

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

**Padrões anatômicos, fenológicos, fotossintéticos
e de crescimento em espécies arbóreas do
cerrado *sensu stricto* e de mata de galeria**

Dissertação apresentada ao
Departamento de Botânica da
Universidade de Brasília como
requisito parcial à obtenção do título
de Mestre em Botânica.

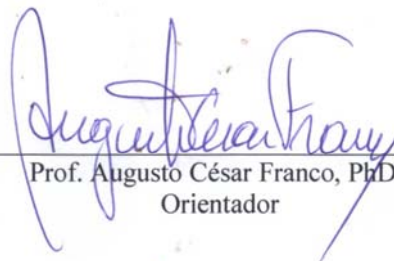
Davi Rodrigo Rossatto

Orientador: Prof. Augusto César Franco, PhD.

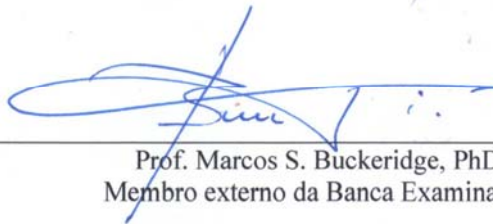
Brasília, 18 de Fevereiro de 2008

Trabalho realizado junto ao Departamento de Botânica do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, sob a orientação do Professor Augusto César Franco, com suporte financeiro da National Science Foundation como parte do projeto “Dynamics at Forest Savanna Boundaries”.

Aprovado por:



Prof. Augusto César Franco, PhD.
Orientador



Prof. Marcos S. Buckeridge, PhD.
Membro externo da Banca Examinadora



Prof. Mundayatan Haridasan, PhD.
Membro externo da Banca Examinadora



Prof. Dra. Lourdes Isabel Velho do Amaral
Membro suplente da Banca Examinadora

“A descobrir fatos novos e isolados, eu preferia ligar fatos já sabidos. A ciência só pode avançar reunindo todos os fenômenos e criações que a Terra tem para oferecer. Nesta grande seqüência de causa e efeito, nada pode ser considerado isolado.”
Alexander von Humboldt

“Nós vamos morrer e isso nos torna afortunados. Muitas pessoas não vão morrer, por que não vão nascer. As pessoas em potencial que poderiam estar aqui em meu lugar, mas que de fato nunca irão olhar a luz do sol são mais numerosas do que o número de grãos de areia no deserto da Arábia... e somos nós, eu e você, com toda nossa simplicidade que aqui estamos.”
Richard Dawkins

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente ao Prof. Augusto pela oportunidade em participar de um projeto internacional e também pela ótima orientação em todos os processos da dissertação.

Um especial agradecimento aos meus parentes pelo auxílio financeiro, para minha manutenção em Brasília, e principalmente pelo apoio e incentivo que recebi durante todos os períodos: minha madrinha Arlete e minha mãe Cida; muitíssimo obrigado.

As minhas queridas amigas Giselle e Zanderluce pela ótima amizade durante o período do mestrado. Vocês vão fazer muita falta.

A Professora Lourdes pelos ensinamentos e as conversas a respeito de política, artes, cinema, ciência, filosofia e muitas outras coisas.

Ao professor Mundayatan Haridasan por ter cedido gentilmente o laboratório para as análises químicas e também pelos ensinamentos.

Ao professor e amigo William Arthur Hoffmann pelos ensinamentos e pelo apoio durante todas as partes de execução do trabalho.

Aos mestres e amigos da minha graduação que nunca vou esquecer, e que mesmo longe deram sua contribuição e apoio a minha dissertação: Rosana Kolb, Pitágoras Bispo e Fernando Frei.

A todos os colegas da Pós-graduação (Gustavo, Mônica, Thaís, Angélica, Juliene e Aucilene) pela amizade e companheirismo durante as disciplinas.

Ao Lucas, meu grande colega, pelas conversas, palpites e opiniões.

Aos meus colegas da Pós-Graduação em Ecologia: Fred, Tamiel e Fabrício Carvalho.

Ao pessoal do laboratório de Fisiologia Vegetal pela amizade e ensinamentos: Elias e Marinho.

A Cristiane, minha nova amiga, colega de laboratório e de trabalho nesses cerrados do Brasil.

Ao pessoal do Laboratório de Ecologia: técnica Mara Rúbia pela ajuda nas análises dos nutrientes e ao Rocha pelo auxílio na identificação de algumas espécies em campo.

Aos meus colegas biólogos e grandes amigos que apesar de estarem longe sempre estiveram presentes: Marcela, Leandro, Giselli, Ligiana, Fernanda e Camila.

A CAPES pela bolsa concedida durante todo o período deste estudo.

Sumário

Agradecimentos.....	iv
Lista de Tabelas e Figuras	vii
Resumo	xi
Abstract	xii
I Introdução geral	1
II Objetivo geral	3
III Metodologia geral	3
Capítulo 1 - “Fenologia Vegetativa e Crescimento Radial em Espécies do Cerrado e da Mata de galeria”.....	9
1 Introdução	10
2 Materiais e Métodos	13
3 Resultados e Discussão	16
4 Conclusões	32
5 Bibliografia	33
Capítulo 2 - “Sazonalidade nos Padrões Fotossintéticos e Nutricionais em Pares Congenéricos de Cerrado <i>sensu stricto</i> e de Mata de Galeria”.....	40
1 Introdução	41
2 Materiais e Métodos	44
3 Resultados e Discussão	47
4 Conclusões	65
5 Bibliografia	66

Capítulo 3 - “Características Estomáticas de Pares Congenéricos de Cerrado e Mata de Galeria Crescendo Numa Região de Cerrado do Brasil Central”	73
1 Introdução	74
2 Materiais e métodos	75
3 Resultados e discussão	77
4 Conclusões	86
5 Bibliografia	86

Lista de Tabelas e Figuras

Introdução Geral

Tabela

Tabela 1 - Espécies selecionadas na Reserva Ecológica do IBGE 5

Figura

Tabela 1 - Localização da área de estudo na reserva ecológica do IBGE, DF.....4

Capítulo 1

Tabelas

Tabela 1 - Valores acumulados de crescimento de ramos e produção de novas folhas por ramo nos grupos funcionais estudados. Média (\pm erro padrão). N = 5 para os gêneros 22

Tabela 2 - Mortalidade de ramos por gêneros estudados nos diferentes grupos funcionais no período de agosto de 2006 a setembro de 2007 24

Figuras

Figura 1 - Dados de pluviosidade na Reserva Ecológica do IBGE (RECOR) no município de Brasília-DF para os anos de 2006 e 2007. Normal climatológica foi obtida das médias mensais de pluviosidade entre os anos de 1960 e 200016

Figura 2 - Padrões fenológicos vegetativos para os grupos funcionais estudados. Setas indica ângulo médio (época onde há um pico do fenômeno) 18

Figura 3 - Padrões fenológicos para os dois grupos funcionais estudados. A – crescimento médio acumulado em ramos; B – produção média de novas folhas por ramos. Barras indicam erro padrão (n = 10)20

Figura 4 - Mortalidade de ramos para o conjunto de espécies do cerrado e da mata de galeria. Barras indicam erro padrão (n=10) 23

Figura 5 - Diâmetros iniciais dos gêneros estudados. O símbolo * indica diferenças entre as espécies de um mesmo gênero 26

Figura 6 – Crescimento acumulado em circunferência para os gêneros de mata (A) e de cerrado (B)	28
Figura 7 – Incremento mensal em circunferência e sua relação com a pluviosidade durante o período de estudo	30
Figura 8 – Relação entre assimilação em base de massa e crescimento acumulado em circunferência para os grupos estudados. São mostradas apenas as médias dos valores para os parâmetros analisados	31

Capítulo 2

Tabelas

Tabela 1 – Coeficientes de relação entre área foliar específica e assimilação em base de massa para os grupos funcionais estudados	55
Tabela 2 – Valores para as correlações entre teor de nitrogênio e fósforo foliar no grupo de mata de galeria e de cerrado	62

Figuras

Figura 1 – Pluviosidade na Reserva Ecológica do IBGE durante o período de estudo	47
Figura 2 – Potencial hídrico foliar para o conjunto de espécies do cerrado e mata de galeria para o período de estudo. Letras indicam diferenças estatísticas significativas entre os meses estudados (abc para potencial ao amanhecer e ABC para o potencial ao meio dia) de acordo com o teste de Tukey ($p < 0,05$). Barras representam erro padrão ($n=10$).....	48
Figura 3 – Sazonalidade na área foliar específica para os grupos estudados. Letras indicam diferenças estatísticas significativas entre os meses estudados para mata (letras minúsculas) e cerrado (letras maiúsculas) de acordo com o teste de Tukey ($p < 0,05$). Barras representam erro padrão ($n =10$)	50
Figura 4 – Espessura foliar para os grupos funcionais (A) e os gêneros estudados (B). * indicam diferenças significativas de acordo com o teste de Tukey ($p < 0,05$). Barras representam erro padrão ($n=10$)	51
Figura 5 – Relação entre área foliar específica (SLA) e espessura foliar dos grupos funcionais estudados	52

