores tropicais e que o mecanismo que gera a alometria entre xilema e área foliar deve ser universal.

No entanto, dentro da árvore a área foliar por unidade de área transversal de xilema ativo foi maior nos ramos do que na planta inteira (Figura 8). Contrário ao reportado por Togashi *et al.* (2015) para árvores de florestas tropicais. Estes autores acharam que a razão é aproximadamente 50% maior para as plantas inteiras do que para os ramos. Porém, este resultado pode ser devido a uma superestimativa na medição da área do xilema dos ramos, já que os ramos foram considerados constituídos inteiramente de xilema sem descontar a área da medula (Togashi *et al.*, 2015).

Estudos em gimnospermas mostraram que uma maior LA:SA nos ramos estava relacionada a um aumento na condutância hidráulica foliar (leaf-specific conductivity, LSC) desde o caule até os ramos e folhas, tanto para árvores pequenas como para coníferas adultas (Domec *et al.*, 2012). A resistência hidráulica nos ramos é maior do que no caule (Domec *et al.*, 2009; McCulloh *et al.*, 2010) e principalmente, os ramos terminais ou da parte superior da copa apresentam maior resistência hidráulica nas folhas (Domec *et al.*, 2012). Isto porque as folhas que estão bem localizadas para captar luz têm uma maior demanda de água e nutrientes e, o comprimento do percurso

da água é maior o que torna o transporte d'água mais difícil (Ryan e Yoder, 1997). Dessa forma, é possível que em árvores tropicais uma maior razão LA:SA seja um ajuste hidráulico importante para o fornecimento d'água desde a base do caule até o topo da copa, incrementando potencialmente a LSC devido a um maior investimento em área foliar por unidade de xilema. No entanto, é importante realizar estudos que avaliem como LA:SA e LSC variam com a posição dentro da árvore.

Também, a menor razão LA:SA da planta inteira quando comparada com o ramo poderia ser explicada simplesmente pela estrutura do xilema, especificamente com uma menor proporção de xilema ativo para xilema não ativo no caule. No entanto, quando fizemos a correlação entre a proporção do xilema ativo e não ativo com a razão LA:SA da planta inteira não foi vista nenhuma relação (dados não mostrados).

O padrão de mudança entre LA:SA da planta inteira e o ramo é consistente entre espécies?

A associação entre a razão LA:SA medida nos ramos e na planta inteira foi muito variável para o conjunto de dados (Figura 8). A diferença no intercepto mostrada na relação geral entre as medidas da planta inteira e do ramo para o conjunto de dados (Figura 7) também foi vista no nível da espécie (Tabela 3). Dentro das análises por espécie a correlação foi alta para *Brosimum rubescens* e *Micropholis guyanensis*, espécies caracterizadas por apresentar folhas simples pequenas quando comparadas a *Eschweilera* e *Scleronema* que apresentam folhas simples grandes e, a *Eperua* e *Protium*, que possuem folhas compostas (Tabela 3).

A dissimilaridade entre a razão LA:SA do ramo e da planta inteira entre espécies poderia estar relacionada, entre outros fatores a 1) diferenças na fenologia foliar ou 2) ajustes em outras características funcionais e hidráulicas. Primeiro, a razão LA:SA pode aumentar ou diminuir dependendo da longevidade das folhas e da história anterior de produção foliar, já que a área que conduz água (xilema ativo) tem um tempo de vida maior, sendo menos variável. A amostragem em nosso estudo foi feita durante a época seca na região (julho, agosto e setembro) e várias espécies apresentaram perda de folhas durante esse período (observação pessoal). Inclusive uma delas (*Hevea guianensis*) não foi considerada no estudo porque a maioria dos indivíduos estava sem folhas. Este fator poderia explicar porque a associação das duas razões para as espécies que possuem folhas pequenas (*Brosimum* e

Micropholis) foi menos variável, já que a possível perda de folhas não afetou significativamente a área foliar total do ramo, enquanto que nas outras espécies a perda de uma única folha influenciaria em maior grau o valor da área foliar. Supomos que árvores com folhas pequenas são mais tolerantes à seca, portanto, não perdem suas folhas rapidamente, o que se reflete nos maiores valores de LA:SA nos ramos por parte das espécies com folhas menores (*brosimum*, *micropholis*) quando comparada à razão do ramo das espécies com folhas grandes.

Segundo, as diferenças entre espécies no intercepto da regressão LA:SA da planta inteira e LA:SA do ramo, poderia ser explicada pelo ajuste de outras características funcionais da planta (por ex. área foliar específica, tamanho da folha, densidade da madeira). Nosso estudo, os interceptos da regressão entre LA:SA da planta inteira e do ramo das diferentes espécies foram relacionados negativamente com características do ramo, a densidade da madeira e o índice de dominância apical (ADI) que mede o grau de ramificação (Apêndice 3).

Supomos que plantas com maior ramificação (*Micrpholis* e *Brosimum*) e maior densidade da madeira tanto no caule como nos ramos, possuem maior limitação no transporte de água. Assim, o maior investimento em área foliar por unidade de xilema nos ramos poderia ser visto como um mecanismo para manter a condutância hidráulica foliar e para manter o fluxo de água até os ramos. Outras características hidráulicas poderiam também estar envolvidas nas diferenças entre a razão LA:SA da planta inteira e do ramo através de das espécies, para entendermos melhor os mecanismos que causam essas diferenças é preciso estudar o acoplamento entre a variação estrutural de alocação de recursos e características hidráulicas.

O modelo de tubo foi adequado para explicar a relação alométrica entre a área foliar e a área transversal do xilema em diferentes escalas de medição (planta inteira e ramo). Porém, existem outros efeitos e/ou ajustes em características da planta que não inclusas no modelo do tubo Tyree e Ewers (1991). Primeiro, o modelo não leva em consideração que a seção transversal do caule por unidade de área foliar e o diâmetro dos vasos podem variar amplamente ao longo do caule. Segundo, o modelo não inclui a variabilidade dos comprimentos de transporte às diferentes folhas da árvore. Portanto, segundo os nossos resultados o escalonamento simples e generalizado com as medições de LA e SA realizadas nos ramos para a planta inteira, não é possível.