- Figura 6** – Padrões sazonais de trocas gasosas para os grupos funcionais de mata e de cerrado. A – Assimilação máxima em área; B – Assimilação em massa; C – condutância estomática; D – transpiração; E – Eficiência no uso da água; F – Eficiência intrínseca no uso de água. * indicam diferenças significativas de acordo com o teste de Tukey ($p < 0,05$). Barras representam erro padrão ($n = 10$). Barra escura indica período chuvoso .. 56
- Figura 7** – Sazonalidade nos padrões de $\delta^{13}\text{C}$ foliar para os grupos de cerrado e mata de galeria. * indica diferenças entre os grupos ($p < 0,05$). ABC indicam diferenças entre os períodos analisados ($p < 0,05$). Barras representam erro padrão ($n = 10$)..... 58
- Figura 8** – Sazonalidade nos teores nutricionais foliares para os grupos de cerrado e mata de galeria. A – nitrogênio; B – fósforo; C – Razão N/P. Letras maiúsculas representam sazonalidade. Barras representam erro padrão ($n = 10$)..... 60
- Figura 9** – Correlações entre teor de nitrogênio foliar (N) e teor foliar de fósforo (P) na estação chuvosa (A) e seca (B) 62
- Figura 10** – Sazonalidade nos teores nutricionais foliares para os grupos de cerrado e mata de galeria. A –potássio ; B – cálcio; C – magnésio. Letras maiúsculas representam sazonalidade. Barras representam erro padrão ($n = 10$)..... 64
- Figura 11** – Correlações entre área foliar específica (SLA) e teor de nitrogênio foliar na estação chuvosa (A) e seca (B) 65

Capítulo 3

Tabelas

- Tabela 1** – Espécies selecionadas e suas abreviações 76
- Tabela 2** – Relações entre densidade estomática e condutância estomática (gs) e transpiração (E) 79
- Tabela 3** – Valores de condutância estomática e transpiração obtidos para os pares congêneros estudados no mês de Novembro de 2006 83

Figuras

- Figura 1** – Densidade estomática para os pares congêneros estudados. O símbolo * indica diferença entre espécies de um mesmo gênero. Letras indicam diferenças entre os gêneros ($p < 0,05$) 78

Figura 2 – Correlação entre comprimento dos estômatos e densidade estomática na comunidade de cerrado e de mata	79
Figura 3 – Comprimento (A) e largura (B) dos estômatos dos pares congenéricos estudados. O símbolo * indica diferença entre espécies de um mesmo gênero. Letras indicam diferenças entre os gêneros ($p < 0,05$)	81
Figura 4 – Comprimento (A) e largura (B) dos poros estomáticos dos pares congenéricos estudados. O símbolo * indica diferença entre espécies de um mesmo gênero. Letras indicam diferenças entre os gêneros ($p < 0,05$)	82
Figura 5 – Índice de área estomática (SAI em inglês) para os gêneros estudados O símbolo * indica diferença entre espécies de um mesmo gênero. Letras indicam diferenças entre os gêneros ($p < 0,05$)	84
Figura 6 – Densidade de tricomas para alguns dos gêneros estudados. O símbolo * indica diferença entre espécies de um mesmo gênero	85

RESUMO

No presente estudo foram avaliadas diversas características funcionais em espécies de mata de galeria e de cerrado crescendo em regiões de cerrado e de transição entre cerrado e mata de galeria. O objetivo do estudo foi o de verificar se o grupo de espécies de mata e de cerrado se diferenciavam nos padrões fenológicos, de crescimento em diâmetro, fotossintéticos, nutricionais e anatômicos. O estudo foi realizado na Reserva Ecológica do IBGE, em Brasília –DF, utilizando-se dez espécies características de cerrado e dez espécies características da mata de galeria, do mesmo gênero, e que estivessem crescendo em regiões de transição entre cerrado e mata de galeria ou em regiões de cerrado. Os resultados indicam que o grupo de espécies de mata de galeria apresentou uma diferenciação na fenologia foliar, um maior crescimento radial, maior área foliar específica e maior fotossíntese em base de massa; enquanto o grupo de cerrado apresentou maiores valores de fotossíntese em base de área, condutância estomática e espessura foliar. Os valores de crescimento em ramos, produção de folhas, potencial hídrico foliar, teores de nutrientes foliares, densidade e tamanho de estômatos foram semelhantes entre os grupos. O estudo demonstrou que alguns parâmetros, como área foliar específica e crescimento em diâmetro, parecem ser característicos dos grupos. O maior crescimento em diâmetro, área foliar específica e assimilação em base de massa nas espécies da mata demonstram uma maior produtividade no grupo de mata de galeria, que poderia alterar ao longo do tempo algumas condições presentes em regiões de cerrado.

Palavras-chave: Cerrado, Mata de Galeria, Savana, Pares Congenéricos, Fenologia Foliar, Crescimento Radial, Fotossíntese, Anatomia

ABSTRACT

In the present study several functional traits in gallery forest and cerrado species growing in savannah areas and in transition areas between savannah and gallery forest were studied. The objective of this study was verify if the group of forest and savannah species presented differences in phenological patterns, diameter growth, photosynthesis, foliar nutrients content and anatomical characteristics. The study was accomplished in the Reserva Ecológica do IBGE, in Brasília - DF, using ten characteristic species of savannah and ten characteristic species of the gallery forest, of the same genera, growing in transition sites between savannah and gallery forest or in savannah sites. The results indicate that the forest species presented a differentiation in leaf phenology, greater radial growth, higher specific leaf area and higher photosynthesis in mass bases; while the savannah group presented higher values of photosynthesis in area base, stomatal conductance and leaf thickness. The shoot growth values, production of leaves, leaf water potential, leaf nutrients content, size and stomatal density were similar between the groups. The study demonstrated that some parameters, like specific leaf area and radial growth may be intrinsic characteristic of forest species; while leaf thickness and photosynthesis in area basis are greater in savanna species. The higher values in diameter growth, specific leaf area and assimilation in mass bases in the forest species demonstrate a larger productivity in the forest group, which could alter along the time some present conditions in savannah areas.

Key-Words: “Cerrado”, Gallery Forest, Savannah, Congeneric Pairs, Leaf Phenology, Radial Growth, Photosynthesis, Anatomy

I Introdução Geral

O bioma do cerrado abrange em torno de dois milhões de km² do território brasileiro, representando assim 22% do total do território nacional. Por apresentar esta grande abrangência, está submetido a diferenças de clima, relevo e solos e apresenta uma ampla gama de formações vegetais (Oliveira-Filho & Ratter 2002). Segundo o modelo de fisionomias proposto por Coutinho (1978), modificado por Ribeiro & Walter (1998), em muitos locais do bioma cerrado há transição gradual de formações campestres, caracterizadas principalmente por espécies herbáceas (Filgueiras 2002), passando por formações savânicas, onde são evidentes um estrato herbáceo-arbustivo bem desenvolvido e um estrato arbóreo esparso; chegando a formações florestais, onde o componente arbóreo é bem desenvolvido (Oliveira-Filho & Ratter 2002).

Dentre as formações florestais presentes no cerrado, as mais características são o cerradão, a floresta seca, as matas de galeria e a mata ciliar. Os cerradões são encontrados em solos bem drenados, geralmente mesotróficos ou distróficos. As matas de galeria são encontradas ao longo de córregos, regiões onde há disponibilidade hídrica ao longo de todo ano, sendo os solos muitas vezes mais ricos em nutrientes minerais. As florestas secas ocorrem principalmente em solos calcáreos, caracterizados por uma maior concentração de nutrientes (Ribeiro & Walter 1998).

Os cerrados brasileiros são marcados por uma extrema sazonalidade pluviométrica; sendo o verão (outubro a abril) quente e chuvoso e o inverno (maio-setembro) frio e seco. Segundo Franco (2002), o sucesso de uma espécie vegetal neste tipo de ambiente depende, principalmente, da sua capacidade de manter um balanço hídrico adequado durante o período da seca, minimizando assim os efeitos que os déficits hídricos possam causar no balanço de carbono. Além da alta sazonalidade, os cerrados brasileiros são caracterizados pela baixa disponibilidade nutricional no solo (Goodland & Pollard 1973) e pela presença freqüente de fogo (Coutinho 1978); sendo estes estresses marcantes na determinação das fisionomias e composição florística.

Em muitos locais, são encontradas regiões ecotonais entre as formações savânicas e florestais do cerrado. A transição entre estas duas classes de fisionomias geralmente é abrupta (Cole 1992), sendo caracterizada por diferenças na densidade arbórea e também na composição de espécies (Felfili & Silva Júnior 1993), sendo poucas pertencentes a ambos ambientes. No entanto, apesar das diferenças na composição de espécies entre estas duas fisionomias, é comum a ocorrência de pares

congenéricos, ou seja, a ocorrência de duas espécies do mesmo gênero, em que uma é típica da formação savânica enquanto a outra é encontrada predominantemente na formação florestal. Tais espécies, muitas vezes, são encontradas lado a lado nas regiões de interface entre as formações savânicas e florestais, mostrando assim que algumas espécies de mata têm a capacidade de se estabelecer e colonizar as formações savânicas circundantes.

A transição entre a savana e floresta representa o limite natural da distribuição das florestas tropicais, desta forma o estudo das diferenças fisiológicas entre as espécies ali presentes é de vital importância para o correto entendimento das características que governam estas regiões ecotonais, principalmente para se compreender o contexto de como as florestas irão responder a possíveis mudanças ambientais (Hoffmann 2000). Sua expansão em direção a regiões savânicas seria a resposta esperada durante períodos mais úmidos, como ocorreu diversas vezes durante o Pleistoceno, de acordo com registros palinológicos (Ledru 2002).

Para a compreensão desta zona de equilíbrio dinâmico que se estabelece nesta região ecotonal resultante do avanço e retração das florestas, é fundamental o estudo dos processos de estabelecimento das espécies florestais em regiões de savana, pois as espécies de cerrado são aparentemente pouco tolerantes ao sombreamento e à saturação de água típica do solo das florestas (Hoffmann *et al.* 2004). Além disto, através da comparação entre pares congenéricos de cerrado e de mata, pode-se esclarecer diferenças adaptativas que surgiram independentemente entre taxas não relacionados, examinando a dinâmica do ecossistema através de uma perspectiva evolutiva, controlando o componente filogenético (Hoffmann & Franco 2003).

Segundo Pillar & Sosinski Jr. (2003) um grupo funcional é caracterizado por um grupo de plantas, que independentemente da sua filogenia, são similares em algumas características, apresentando padrões similares de associação com certas variáveis. Devido às características diferenciadas entre as formações savânicas e florestais do cerrado, pode-se postular que as espécies de cerrado e de mata se comportariam como grupos funcionais distintos, devido às claras diferenças ambientais encontradas entre esses ambientes (Hoffmann *et al.* 2005). Desta maneira, a fisiologia das espécies de cerrado *sensu stricto* foi adaptada para responder a estresses hídricos, luminosos e nutricionais que caracterizam este tipo de fitofisionomia (Franco 2002), enquanto que espécies viventes em mata de galeria devem apresentar adaptações mais relacionadas à tolerância ao sombreamento, já que a luz é um fator limitante especialmente nas regiões

mais próximas a superfície do solo (Carswell *et al.* 2000). Assim, espera-se que as espécies das diferentes fisionomias apresentem estratégias distintas para aumentar as chances de sobrevivência em seu ambiente de ocorrência.

Ao se comparar as espécies de cerrado e de floresta do mesmo gênero, algumas diferenças nas características ecológicas e fisiológicas têm sido encontradas entre estes dois grupos funcionais, tais como nos padrões de estabelecimento de plântulas (Hoffman 2000); repartição de biomassa e padrões iniciais de crescimento (Hoffmann & Franco 2003); resistência ao fogo (Hoffmann *et al.* 2003), área específica foliar e concentração de nutrientes foliares (Hoffmann *et al.* 2005), mostrando que as espécies de cerrado e de floresta parecem, para alguns parâmetros, atuar no ecossistema como dois grupos funcionais distintos. No entanto, vários aspectos relacionados às adaptações desses dois grupos para manutenção do balanço hídrico e de carbono em resposta a sazonalidade climática, são mal compreendidos. É de extrema importância para a compreensão das adaptações destes dois grupos funcionais, o estudo dos padrões sazonais de potencial hídrico foliar, assimilação de carbono, padrões fenológicos vegetativos e de crescimento, e a estrutura anatômica da folha.

II Objetivo Geral

O objetivo geral deste trabalho é analisar diversos parâmetros relacionados com o balanço hídrico, balanço de carbono, padrões anatômicos e de crescimento para estabelecer se estes dois grupos funcionais (comunidades) se comportam de forma diferenciada em regiões de cerrado.

III Metodologia Geral

Área de estudo: A Reserva Ecológica do IBGE (Recor), distante cerca de 35 km do centro de Brasília-DF (Figura 1), localizada na intersecção das coordenadas geográficas 15°56'S e 47°52'W, abrange cerca de 1.300 hectares de cerrado *sensu lato*. Apresenta um clima sazonal com uma estação seca compreendida entre os meses de maio e setembro e uma estação chuvosa, entre outubro e abril. A média anual de precipitação é de 1.463mm. As médias de temperaturas máximas oscilam em torno de 27°C, enquanto as mínimas oscilam entre 15,4°C. O relevo da reserva é plano e ondulado, sendo os solos bem profundos, com boa drenagem, latossolos distróficos fortemente ácidos, com alto conteúdo de alumínio. A umidade relativa do ar está em torno de 80% durante a

estação chuvosa e cai para 55% durante a estação seca, quando a umidade relativa mínima diária atinge valores tão baixos como 15%. A cobertura vegetal da Reserva apresenta as diversas fisionomias encontradas tipicamente no bioma cerrado: campo limpo, campo sujo, cerrado *sensu stricto*, cerradão e mata de galeria (Oliveira & Ratter 2002), apresentando algumas áreas de transição entre formações savânicas e formações florestais. A reserva é uma das poucas unidades de conservação de cerrado em que se conhece a história do fogo ao longo de mais de 30 anos.

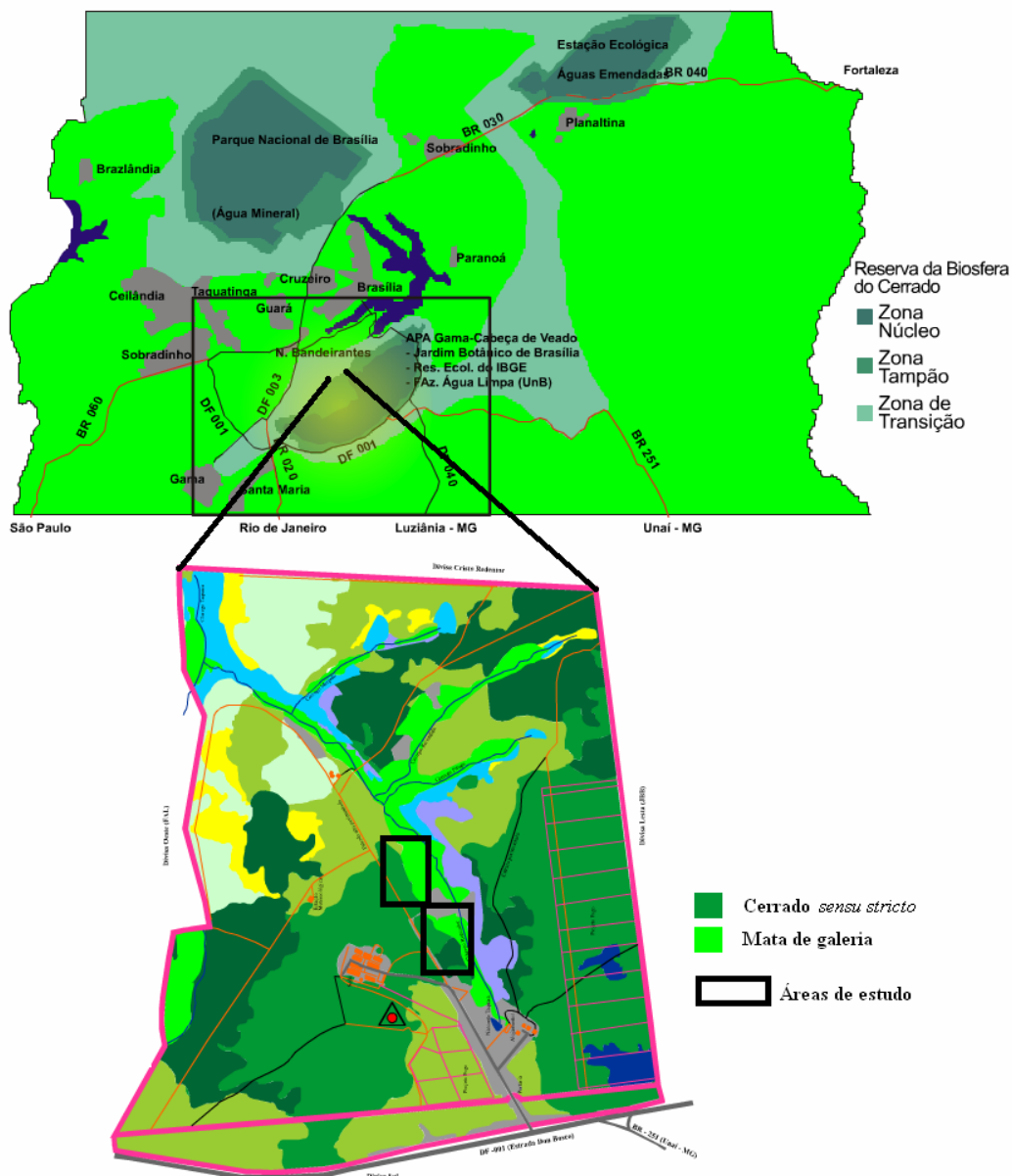


Figura 1: Localização da área de estudo na reserva ecológica do IBGE, DF. Fonte: www.recor.org.br