6.2. A razão área foliar pela área do xilema ativo (LA:SA) muda com a altura da árvore?

A razão LA:SA do ramo não teve uma resposta com relação à altura da árvore (Figura 9), ainda que o ramo foi coletado na parte mais alta da copa. Esperava-se uma relação positiva entre a razão LA:SA do ramo e a altura da árvore, porque a água tem que percorrer um caminho maior desde o solo até praticamente o topo da copa, incrementando assim as restrições hidráulicas. Um incremento na área foliar no ramo na medida que as árvores são mais altas ajudaria a diminuir a limitação hidráulica, devido a que uma maior quantidade de folhas aumentaria a condutância hidráulica foliar. Como também aumentaria a área para captação de luz por ser o ramo mais exposto. No entanto, nossos resultados mostram que indivíduos no sub-bosque a razão LA:SA do ramo não tem ligação direta com a altura da árvore. Outros mecanismos de ajuste no nível do ramo estariam ajudando a manter o suplemento de água em ramos no topo da copa, por exemplo, a presença de vasos de maior de tamanho.

No nível da planta inteira, observamos uma relação negativa entre a alocação em área foliar por unidade de xilema ativo da planta inteira e a altura total da árvore (Figura 9), apesar da pequena variação de altura amostrada em nosso estudo. Este resultado contradiz o esperado e que tem sido reportado para árvores de florestas tropicais (Calvo-Alvarado *et al.*, 2008; Togashi *et al.*, 2015), um incremento na área foliar por unidade do xilema ativo conforme as árvores crescem em altura. O incremento da razão LA:SA com a altura foi observado em quatro espécies (das cinco estudadas) em um ambiente úmido (Calvo-Alvarado *et al.*, 2008) e em indivíduos distribuídos em um gradiente desde ambientes secos a úmidos (Togashi *et al.*, 2015). Maior investimento em área foliar em ecossistemas com limitação de luz e nutrientes, e sem restrições hídricas, o incremento da LA:SA aumenta a área foliar fotossintética (Phillips *et al.*, 2003; Calvo-Alvarado *et al.*, 2008; Togashi *et al.*, 2015) e otimiza a ciclagem de nutrientes e permite as árvores alcançar alturas máximas maiores (McDowell *et al.*, 2002).

Além disso, há um incremento no tamanho dos vasos na medida que as árvores crescem em altura (Olson *et al.*, 2014), e o tamanho do vaso está diretamente relacionado com a condução no vaso a qual aumenta à quarta potência do rádio do mesmo (Cruziat *et al.*, 2002). O aumento do tamanho do vaso estaria sendo um ajuste

para compensar as caídas da condutividade devidas ao aumento do percurso hidráulico, assim os indivíduos não precisariam modificar sua área foliar para minimizar a resistência hidráulica devida a maiores comprimentos.

No entanto, tem sido reportado também a diminuição da área foliar relativa ao xilema ativo conforme as árvores são mais altas, em florestas temperadas tanto para angiospermas (Shafer *et al.*, 2000; Sellin e Kupper, 2006) e para coníferas (Magnani *et al.*, 2002; McDowell *et al.*, 2002; Delzon *et al.*, 2004). Em árvores adultas, a compensação estrutural de redução da área foliar por unidade de xilema sugere que as árvores possuem um mecanismo homeostático para minimizar as limitações hidráulicas devidas à maior resistência da movimentação da água pelo incremento no percurso da água (Magnani *et al.*, 2002). Em árvores jovens crescendo sob condições de limitação em luz, a diminuição de LA:SA pode ser explicada pelo maior investimento em área foliar por peso seco da folha (SLA) associado a uma otimização da taxa fotossintética ao nível da planta. Como também, a compensação de baixos valores de condutividade específica hidráulica (k_s) (Renninger *et al.*, 2007) pela baixa quantidade de madeira madura em indivíduos jovens.

6.3. A razão área foliar pela área do xilema ativo (LA:SA) muda com o incremento da distância ao lençol freático?

O padrão geral de mudança da razão LA:SA da planta inteira com o incremento da distância ao lençol freático foi positivo (Apêndice 4). Porém, a tendência não foi a mesma para todas as espécies. *Brosimum rubescens*, *Micropholis guyanensis*, *Scleronema micranthum* apresentaram maior investimento em área foliar por unidade de xilema ativo nas áreas de platô, *Eschweilera coriacea* mostrou uma tendência a diminuir sua área foliar com relação ao xilema conforme incrementa a distância ao lençol freático e, *Eperua grabriflora* e *Protium subserratum* não tiveram um padrão de mudança ao longo do gradiente (¡Error! No se encuentra el origen de la referencia., Apêndice 4).

O incremento em LA:SA desde os baixios até os platôs é oposto ao esperado se a razão LA:SA é regulada para manter o intercâmbio gasoso nas folhas em condições de estresse hídrico (Becker *et al.*, 2000). Ainda que não fizemos nenhuma medida de umidade no solo, na época seca a depleção do lençol freático nas áreas mais altas poderia afetar o acesso à água por parte das plantas, entanto que nas áreas

mais baixas o lençol freático encontra-se a menos de um metro de profundidade (Hodnett *et al.*, 1997). No caso do *Eschweilera*, a diminuição da área foliar nas áreas mais altas estaria associada a um processo de aclimatação por causa do déficit hídrico.

No entanto, na Reserva Ducke os solos mais argilosos encontram-se nas partes altas do relevo, e o teor de argila pode afetar a disponibilidade de água para plantas (Hodnett *et al.*, 1997). Os solos argilosos apresentam uma capacidade média de retenção de água de 17.5 cm m^{-1} ; esse valor diminui nos solos com textura arenosa, até 7.5 cm m^{-1} (Ali, 2010). Isso é visto em gradientes topográficos na Amazônia, onde o conteúdo de umidade do solo diminui gradativamente desde solos com textura argilosa até arenosa (Luizão *et al.*, 2004). Em algumas circunstâncias dita característica dos solos argilosos poderia compensar os efeitos das maiores distâncias verticais ao lençol freático. Assim, as árvores estabelecidas nas áreas nas áreas mais altas não apresentariam limitação hidráulica e, portanto, não precisam reduzir a área foliar relativa a área de xilema ativo.

Nesse sentido, para indivíduos de *Brosimum*, *Micropholis* e *Scleronema* estabelecidos no sub-bosque, o maior investimento em folhas no platô poderia indicar que para esse grupo de espécies a luz é um fator mais limitante que a água neste ambiente e isso é que está gerando a mudança de alocação. Devido a que em árvores jovens com limitação em luz, uma maior alocação em área foliar sobre o incremento em área de xilema ativo poderia ser uma vantagem para permitir capturar maior quantidade de radiação solar e responder rapidamente às lacunas de luz no dossel, em um ambiente onde a competição por luz é intensa (Calvo-Alvarado *et al.*, 2008).

Além disso, Hodnett *et al.* (1997) descreve que as mudanças no armazenamento de água no baixio (com solos arenosos) são dominadas pelo lençol freático, mais a contribuição lateral das descargas de água subterrânea do platô e a vertente. Assim, as áreas baixas permanecem encharcadas mesmo na época seca, o que gera condições anaeróbicas. Nessa situação as raízes poderiam perder a capacidade de transportar água para o interior da planta, o que causaria déficit hídrico na copa. Isto sugere que para limitar a magnitude de déficit de água na copa, nas áreas de baixio e campinarana, a redução de área foliar em relação à área de xilema poderia melhorar a eficiência do transporte de água da árvore, porque cada folha restante seria abastecida por uma fração maior de tubos conductores (Goldstein *et al.*, 1998). Estudos da influência da disponibilidade de água no comportamento da razão

LA:SA mostram que plantas estabelecidas em locais com alta disponibilidade de água no solo (Mencuccine, 2003) ou com baixa disponibilidade de água em solo poroso (Holste *et al.*, 2006) desenvolvem sistemas hidráulicos pouco eficientes.

No caso, das espécies *Eperua grabriflora* e *Protium subserratum*, que não apresentaram relação com a distância ao lençol freático, estas espécies poderiam desenvolver outros mecanismos de aclimação hidráulica para coordenar a oferta e demanda de água. Além da compensação estrutural possibilitada pela modificação da razão LA:SA, estas espécies poderiam estar ajustando outras características internas associados à estrutura, hidráulica e anatomia da árvore ou mecanismos internos, que poderiam ajudar a suportar restrições hidráulicas. Por exemplo, árvores que crescem em solos com menor disponibilidade de água no solo apresentam maior proporção de raiz para área foliar (Addington *et al.*, 2006). Um estudo realizado na Reserva Ducke mostrou que as árvores no baixio possuem menor tolerância a cavitação que árvores estabelecidas no platô, mecanismo que proporciona às árvores a capacidade de resistir a baixios potenciais hídricos (van Baalen, 2016).

Em geral, as diferenças nas estratégias das espécies e a alta variabilidade em características chaves ligadas ao uso de água, mostra a capacidade que as espécies têm para adaptar-se localmente, o qual é importante e pode ser a única opção das espécies para se ajustarem a novas exigências ambientais.

7. CONCLUSÕES

Concluimos que indivíduos juvenis de florestas tropicais apresentam uma relação isométrica entre LA e SA para as medidas da planta inteira e do ramo. Porém, detectamos alguns padrões de mudança da razão área foliar pela área do xilema ativo, que é maior para as medidas feitas nos ramos, com tendência a diminuir com incremento em altura da árvore e com a proximidade ao lençol freático.

A ligação entre a área foliar e a área transversal do xilema ativo favorece um fluxo contínuo e eficiente da água. A variabilidade na razão LA:SA apresentada em espécies que estão distribuídas sobre diferentes condições ambientais mostra o potencial que têm as características estruturais no desempenho das propriedades fisiológicas, que influenciam as taxas demográficas da população (McGill *et al.*, 2006; Choat *et al.*, 2012) o que ajudaria no entendimento mecanicista dos fatores que impulsionam a alocação de biomassa e o crescimento das árvores (McGill *et al.*, 2006; Clark *et al.*, 2011; van der Sande *et al.*, 2015). Assim, nossa pesquisa mostra dados observacionais que podem ser usados nos modelos de crescimento arbóreo para entender as implicações dessa relação estrutural sobre a alocação de recursos e crescimento arbóreo em florestas úmidas tropicais.