As áreas de estudo compreendem transições entre cerrado *sensu stricto* e mata de galeria, regiões onde é possível encontrar espécies de mata crescendo lado a lado com espécies de cerrado. Esse ambiente tende a apresentar uma densidade de espécies arbóreas muito maior do que a encontrada nos ambientes típicos de cerrado. O estrato herbáceo está presente, mas é menos predominante do que em áreas naturais de cerrado.

Espécies Seleccionadas

Para todos os experimentos deste estudo foram utilizados os mesmos dez pares congêneros de espécies de mata e de cerrado, encontrados em ambiente de cerrado e em regiões de transição entre cerrado e mata de galeria (Tabela 1). Cinco indivíduos de cada espécie foram marcados na área de estudo, totalizando cerca de 100 indivíduos. Nestes indivíduos foram realizadas todas as coletas de dados referentes aos capítulos 1 a 3. A caracterização dos grupos fenológicos foi realizada através da observação durante os trabalhos no campo utilizando a classificação utilizada por Franco *et al.* (2005). A abordagem do efeito dos diferentes grupos fenológicos não foi ponto crucial deste trabalho.

Tabela 1 – Espécies seleccionadas na Reserva Ecológica do IBGE

Espécies	Família	Grupo Fenológico
Cerrado*		
<i>Byrsonima crassa</i> Nied.	Malpighiaceae	Sempre verde
<i>Guapira noxia</i> Netto (Lundell)	Nyctaginaceae	Decídua
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne	Fabaceae	Brevi-decídua
<i>Miconia pohliana</i> Cogn.	Melastomataceae	Sempre verde
<i>Myrcia tomentosa</i> (Aubl.) DC.	Myrtaceae	Brevi-decídua
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	Myrsinaceae	Sempre verde
<i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart.	Styracaceae	Brevi-decídua
<i>Symplocos rhamnifolia</i> A.D.C.	Symplocaceae	Decídua
<i>Tabebuia ochracea</i> (Cham.) Standl.	Bignoniaceae	Decídua
<i>Vochysia thyrsoidea</i> Pohl.	Vochysiaceae	Sempre verde
Mata de Galeria		
<i>Byrsonima laxiflora</i> Griseb.	Malpighiaceae	Sempre verde
<i>Guapira areolata</i> (Heimerl) Lundell	Nyctaginaceae	Brevi-decídua
<i>Hymenaea martiana</i> Hayne	Fabaceae	Brevi-decídua
<i>Miconia cuspidata</i> Naudin	Melastomataceae	Sempre verde
<i>Myrcia rostrata</i> DC.	Myrtaceae	Sempre verde
<i>Myrsine ferruginea</i> (Ruiz & Pav.) Spreng.	Myrsinaceae	Sempre verde
<i>Styrax pohlii</i> A.D.C.	Styracaceae	Brevi-decídua
<i>Symplocos mosenii</i> Brand	Symplocaceae	Brevi-decídua
<i>Tabebuia impetiginosa</i> Standl.	Bignoniaceae	Decídua
<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	Vochysiaceae	Sempre verde

*Espécies características do cerrado *sensu stricto* (Mendonça *et al.* 1998; Durigan *et al.* 2004; Secretaria do Meio Ambiente e Recursos Hídricos 2005).

IV Bibliografia

CARSWELL, F.E.; MEIER, P.; WANDELLI, E.V.; BONATES, L.C.M.; KRUIJT, B.; BARBOSA, E.M.; NOBRE, A.D.; GRACE, J. & JARVIS, P.G. 2000. Photosynthetic capacity in a central Amazonian rain forest. **Tree Physiology** 20: 179-186.

COLE, M.M. 1992. Influence of physical factor on the nature and dynamics of forest-savanna boundaries. In: FURLEY, P.A.; PROCTOR, J. and RATTER, J. **Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries**. Chapman and Hall: London. Pp. 63-75.

COUTINHO, L.M. 1978. O conceito de cerrado. **Revista Brasileira de Botânica** 1: 17-23.

DURIGAN, G.; BAITELLO, J.B.; FRANCO, G.A.D.C. & SIQUEIRA, M.F. 2004. **Plantas do cerrado paulista: Imagens de uma paisagem ameaçada**. São Paulo: Páginas & Letras. 476 pg.

FELFILI, J.M. & SILVA JÚNIOR, M.C. 1993. A comparative study of cerrado (*sensu stricto*) vegetation in central Brazil. **Journal of Tropical Ecology** 9: 277-289.

FILGUEIRAS, T.S. 2002. Herbaceous Plant Communities. In: OLIVEIRA, P.S & MARQUIS, R.J. 2002. **The cerrados of Brazil**. Columbia University Press, New York. 121-140.

FRANCO, A.C. 2002. Ecophysiology of woody plants. In: OLIVEIRA, P.S & MARQUIS, R.J. 2002. **The cerrados of Brazil**. Columbia University Press, New York. 178-197.

FRANCO, A.C., BUSTAMANTE, M., CALDAS, L.S., GOLDSTEIN, G., MEINZER, F.C., KOZOVITS, A.R., RUNDEL, P., CORADIN, V.T.R. 2005. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. **Trees** 19: 326-335.

GOODLAND, R. & POLLARD, R. 1973. The Brazilian cerrado vegetation: a fertility gradient. **Journal of Ecology** **61**:219-224.

HOFFMANN, W.A. 2000. Post-establishment seedling success in the Brazilian cerrado: A comparison of savanna and forest species. **Biotropica** **32**:62-69.

HOFFMANN, W.A. & FRANCO, A.C. 2003. Comparative growth analysis of tropical Forest and savanna woody plants using phylogenetically-independent contrasts. **Journal of Ecology** **91**:475-484.

HOFFMANN, W.A., ORTHEN, B. & NASCIMENTO, P. K. V. 2003. Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. **Functional Ecology** **17**:720-726.

HOFFMANN, W.A.; ORTHEN, B. & FRANCO, A.C. 2004. Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. **Oecologia** **140**: 252-260.

HOFFMANN, W.A., FRANCO, A.C., MOREIRA, M. Z. & HARIDASAN, M. 2005. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. **Functional Ecology** **19**: 932-940.

LEDRU, M.P. 2002. Late quaternary history and evolution of the cerrados as revealed by palynological records. In: OLIVEIRA, P.S & MARQUIS, R.J. 2002. **The cerrados of Brazil**. Columbia University Press, New York. 33-50.

MENDONÇA, R.C.; FELFILI, J.M.; WALTER, B.M.T.; SILVA JÚNIOR, M.C. da; REZENDE, A.V.; FILGUEIRAS, T.S.; NOGUEIRA, P.E. 1998. Flora Vascular do Cerrado. In: Sano, S.M. & Almeida, S.P. 1998. **Cerrado ambiente e flora**. EMBRAPA-CPAC, Planaltina, GO. 289-556.

OLIVEIRA-FILHO, A.T. & RATTER, J.A. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado Biome. In: OLIVEIRA, P.S & MARQUIS, R.J. 2002. **The cerrados of Brazil**. Columbia University Press, New York. 121-140.

PILLAR, V.D. & SOSINSKI JR, E. 2003. An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. **Journal of Vegetation Science** **14**: 323-332.

RIBEIRO, J.F. & WALTER, B.M.T. 1998 Fitofisionomias do Bioma Cerrado. *In* **Cerrado: ambiente e flora** (S.M. Sano & S.P. Almeida, eds.). Embrapa/CPAC, Brasília, p. 89-166.