No entanto, para a aplicabilidade de modelos alométricos que incluem a área do xilema como estimador da área foliar e para um melhor entendimento do espectro da função hidráulica das plantas são necessários estudos orientados especificamente à mudança e coordenação da razão LA:SA com as características hidráulicas dentro do indivíduo, através de diferentes espécies, entre ambientes e sazonalmente.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Addington, R.N.; Donovan, L.A.; Mitchell, R.J.; Vose, J.M.; Pecot, S.D.; Jack, S.B.; Hacke, U.G.; Sperry, J.S.; Oren R. 2006. Adjustments in hydraulic architecture of *Pinus palustris* maintain similar stomatal conductance in xeric and mesic habitats. *Plant, Cell and Environment*, 29: 535–545
- Alvares, C.A.; Stape, J.L.; Sentelhas, P.C.; Goncalves, L.M.; Sparovek, G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22(6):711–728.
- Anderegg, W.R.L. 2015. Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and their relevance for climate change impacts on vegetation. *New Phytologist*, 205:1008–1014.
- Andrade, J.L.; Meinzer, F.C.; Goldstein, G.; Holbrook, N.M.; Cavelier, J.; Jackson, P.; Silvera, K. 1998. Regulation of waterflux through trunks, branches, and leaves in trees of a lowland tropical forest. *Oecologia*, 15:463–471.
- Asner, G.P.; Scurlock, J.M.O.; Hicke, J.A. 2003. Global synthesis of leaf area index observations: implications for ecological and remote sensing studies. *Global Ecology & Biogeography*, 12:191–205.
- Baccaro, F.B.; Drucker, D.P.; Vale, J.; Oliveira, M.L.; Magalhães, C.; Lepsch-Cunha, N.; Magnusson, W.E. 2008. A Reserva Ducke, p. 11-20. In: Oliveira, M.L.; Baccaro, F.B.; Braga-Neto, R.; Magnusson, W.E. (Eds.). *Reserva Ducke, a biodiversidade amazônica através de uma grade*. Manaus, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Áttema Design Editorial 166 p.
- Bond, B.J.; Meinzer, F.C.; Brooks, J.R. 2008. How Trees Influence the Hydrological Cycle in Forest Ecosystems. In: Hannah, M. e Sadler J.P. (Eds). *Hydroecology and Ecohydrology: Past, Present and Future*. John Wiley & Sons, p. 7–35.
- Calvo-Alvarado, J.C.; McDowell, N.G.; Waring, R.H. 2008. Allometric relationships predicting foliar biomass and leaf area:sapwood area ratio from tree height in five Costa Rican rain forest species. *Tree Physiology*, 28:1601–1608.
- Chauvel, A.; Lucas, Y.; Boulet, R. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experimentia*, 43:234–241.
- Choat, B.; Jansen, S.; Brodribb, T.J.; Cochard, H.; Delzon, S.; Bhaskar, R.; et al. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491:752–755.
- Costa, F.R.C.; Albertina, P.; Ocirio, S. 2009. Gradients within gradients: the mesoscale distribution patterns of palms in a central amazonian forest. *Journal of Vegetation Science*, 20:69–78.
- Cruziat, P.; Cochard, H.; Ameglio, T. 2002. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Annals of Forest Science*, 59(7):723–752.
- DeLucia, E.H.; Maherali, H.; Carey, E.V. 2000. Climate-driven in biomass allocation in pines. *Global Change Biology*, 6:587–593.

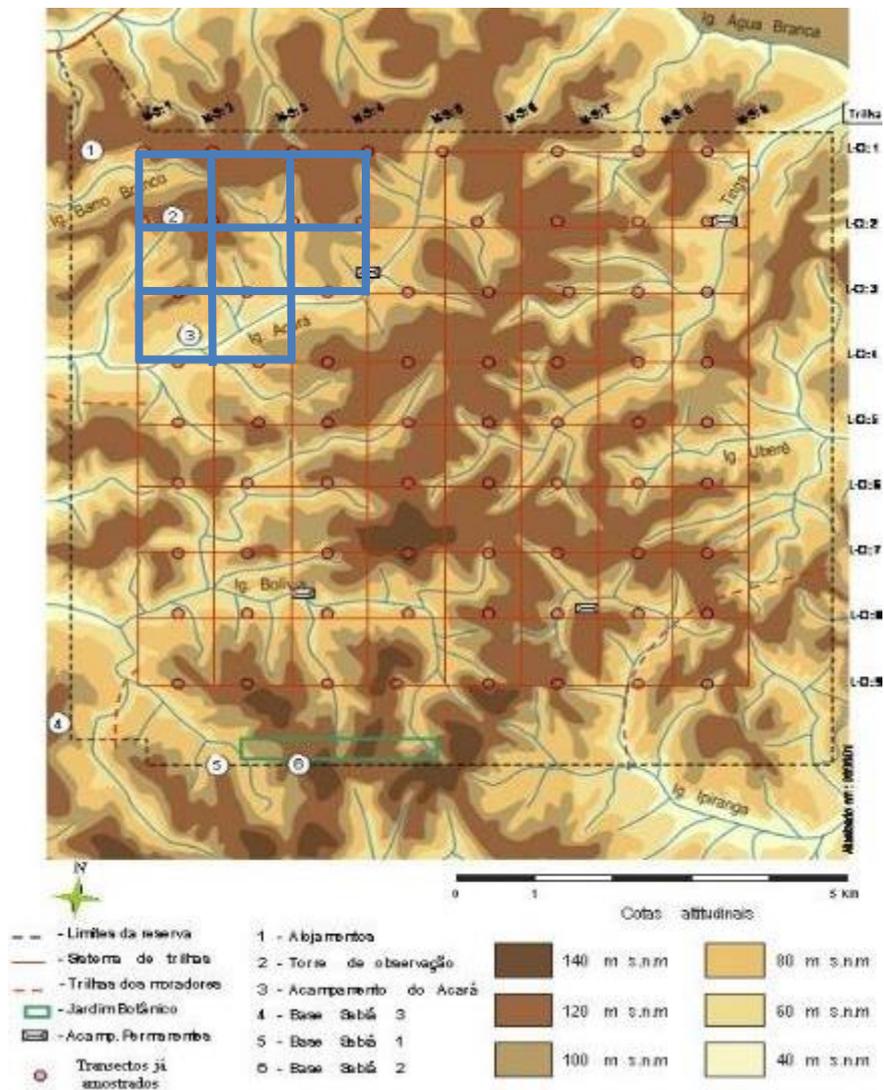
- Delzon, S.; Sartore, M.; Burlett, R.; Dewar, R.; Loustau, D. 2004. Hydraulic responses to height growth in maritime pine trees. *Plant, Cell and Environment*, 27(9):1077–1087.
- Domec, J.-C.; Lachenbruch, B.; Pruyn, M.L.; Spicer, R. 2012. Effects of age-related increases in sapwood area, leaf area, and xylem conductivity on height-related hydraulic costs in two contrasting coniferous species. *Annals of Forest Science*, 69:17–27.
- Garnier, E.; Cortez, J.; Billes, G.; Navas, M.-L.; Roumet, C.; Debussche, M.; et al. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85:2630–2637.
- Gartner, B.L. 2002. Sapwood and inner bark quantities in relation to leaf area and wood density in Douglas-fir. *IAWA Journal*, 23(3):267–285.
- Goldstein, G.; Andrade, J.L.; Meinzer, F.C.; Holbrook, N.M.; Cavelier, J.; Jackson, P.; Celis, A. 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell and Environment*, 21:397–406.
- Gotsch, S.G.; Geiger, E.L.; Franco, A.C.; Goldstein, G.; Meinzer, F.C.; Hoffmann, W.A. 2010. Allocation to leaf area and sapwood area affects water relations of co-occurring savanna and forest trees. *Oecologia*, 163:291–301.
- Grime, J.P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86: 902–910.
- Hodnett, M.G.; Vendrame, I.; Margues Filho, A.D.O.; Oyama, M.D.; Tomasella, J. 1997. Soil water storage and groundwater behaviour in a catenary sequence beneath forest in central Amazonia. I. Comparisons between plateau, slope and valley floor. *Hydrology and Earth System Sciences*, 1:265–277.
- Holste, E.K.; Jerke, M.J.; Matzner, S.L. 2006. Long-term acclimatization of hydraulic properties, xylem conduit size, wall strength and cavitation resistance in *Phaseolus vulgaris* in response to different environmental effects. *Plant, Cell and Environment*. 29:836–843
- Keeling, H.C.; Phillips, O.L. 2007. The global relationship between forest productivity and biomass. *Global Ecology and Biogeography*, 16:618–631.
- Luizão, R.C.C.; Luizão, F.J.; Paiva, R.Q.; Monteiro, T.F.; Sousa, L.S.; Kruijt, B. 2004. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a Central Amazonian forest. *Global Change Biology*, 10:592–600.
- Magnani, F.; Grace, J.; Borghettis, M. 2002. Adjustment of tree structure in response to the environment under hydraulic constraints. *Functional Ecology*, 16:385–393.
- McCulloh, K.; Sperry, J.S.; Lachenbruch, B.; Meinzer, F.C.; Reich, P.B.; Voelker, S. 2010. Moving water well: comparing hydraulic efficiency in twigs and trunks of coniferous, ring-porous, and diffuse-porous saplings from temperate and tropical forest. *New Phytologist*, 186:439–450.
- McDowell, N.; Barnard, H.; Bond, B.J.; Hinckley, T.; Hubbard, R.M.; Ishii, H.; et al. 2002. The relationship between tree height and leaf area: sapwood area ratio. *Oecologia*, 132:12–20.