SECRETARIA DO MEIO AMBIENTE E RECURSOS HÍDRICOS DO DISTRITO FEDERAL. 2005. **APA da Cafuringa: a última fronteira natural DF.**

CAPÍTULO 1

**Fenologia Vegetativa e Crescimento
Radial em Espécies do Cerrado e da
Mata de galeria**

1 Introdução

Os estudos fenológicos buscam esclarecer a sazonalidade dos fenômenos biológicos (Lieth 1970). A fenologia contribui para o entendimento da regeneração e reprodução das plantas, da organização temporal dos recursos dentro das comunidades, das interações planta-animal e da evolução da história de vida dos animais que dependem de plantas para alimentação, como herbívoros, polinizadores e dispersores (Morellato & Leitão Filho 1990; 1996).

O bioma do cerrado abrange em torno de dois milhões de km² do território brasileiro, representando assim 22% do total do território nacional. Por apresentar esta grande abrangência, está submetido a diferenças de clima, relevo e solos e apresenta uma ampla gama de formações vegetais (Oliveira-Filho & Ratter 2002); sendo marcado por uma extrema sazonalidade pluviométrica; com verões (outubro a abril) quentes e chuvosos e invernos (maio-setembro) frios e secos. A alta sazonalidade do bioma influencia diretamente nos padrões reprodutivos e vegetativos das espécies nele presentes, desta forma as populações vegetais desenvolveram um conjunto amplo de adaptações a este ambiente (Mantovani & Martins 1988, Franco 2002).

Muitos estudos fenológicos têm sido realizados no cerrado, principalmente aqueles voltados para a compreensão dos padrões reprodutivos em comunidades vegetais de cerrado *sensu stricto* (Mantovani & Martins 1988, Batalha & Mantovani 2000, Batalha *et al.* 1997, Batalha & Martins 2004). Só recentemente, estudos mais aprofundados sobre padrões fenológicos vegetativos têm sido encontrados na literatura (Franco 1998, Franco *et al.* 2005, Damascos *et al.* 2005).

Os estudos de padrões de fenologia foliar têm mostrado uma grande diversidade fenológica para as espécies do cerrado. Espécies decíduas geralmente perdem as folhas e brotam no final da estação seca; as brevi-decíduas perdem folhas num período curto de tempo, também no final da estação seca; enquanto que as sempre-verdes apresentam uma variação em seu padrão: algumas perdem e produzem novas folhas simultaneamente, geralmente durante a estação chuvosa, enquanto outras apresentam épocas distintas de queda e produção de folhas (Franco *et al.* 2005, Lenza & Klink 2006).

A descrição de padrões fenológicos para matas de galeria é pouco freqüente na literatura, sendo encontrado poucos trabalhos e que estão relacionados principalmente com fenologia de comunidades (Gouveia & Felfili 1998, Funch *et al.* 2002). Nos

estudos de mata de galeria, Gouveia & Felfili (1998) mostraram que as plantas da comunidade de mata de galeria comportaram-se igualmente com as da comunidade do cerrado por mostrarem-se perenifólias em sua maioria, com queda gradual e emissão concomitante de folhas novas de forma mais acentuada durante o período da estação seca.

Os estudos fenológicos em espécies de cerrado e mata são essenciais principalmente para o conhecimento do comportamento sazonal das espécies, requerido para estimar os fluxos anuais de carbono em relação à sazonalidade ambiental, e também para entender o uso dos recursos hídricos nesse tipo de ecossistema extremamente sazonal (Eamus 1999).

O crescimento em diâmetro é um dos fenômenos biológicos que se repetem com uma periodicidade anual em muitas espécies florestais em diversos locais do mundo. Tal crescimento periódico deve-se principalmente a atividade do câmbio vascular, fortemente influenciado tanto por fatores ambientais, como fotoperíodo, pluviosidade, disponibilidade de nutrientes e espaço físico, quanto internos, desde o porte da planta até sua constituição genética (Lojan 1968).

O estudo do crescimento e suas relações com fatores que intervêm em seu processo tem sido objeto de numerosos estudos (Lojan 1965,1967,1968; da Silva *et al.* 2002; Worbes 1999; Prior *et al.* 2004; Lieberman & Lieberman 1987; Felfili 1995). Grande parte dos estudos em campo nos trópicos foram realizados em florestas tropicais (da Silva *et al.* 2002), sendo a maioria a respeito de espécies arbóreas das florestas tropicais amazônicas, apenas poucos têm se preocupado em estudar tais padrões em outros ecossistemas, como savanas (Prior *et al.* 2004), matas de galeria (Felfili 1995) e florestas estacionais (Maria 2002). Em termos anuais para o cerrado encontramos apenas um estudo (Hoffmann 2002), relacionado principalmente com o efeito do fogo.

Os estudos de incremento em diâmetro têm mostrado alguns padrões semelhantes, inclusive para diferentes ecossistemas: correlações positivas entre crescimento em diâmetro e precipitação, mostrando uma clara sazonalidade no crescimento, com épocas de intenso crescimento radial seguidos de épocas com praticamente nenhum crescimento; diminuição do crescimento em períodos de seca; épocas com acréscimo e decréscimo no diâmetro devido principalmente a diferenças no grau de hidratação do tecido caulinar; taxas de crescimento anual em torno de 1,0 cm em ecossistemas florestais tropicais (Silva *et al.* 2002).

Os estudos de incremento de biomassa em caules, resultando num aumento do diâmetro das espécies lenhosas, são importantes para a compreensão dos padrões de crescimento das espécies vegetais, trazendo informações sobre a dinâmica de populações (Chambers *et al.* 1998) e também para se compreender como estas agem como estoques de carbono, que podem influenciar no ciclo deste elemento químico e no processo de mudanças climáticas (Vieira *et al.* 2005). A avaliação contínua dos incrementos em caules de espécies arbóreas possibilita, a médio e longo prazos, uma determinação indireta do ritmo de crescimento, periodicidade da atividade cambial e influência dos fatores climáticos. A avaliação do crescimento em diâmetro também ajuda a prever situações de dinâmica do ecossistema, já que altos incrementos em diâmetro, ligado com a produção de copas frondosas pode modificar drasticamente ambientes mais abertos, como demonstrado por Hennenberg *et al.* (2005).

As espécies lenhosas do cerrado geralmente apresentam taxas reduzidas de crescimento da parte aérea, tendo um alto investimento em estruturas subterrâneas (Paulilo & Felipe 1998, Moreira & Klink 2000). Tal investimento representa um dreno importante dos produtos fotossintéticos que poderia ser investido em desenvolvimento da parte aérea (Franco 2004). Estudos de desenvolvimento de espécies de mata têm mostrado um maior investimento em biomassa aérea, principalmente caulinar, não somente quando estas estão em situações de sombreamento (Groninger 1996, Scalon *et al.* 2003), além de uma maior área foliar e área específica foliar em comparação com as espécies do cerrado ou savana (Hoffmann & Franco 2003, Hoffmann *et al.* 2005a). Nas espécies de cerrado que perdem todas as folhas durante um determinado período do ano (decíduas e brevi-decíduas), a maior taxa de crescimento radial acontece no começo da estação chuvosa durante o mês de novembro, com uma queda progressiva no crescimento a partir desse período (Saraceno 2006). Por outro lado, algumas espécies sempre-verdes como *Ouratea hexasperma* apresentam um comportamento distinto, com as maiores taxas de expansão radial ocorrendo entre janeiro e março, meses com maior registro de precipitação, sendo, portanto bem responsiva e sensível às variações de pluviosidade que ocorrem durante o período úmido (Saraceno 2006).

Dentro do contexto do estudo de diferenças entre pares congêneros (Hoffman 2000, Hoffmann & Franco 2003, Hoffmann *et al.* 2003, Hoffmann *et al.* 2005a) os padrões de crescimento radial não são conhecidos. O estudo destes padrões pode trazer importantes informações a respeito do comportamento vegetativo e de crescimento em espécies de mata, e como estes podem influenciar as dinâmicas na comunidade das

regiões de ecótono entre mata e cerrado e também em regiões de cerrado, já que foi demonstrado na literatura que em algumas regiões de savana do mundo, espécies de mata promovem modificações ambientais em regiões savânicas devido a seus padrões de crescimento (Hennenberg *et al.* 2005).

O presente estudo teve por objetivo comparar os padrões fenológicos vegetativos e de incremento em diâmetro de 10 pares congêneros de espécies do cerrado e da mata de galeria. Devido aos padrões fenológicos e de crescimento já descritos na literatura para outras formações florestais, espera-se que as espécies apresentem padrões fenológicos vegetativos semelhantes, com períodos definidos de crescimento vegetativo e radial, sendo este último sensível às variações sazonais de pluviosidade. Segundo Hoffmann *et al.* (2005b) as espécies de mata de galeria apresentam naturalmente maiores valores de índice de área foliar; espera-se então que estas espécies estejam produzindo um maior número de folhas durante as épocas de produção foliar.