- McGill, B.J.; Enquist, B.J.; Weiher, E.; Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21:178–185.
- Meinzer, F.C.; Woodruff, D.R.; Domec, J.-C.; Goldstein, G.; Campanello, P.I.; Gatti, M.G.; Villalobos-Vega, R. 2008. Coordination of leaf and stem water transport properties in tropical forest trees. *Oecologia*, 156:31–41.
- Mencuccini, M.; Grace, J. 1995. Climate influences the leaf area/sapwood area ratio in Scots pine. *Tree Physiology*, 15(1):1–10.
- Mencuccini, M. 2003. The ecological significance of long-distance water transport: short-term regulation, long-term acclimation and the hydraulic costs of stature across plant life forms. *Plant, Cell and Environment*, 26:163–182.
- Myburg, A.A.; Sederoff, R.R. 2001. Xylem Structure and Function. *Encyclopedia of life sciences*. Nature Publishing Group. www.els.net
- Mokany, K.; McMurtrie, R.E.; Atwell, B.J.; Keith, H. 2003. Interaction between sapwood and foliage area in alpine ash (*Eucalyptus delegatensis*) trees of different heights. *Tree Physiology*, 23:949–958.
- Olson, M.E.; Anfodillo, T.; Rosell, J.A.; Petit, G.; Crivellaro, A.; Isnard, S.; León-Gómez, L.; Alvarado-Cárdenas, L.O.; Castorena, M. 2014. Universal hydraulics of the flowering plants: vessel diameter scales with stem length across angiosperm lineages, habits and climates. *Ecology Letters*, 17(8):988–997.
- Phillips, N.; Bond, B.; McDowell, N.; Ryan, M.; Schauer, A. 2003. Leaf area compounds height-related hydraulic costs of water transport in Oregon white oak trees. *Functional Ecology*, 17:832–840.
- Poyatos, R.; Martínez-Vilalta, J.; Cermák, J.; Ceulemans, R.; Granier, A.; Irvine, J.; et al. 2007. Plasticity in hydraulic architecture of Scots pine across Eurasia.
- R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Renninger, H.J.; Meinzer, F.C.; Gartner, B.L. 2007. Hydraulic architecture and photosynthetic capacity as constraints on release from suppression in Douglas-fir and western hemlock. *Tree physiology*, 27(1):33–42.
- Ribeiro, J.E.L.S.; Hopkins, M.; Vicentini, A.; Sothers, C.; Costa, M.A.; Brito, J.M.; et al. 1999. Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. INPA-DFID, Manaus/AM, 800p.
- Rust, S. 1999. Comparison of three Methods for determining the conductive Xylem Area of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Forestry*, 72:103–108.
- Ryan, M.G.; Yoder, B.J. 1997. Hydraulic limits to tree height and tree growth. *Bioscience*, 47:235–242.
- Schiatti, J.; Emilio, T.; Rennó, C.D.; Drucker, D.P.; Costa, F.R.C.; Nogueira, A.; et al. 2014. Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in an Amazonian rainforest. *Plant Ecology & Diversity*, 7(1-2):241–253.
- Schneider, C.A.; Rasband, W.S.; Eliceiri, K.W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9:671–675.