A limitação de nutrientes nos solos dos cerrados parece ser um fator limitante até mesmo para as espécies do cerrado (Haridasan 2000), assim espera-se ainda que o crescimento radial seja menor para a comunidade de espécies de mata, já que estas estão crescendo num ambiente mais limitado em nutrientes.

2 Materiais e Métodos

2.1 Dados climáticos

Os dados climáticos (pluviosidade e temperatura média) foram obtidos da estação meteorológica instalada no IBGE, a aproximadamente 300 metros da área de estudo. Foram obtidos os dados de pluviosidade entre janeiro de 2006 e setembro de 2007.

2.2 Fenologia

Para o acompanhamento sazonal da fenologia vegetativa foram marcados cinco ramos terminais em cada indivíduo de cada espécie. A definição adotada para ramo neste trabalho foi semelhante à de Maia (1999), definida como sendo a porção entre a região meristemática e a primeira bifurcação do ramo. Todos os ramos, onde as folhas marcadas estavam inseridas, foram devidamente marcados com fios coloridos para o acompanhamento mensal de seu crescimento no comprimento, sendo este dado tomado com o auxílio de um paquímetro digital (Mitutoyo®, resolução de $\pm 0,03\text{mm}$), e

também no número de novas folhas produzidas. A determinação do ramo utilizado foi semelhante para cada espécie, independente dos padrões de crescimento e filotaxia destas. Os ramos foram marcados em julho de 2006 e as medidas tomadas a partir de agosto de 2006 mensalmente até setembro de 2007. Foi considerado apenas o crescimento ocorrido a partir de agosto de 2006. Como houve mortalidade de ramos no período de estudo, nos cálculos de crescimento em comprimento, foram utilizados apenas os valores obtidos dos ramos que permaneceram vivos durante todo o período.

A mortalidade foi obtida nas visitas mensais para coleta de dados de incremento em ramos, sendo considerada aqui como a abscisão do ramo.

Os padrões fenológicos vegetativos também foram analisados através da utilização do Índice de Intensidade de Fournier (IIF) (Fournier 1974), para se verificar semi-quantitativamente os padrões fenológicos de produção de novas folhas e queda foliar. Pelo percentual de intensidade proposto por Fournier os valores foram estimados através de uma escala intervalar semiquantitativa pré-estabelecida, de cinco categorias (0 a 4) com intervalo de 25% entre cada categoria. São elas: **0** – não observação do fenômeno; **1** – 1 a 25%; **2** – 26 a 50%; **3** - 51 a 75%; **4** – 76 a 100%, registradas a partir de estimativa visual da porcentagem dos fenômenos observados em cada indivíduo. As observações foram feitas nos indivíduos e o índice estimado para cada grupo funcional.

As observações foram realizadas mensalmente, para se detectar os padrões de fenologia foliar (Franco *et al.* 2005). Como apenas alguns indivíduos dos gêneros *Miconia*, *Byrsonima*, *Guapira* e *Symplocos* floresceram, a fenologia reprodutiva não foi avaliada.

2.3 Incremento de biomassa

A dinâmica de crescimento radial do caule das árvores ao longo do tempo foi obtida mediante leituras periódicas de dendrômetros confeccionados com uso de uma fita de aço inox e molas. Em grande parte dos trabalhos a respeito de incremento de biomassa em caules têm-se utilizado as fitas de aço (faixas dendrométricas) pelas facilidades de montagem, instalação, manutenção e leitura em campo; além de não causar lesões na casca e no câmbio e seu baixo custo de aquisição (Felker & Leon 2005, Silva *et al.* 2002).

As fitas de aço inox foram cortadas com um comprimento 50% superior ao do comprimento da circunferência do tronco de cada indivíduo, onde os dendrômetros foram instalados. A partir disto, dois furos foram feitos, um na extremidade da fita e

outro na parte mais interna para colocação de uma mola, responsável pela sustentação do dendrômetro no caule. Os dendrômetros foram instalados na base do tronco principal de cada indivíduo a uma altura de cerca de 30 cm do solo, variando em alguns casos de acordo com as características do caule de cada indivíduo, como por exemplo, a presença de fendas e de ramos laterais. Os dados de diâmetro inicial foram tomados uma semana antes da instalação, com o auxílio de uma fita diamétrica.

Os dendrômetros foram instalados no mês de maio de 2006, sendo as leituras realizadas mensalmente três meses após a data de instalação, a partir de agosto de 2006 até setembro de 2007, utilizando-se um paquímetro digital de precisão (Mitutoyo®, resolução de $\pm 0,03\text{mm}$) para medir a variação de comprimento da fita instalada.

2.4 Análise estatística

Para verificar se os fenômenos fenológicos vegetativos ocorreram uniformemente ao longo do ano foi utilizado o teste de Rayleigh (Zar 1999). Para verificar se os grupos funcionais apresentaram diferentes períodos de brotamento e queda foliar foi utilizado o teste de Watson-Williams (Zar 1999). Os dados utilizados nesta análise compreenderam os dados coletados entre julho de 2006 e junho de 2007. Para verificar as diferenças entre os dados do crescimento acumulado em ramos, número médio de folhas produzidas e mortalidade de ramos foi utilizado o teste t pareado (Zar 1999). Para se analisar o crescimento total acumulado em circunferência. Utilizou-se a análise estatística ANOVA fatorial para testar os efeitos dos gêneros e do tipo funcional (espécie de cerrado x espécie de mata), com o gênero como fator aleatório e o tipo funcional como fator fixo. Estas análises têm sido utilizadas nos estudos referentes a diferenças entre pares congêneros de mata e de cerrado (Hoffmann & Franco 2003, Hoffmann *et al.* 2005a). Foi utilizada uma regressão múltipla para verificar as relações entre crescimento acumulado em circunferência e área foliar específica e assimilação em base de massa, dados estes obtidos de acordo com metodologia especificada no capítulo 2. Os dados de incremento acumulado até o mês de setembro de 2007 não apresentaram normalidade de acordo com o teste de Kolmogorov-Smirnov, por isso foram transformados utilizando-se logaritmo na base 10. Os dados apresentaram homogeneidade de variâncias.

3 Resultados e Discussão

3.1 Dados climáticos

A pluviosidade para o período de estudo nos anos de 2006 e 2007 está mostrada na Figura 1. A precipitação decresceu acentuadamente nos meses de abril e maio, sendo que os meses de junho, julho e agosto foram praticamente sem chuvas, que retornaram em setembro. O mês de outubro foi atípico para o período, pois o valor de pluviosidade foi maior do que a normal climatológica para o período, além de apresentar aproximadamente 1/3 do total das chuvas do ano de 2006 (1819 mm). No ano de 2007 a pluviosidade foi maior no mês de janeiro, sendo que os demais meses apresentaram valores menores do que a normal climatológica. A estação seca em 2007 foi mais severa, estendendo-se sem chuvas até o mês de setembro.

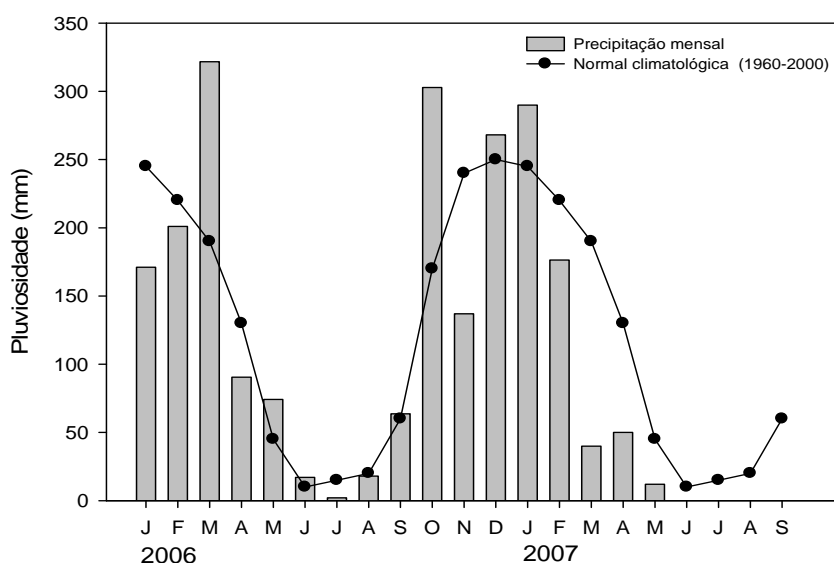


Figura 1 – Dados de pluviosidade na Reserva Ecológica do IBGE (RECOR) no município de Brasília-DF para os anos de 2006 e 2007. A normal climatológica mostrada na figura foi obtida através das médias mensais de pluviosidade entre os anos de 1960 e 2000.