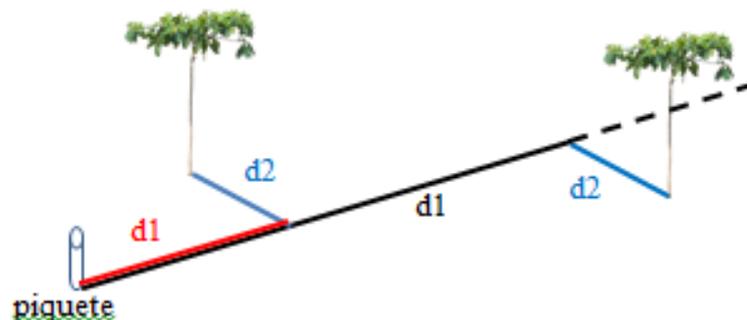
- Sellin, A.; Kupper, P. 2006. Spatial variation in sapwood area to leaf area ratio and specific leaf area within a crown of silver birch. *Trees - Structure and Function*, 20:311–319.
- Shinozaki, K.; Yoda, K.; Hozumi, K.; Kira, T. 1964a. A quantitative analysis of plant form – the pipe model theory. I. Basic analyses. *Japanese Journal of Ecology*, 14:97–105.
- Shinozaki, K.; Yoda, K.; Hozumi, K.; Kira, T. 1964b. A quantitative analysis of plant form-the pipe model theory. II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. *Japanese Journal of Ecology*, 14:133–139.
- Stancioiu, P.T.; O'Hara, K.L. 2005. Sapwood area - leaf area relationships for coast redwood. *Canadian Journal of Forest Research*, 35:1250–1255.
- ter Steege, H. et al., 2013. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science (New York, N.Y.)*, 342:1243092.
- Togashi, H.F.; Prentice, I.C.; Evans, B.J.; Forrester, D.I.; Drake, P.; Feikema, P.; Brooksbank, K.; Eamus, D.; Taylor, D. 2015. Morphological and moisture availability controls of the leaf area-to-sapwood area ratio: analysis of measurements on Australian trees. *Ecology and Evolution*, 5(6):1263–1270.
- Tyree, M.T.; Ewers, F.W. 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 119:345–360.
- van Baalen, E. 2016. Hydraulic traits and the distribution of species along a topographic gradient in water availability. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia / Wageningen UR. 55pp.
- van der Sande, M.T.; Zuidema, P.A.; Sterck, F. 2015. Explaining biomass growth of tropical canopy trees: the importance of sapwood. *Oecologia*, 177:1145–1155.
- Waring, R.H.; Schroeder, P.E.; Oren, R. 1982. Application of the pipe model theory to predict canopy leaf area. *Canadian Journal of Forest Research*, 12:556–560.
- Warton, D.I.; Wright, I.J.; Falster, D.S.; Westoby, M. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81(2):259–291.
- White, D.; Beadle, C.; Worledge, D.; Honeysett, J.; Cherry, M. 1998. The influence of drought on the relationship between leaf and conducting sapwood area in *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens*. *Trees*, 12:406–414.
- Yao, R.L.; Glencross, K.; Nichols, D. 2014. Difference in shade tolerance affects foliage–sapwood response to thinning. *Southern Forests*, 76(2):93–100.

APÊNDICE 1. Trilhas percorridas na Reserva Florestal Adolpho Ducke para seleção dos indivíduos e registro da localização das plantas.

(a) Demarcação dos 22 km de trilhas percorridos para a identificação e seleção dos indivíduos de cada espécie na Reserva Florestal Adolpho Ducke.



(b) Registro da localização dos indivíduos. Foi medida a distância sobre a trilha desde o piquete até o ponto perpendicular à árvore (d1) e direção (N: Norte, S: Sul, L: Leste, W: Oeste), seguido da distância desde a trilha até a árvore (d2) e o lado (D: direita, E: esquerda).



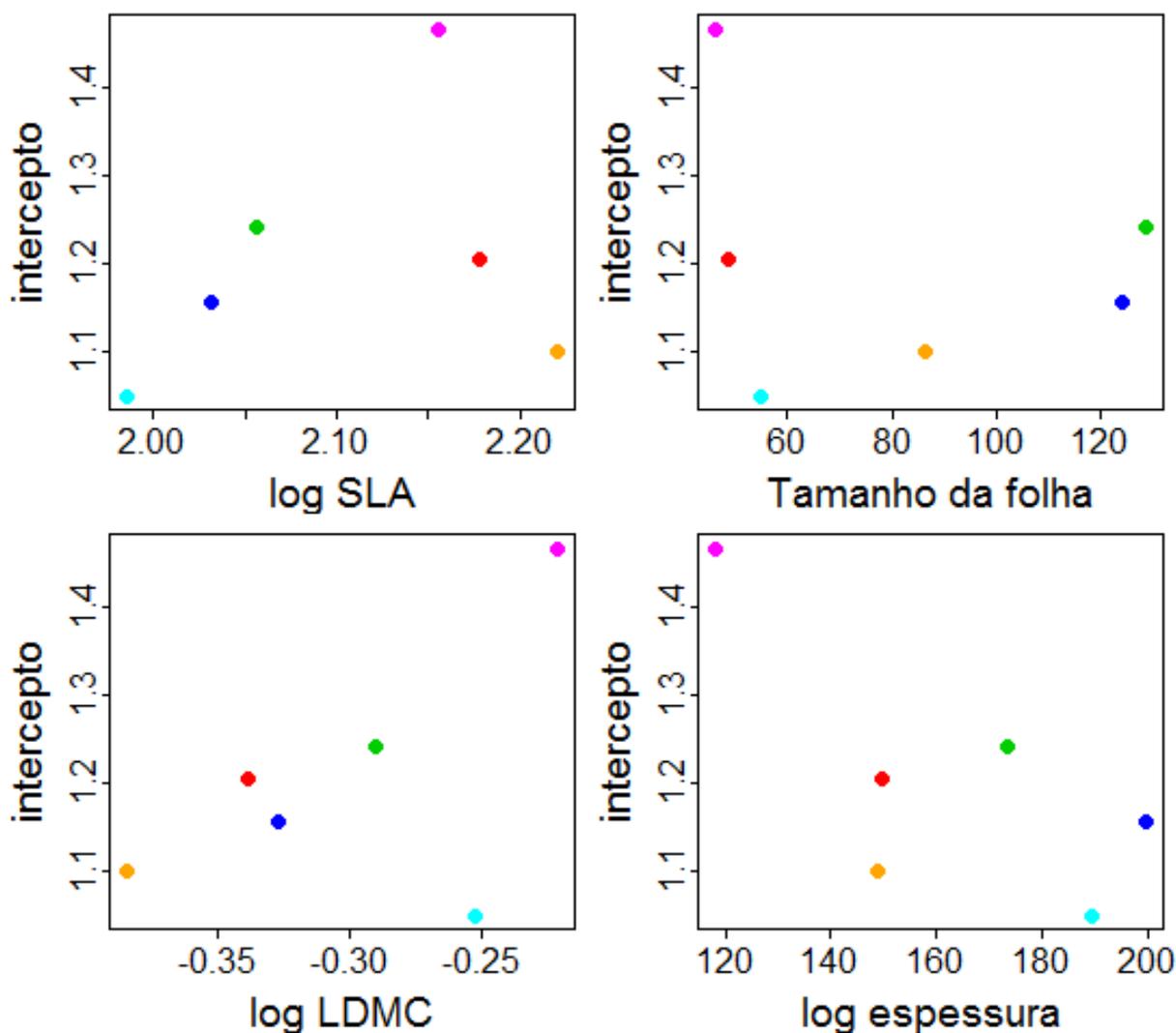
APÊNDICE 2. Regressão linear maior eixo padronizado (SMA) entre a área foliar (LA) e área do xilema (SA), do ramo e da planta inteira das espécies estudadas.

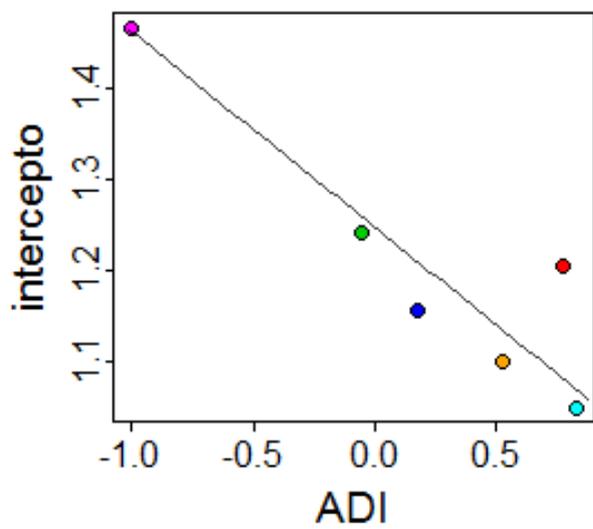
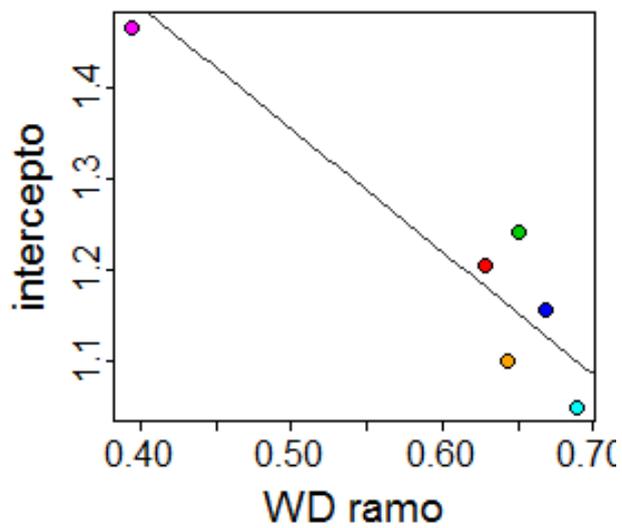
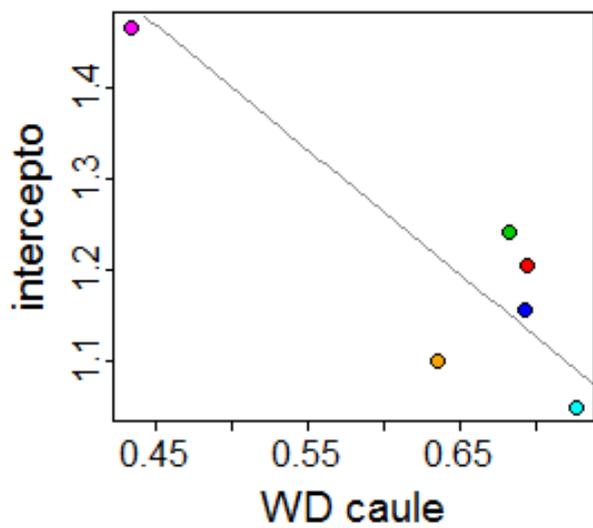
Species	Level	Elevation	Slope	R ²	P
<i>Brosimum rubescens</i>	Geral	0.69	0.84	0.92	<0.001
	Ramo	1.05	1.06	0.40	0.004
	Planta	0.57	1.00	0.64	<0.001
<i>Eperua glabriflora</i>	Geral	0.59	0.74	0.91	<0.001
	Ramo	0.69	0.82	0.36	0.002
	Planta	0.60	0.72	0.73	<0.001
<i>Eschweilera coriacea</i>	Geral	0.61	0.86	0.96	<0.001
	Ramo	0.71	0.95	0.33	0.01
	Planta	0.51	0.98	0.74	<0.001
<i>Micropholis guyanensis</i>	Geral	0.63	0.95	0.95	<0.001
	Ramo	0.85	1.12	0.51	<0.001
	Planta	0.59	0.99	0.70	<0.001
<i>Protium subserratum</i>	Geral	0.73	0.69	0.94	<0.001
	Ramo	1.14	0.95	0.83	<0.001
	Planta	0.48	0.96	0.92	<0.001
<i>Scleronema micranthum</i>	Geral	0.70	0.93	0.94	<0.001
	Ramo	0.92	1.05	0.49	<0.001
	Planta	0.53	1.21	0.84	<0.001