3.2 Fenologia

Os padrões fenológicos para os dois grupos funcionais podem ser vistos na Figura 2. O índice de intensidade de Fournier não foi distribuído uniformemente ao longo do período analisado tanto para a produção de folhas ($z = 60,76$; $p < 0,01$) quanto

para a queda foliar ($z=21,08$; $p < 0,01$) no grupo funcional de floresta. O ângulo médio para a produção de folhas nas plantas de mata foi 248° , o que corresponde ao final da estação seca, no mês de setembro. Para a queda foliar o ângulo médio obtido foi 199° , demonstrando um pico de queda foliar no meio do mês de julho. Para o grupo funcional de savana, tanto a produção de folhas ($z=22,13$; $p < 0,01$) quando a queda foliar ($z=25,47$; $p < 0,01$) não se apresentaram uniformemente distribuídos no período analisado. No grupo de espécies do cerrado o ângulo médio para a produção de folhas foi 210° , o que corresponde a agosto, e para queda foliar foi 202° , correspondendo a julho. O ângulo médio para a produção de folhas foi diferente entre os grupos funcionais ($F=26,01$; $p < 0,01$), entretanto estes apresentaram um ângulo médio similar para a queda foliar ($F= 0,07$; $p = 0,78$).

O padrão fenológico de queda foliar encontrado para o grupo de mata de galeria, ocorrente principalmente entre julho e agosto, foi diferenciado ao de um estudo realizado em mata de galeria na região da Chapada Diamantina na Bahia (Funch *et al.* 2002), que mostrou padrões de queda foliar principalmente entre os meses de agosto e outubro, final da estação seca. O padrão de produção de novas folhas foi diferenciado; a comunidade estudada pelos autores apresentou pico de produção de folhas no período da estação chuvosa, entre janeiro e abril.

Para a comunidade de savana os dados demonstram uma reconstituição maior de copa na transição do período seco para o chuvoso: as espécies perdem folhas no período ocorrente entre o meio e o final da estação seca e logo em seguida, no final da estação seca, começam a produzir novos ramos com novas folhas. Estes padrões foram semelhantes ao encontrado por Lenza & Klink (2006), para um estudo de comunidade de 19 espécies de cerrado *sensu stricto*, entretanto diferiram, no que diz respeito a produção de folhas, dos dados encontrados por Prior *et al.* (2004) para espécies de savana da Austrália, que apresentaram um brotamento concentrado nos primeiros meses da estação chuvosa. Alguns autores têm sugerido que a produção de novas folhas parece mais relacionada com o aumento do fotoperíodo na transição da estação seca para a chuvosa do que a presença de chuva (Rivera *et al.* 2002).

Os dados demonstram que os dois grupos funcionais apresentaram épocas semelhantes de queda foliar, ocorrentes no mês de julho (transição do meio para o final da estação seca); entretanto este fenômeno pareceu mais severo para o grupo funcional de mata, já que este atingiu os maiores índices de intensidade de Fournier. A produção de folhas foi separada temporalmente, com as espécies de savana produzindo folhas

aproximadamente um mês antes da comunidade de mata. Goulart *et al.* (2005) estudando populações de *Plathymenia reticulata* Benth. no cerrado e na floresta atlântica observaram diferenças significativas nos padrões fenológicos de queda foliar, com este ocorrendo anteriormente no cerrado em relação a população de mata, entretanto a produção de novas folhas ocorreu em épocas similares. O estudo mostrou que alguns padrões fenológicos podem ser diferenciados em populações de mesma espécie, indicando que a diversidade em determinados atributos fenológicos podem ocorrer em resposta a diferenças ambientais.

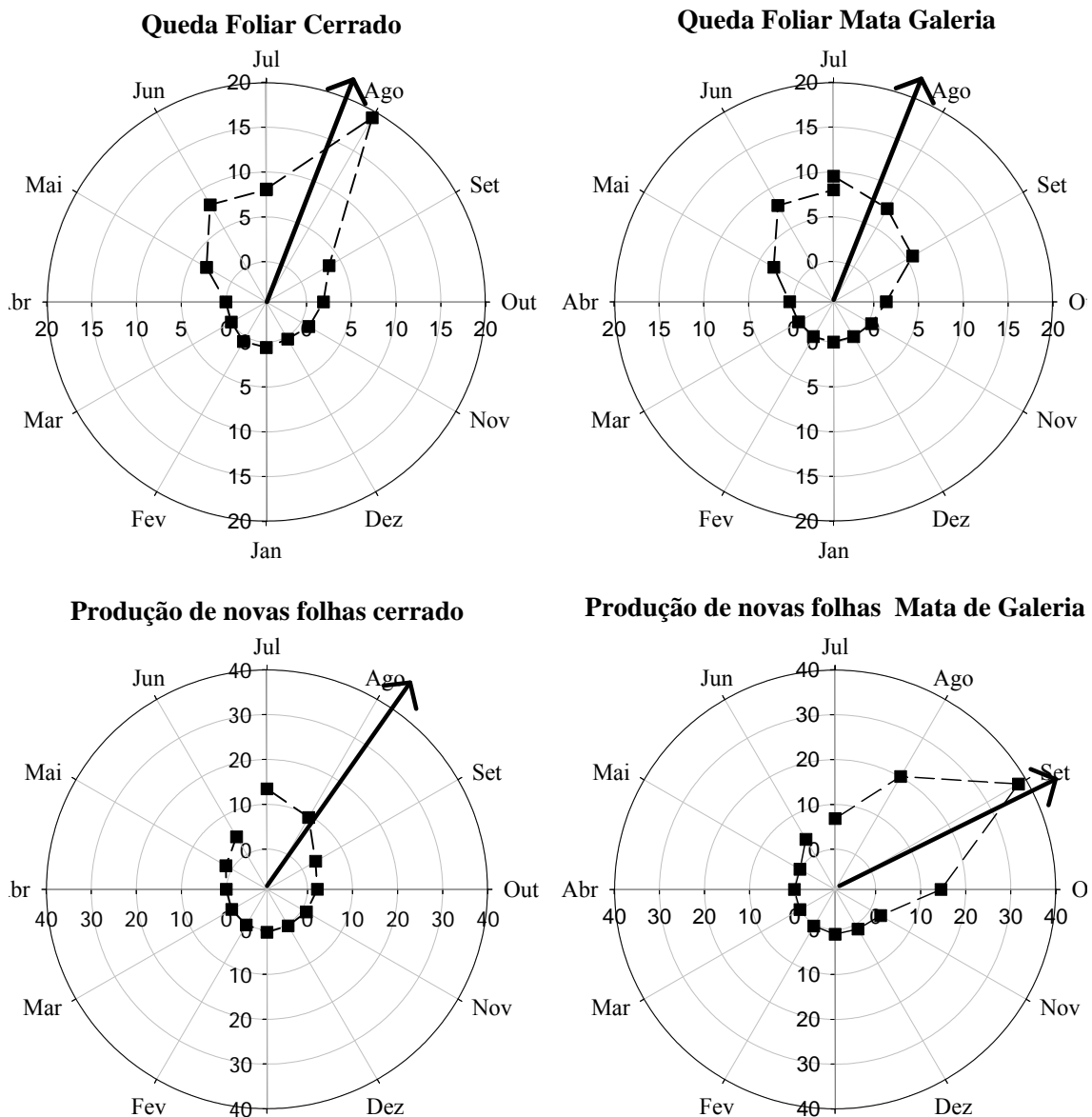


Figura 2 – Padrões fenológicos vegetativos para os grupos de mata de galeria e cerrado estudados. Seta indica ângulo médio (época onde há um pico do fenômeno).

Observando os dados climatológicos, percebe-se que a reconstituição de copa do grupo funcional de mata ocorreu logo após as primeiras chuvas de setembro, apresentando também maiores índices de Fournier para este fenômeno, em relação às espécies de savana. O índice de intensidade para o brotamento foi muito superior para o grupo de mata do que o de cerrado, sugerindo uma maior produção no número de folhas para esse grupo funcional. Naturalmente tem-se encontrado maiores LAI (Leaf Area Index, em português Índice de Área Foliar) para as plantas de mata (Hoffmann *et al.* 2005a) o que pode sugerir que estas espécies podem apresentar um maior número de folhas na copa mesmo crescendo no ambiente de cerrado.

3.3 Crescimento dos ramos e produção de novas folhas

Na Figura 3A é possível verificar o crescimento dos ramos no período de julho de 2006 a setembro de 2007. Para ambos os grupos estudados a maior parte do crescimento esteve concentrada entre os meses de agosto e outubro de 2006, final da estação seca início da estação chuvosa. No entanto percebe-se que há um pequeno aumento do comprimento continuado até o mês de janeiro, isso por que algumas espécies como *Myrsine ferruginea*, *Symplocos mosenii*, *Myrcia rostrata* (características de mata) e *Myrsine guianensis* e *Myrcia tomentosa* (características de cerrado) cresceram continuamente entre os meses de agosto e janeiro. Algumas espécies podem apresentar um padrão de crescimento estendido, como mostrado por Damascos *et al.* (2005) para *Miconia albicans* (Sw.) Triana e *Leandra lacunosa* Cogn., duas espécies sempreverdes características dos cerrados, que mantiveram o crescimento dos seus ramos ainda durante a maior parte da estação chuvosa.