APÊNDICE 3. Relação entre o intercepto da regressão SMA entre a razão

LA:SA da planta inteira e do ramo com outras características funcionais

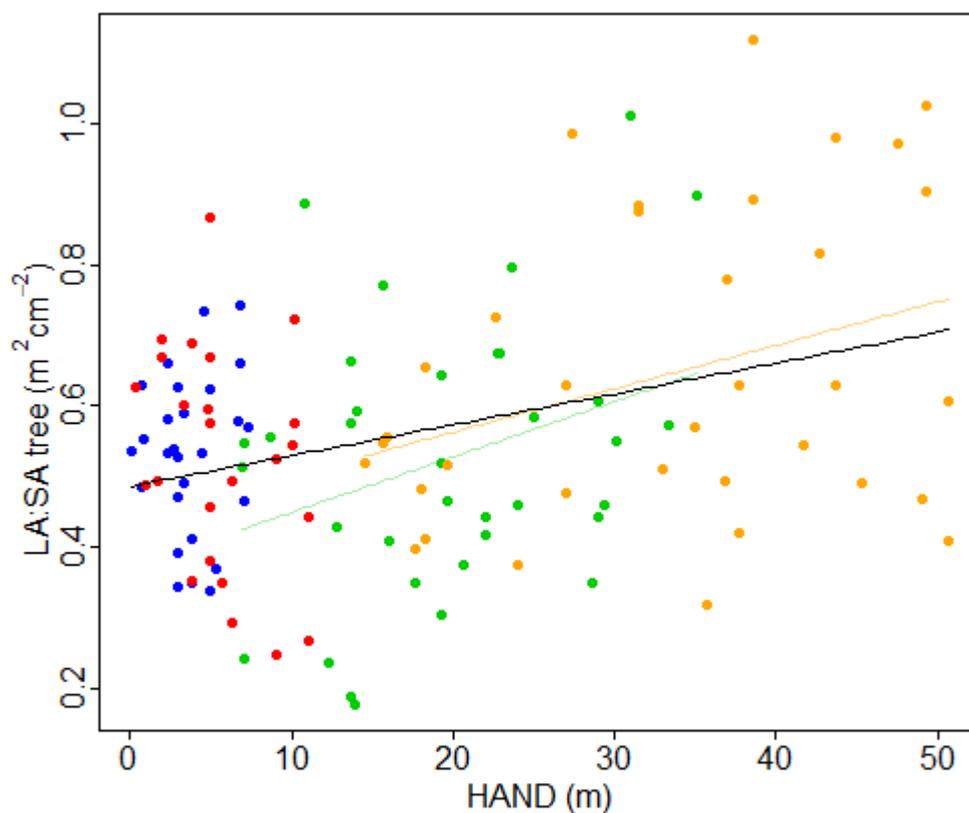
Regressão linear do maior eixo padronizado (SMA) entre o intercepto da regressão entre LA:SA da planta inteira e do ramo com (a) área foliar específica (SLA); (b) tamanho da folha; (c) conteúdo de matéria seca (LDMC); (d) espessura foliar; (e) densidade da madeira do caule; (f) densidade da madeira do ramo; e (g) índice de dominância apical (ADI). Os círculos vermelhos representam *Brosimum*, os verdes *Eperua*, os azuis *Eschweilera*, os azuis claros *Micropholis*, os roxos *Protium* e os laranjas *Scleronema*.





APÊNDICE 4. Relação entre a razão LA:SA e a distância vertical ao lençol freático (HAND) para o conjunto de dados.

Regressão linear ordinária de mínimos quadrados (OLS) entre a transformação logarítmica da razão área foliar pela área do xilema (LA:SA) e a distância vertical ao lençol freático (HAND). Os círculos azuis correspondem às observações do baixo, os vermelhos as da campinarana, os verdes as da vertente e as laranjas as do platô. A linha verde representa a regressão OLS para as observações dos indivíduos coletados na vertente.



APÊNDICE 5. Análise por espécie e por ambiente da razão LA:SA ao longo do gradiente hidro-edáfico.

(a) Regressão linear ordinária (OLS) entre a razão área foliar pela área do xilema ativo (LA:SA) da planta inteira e a distância vertical ao lençol freático (HAND) para as espécies estudadas.

Species	N	Elevation	Slope	R ²	P
<i>Brosimum rubescens</i>	19	-0.83	0.02	0.31	0.01
<i>Eperua glabriflora</i>	23	-0.82	0.00	0.01	0.61
<i>Eschweilera coriacea</i>	19	-0.57	-0.01	0.18	0.07
<i>Micropholis guyanensis</i>	22	-0.74	0.01	0.16	0.07
<i>Protium subserratum</i>	18	-0.83	0.00	0.01	0.73
<i>Scleronema micranthum</i>	20	-0.66	0.01	0.43	<0.01

(c) Médias, desvios (em parêntese) da razão área foliar pela área do xilema ativo (LA:SA), em m² cm⁻², das espécies de estudo em cada uno dos ambientes (baixio, campinarana, vertente e platô). Dentro de cada espécie letras diferentes significam diferenças significativas entre ambientes.

Species	Baixio	Campinarana	Vertente	Platô
All species	0.531 (0.113)	0.5255 (0.1578)	0.5253 (0.1976)	0.6458 (0.2180)
<i>Brosimum rubescens</i>	0.5508 (0.0281)	0.4744 (0.1983)	0.5086 (0.2515)	0.8641 (0.1794)
<i>Eperua glabriflora</i>	0.4963 (0.1063)	0.4952 (0.1544)	0.4509 (0.2345)	0.5289 (0.0450)
<i>Eschweilera coriacea</i>	0.4709 (0.1333)	0.6344 (0.1755)	0.5822 (0.1158)	0.3861 (0.0414)
<i>Micropholis guyanensis</i>	0.6684 (0.0939)	0.4583 (0.1997)	0.5065 (0.1214)	0.7911 (0.1614)
<i>Protium subserratum</i>	0.5041 (0.1249)	0.4592 (0.0818)	0.3683 (0.0918)	0.4863 (0.0555)
<i>Scleronema micranthum</i>	0.5164 (0.1049)	0.6316 (0.0552)	0.6955 (0.2140)	0.7723 (0.2121)