Todos os ramos amostrados apresentaram crescimento durante o período. Ao se analisar os dados de crescimento acumulado, descontando os ramos que sofreram mortalidade no período, não há diferença significativa (teste t pareado $p = 0,47$) no crescimento médio acumulado em ramos para o conjunto de espécies das duas comunidades (Tabela 1), apesar de a média de crescimento acumulado ser ligeiramente maior para comunidade de cerrado ($8,59 \pm 1,81$ cm) em relação à de mata de galeria ($8,10 \pm 1,66$ cm).

Os gêneros que apresentaram maior incremento em ramos foram *Vochysia* e *Miconia* (Tabela 1), com valores entre 14-18 centímetros, para a comunidade de mata e de cerrado. Os demais gêneros variaram no crescimento, no grupo funcional de mata

Byrsonima, *Styrax* e *Hymenaea* apresentaram os menores incrementos (entre 3-4 cm); para o grupo de cerrado *Byrsonima* e *Hymenaea* apresentaram um crescimento semelhante, em torno de 4 cm; entretanto a espécie *Tabebuia ochracea*, característica do cerrado, foi a que apresentou o menor incremento anual, em torno de 2 cm..

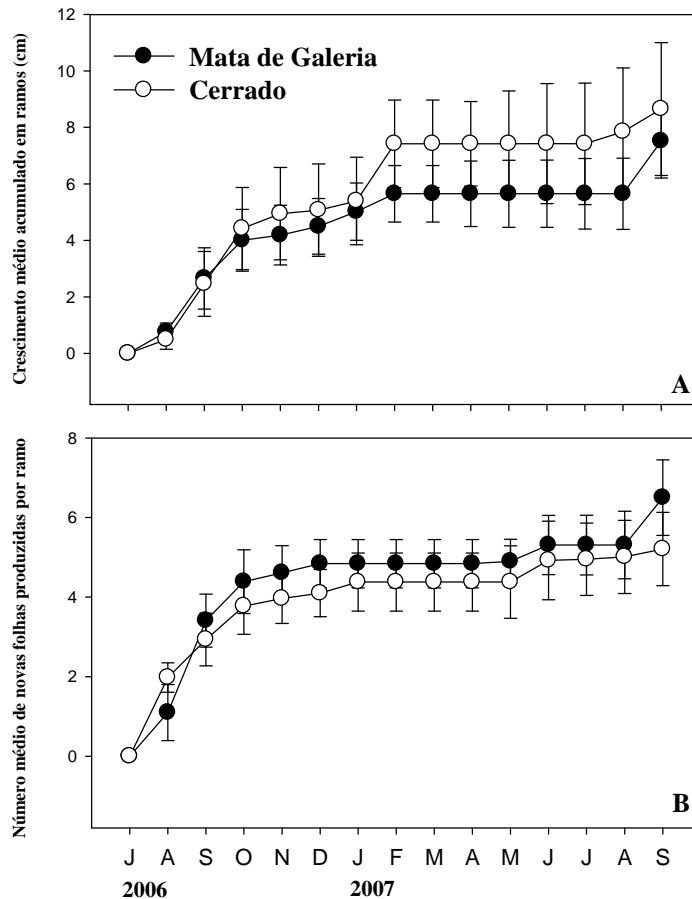


Figura 3 – Padrões fenológicos para os dois grupos funcionais estudados. A – crescimento médio acumulado em ramos; B – produção média de novas folhas por ramos. Barras indicam erro padrão (n = 10).

Os valores encontrados para a expansão dos ramos podem ser bem variáveis entre as espécies do cerrado pertencentes a diferentes famílias. O trabalho realizado por Damascos *et al.* (2005) para 3 espécies do cerrado mostrou para *Bauhinia rufa* (Bongard) Stendel um crescimento médio anual de 7,95 cm e altos valores para *Leandra lacunosa* (20,30cm) e *Miconia albicans* (16,82 cm), sendo a primeira brevidecídua e as duas últimas sempre-verdes.

Considerando os grupos fenológicos, bem caracterizados na literatura, para as espécies de cerrado, as sempre-verdes, com exceção de *Myrsine guianensis*,

apresentaram um maior crescimento no comprimento do ramo do que as decíduas. *Symplocos rhamnifolia* e *Tabebuia ochracea*, espécies decíduas características do cerrado, apresentaram somente um incremento em torno de 2-5 centímetros no comprimento do ramo, com exceção de *Guapira noxia* que chegou a crescer 9 centímetros. Dentro das brevi-decíduas, *Myrcia tomentosa* apresentou um crescimento superior as sempre-verdes, em torno de 9 centímetros. Já sempre verdes como *Vochysia thyrsoidea* e *Miconia pohliana*, chegaram a apresentar valores em torno de 14-18 cm.

As espécies de mata, pertencente aos mesmos gêneros das plantas decíduas do cerrado, comportaram-se mais como brevi-decíduas do que decíduas, pois ficaram um período menor do que 30 dias sem folhas. Estas brevidecíduas (*Guapira areolata*, *Byrsonima laxiflora*, *Symplocos mosenii*) também apresentaram baixo crescimento, quando comparado com as sempreverdes como *Vochysia tucanorum* e *Miconia acuminata*. *Hymenaea martiana*, apesar de ser congênica de uma espécie decídua, mostrou-se apenas brevidecídua no período analisado.

Segundo Puntieri *et al.* (2002) o crescimento dos ramos é resultado da diferenciação do primórdio no meristema e a extensão deste primórdio, sendo necessário para que este fenômeno ocorra, um aumento gradativo na hidratação da gema e do ramo (De Fay *et al.* 2000), sendo que para alguns ambientes este fato está diretamente relacionado com a disponibilidade hídrica advinda da sazonalidade pluviométrica (Tousignant *et al.* 2003). Alguns trabalhos têm mostrado uma clara correlação entre a expansão do ramo e a pluviosidade (Damascos *et al.* 2005); entretanto para este estudo não houve correlação significativa entre a expansão mensal nos ramos e a pluviosidade nem para o grupo de cerrado e nem para o grupo de mata. Damascos *et al.* (2005) também não encontraram correlação para uma espécie decídua, *Bauhinia rufa*.

Os grupos aqui estudados expandem seus ramos em épocas onde há baixa disponibilidade hídrica. Segundo Reich & Borchert (1984) e Williams *et al.* (1997) isso poderia ocorrer, no caso das decíduas, pois estas apresentam claramente uma redução da transpiração na época seca, o que poderia favorecer o status hídrico. Outra explicação seria a presença de raízes profundas e a presença de espécies com sistema radicular dimórfico, o que poderia estar promovendo a redistribuição hidráulica no solo das regiões estudadas, favorecendo assim as outras espécies ali presentes (Scholz *et al.* 2002).

Os dois grupos funcionais produziram folhas principalmente no final da estação seca e início da chuvosa, concomitantemente com o crescimento e expansão dos ramos (Figura 3B). Este fato é comum para espécies em diferentes ambientes, como mostrado por diversos autores (Sabatier & Barthélémy 1999, Seino 2001, Palácio & Montserrat-Marti 2005, Negi 2006). Não foram encontradas diferenças no número de novas folhas produzidas por ramo entre a comunidade de mata e de cerrado (teste t pareado $p = 0,11$). Os valores médios de produção de novas folhas por ramo (Tabela 1), apesar de similares, foram levemente superiores para ao grupo funcional de floresta ($6,49 \pm 0,53$), em relação ao grupo de cerrado ($5,31 \pm 0,70$).

Tabela 1 – Valores acumulados de crescimento de ramos e produção de novas folhas por ramo nos grupos funcionais estudados. Média (\pm erro padrão). N = 5 indivíduos para cada gênero.

Gêneros/ GF	Crescimento anual de Ramos (cm)		Produção média de folhas por ramo (n°)	
	C	M	C	M
<i>Guapira</i>	9,40 ($\pm 1,39$)	6,50 ($\pm 1,36$)	5 ($\pm 0,94$)	6 ($\pm 0,86$)
<i>Byrsonima</i>	4,10 ($\pm 0,58$)	3,50 ($\pm 1,20$)	4 ($\pm 0,68$)	5,4 ($\pm 1,20$)
<i>Myrsine</i>	4,95 ($\pm 1,20$)	8,52 ($\pm 1,20$)	2,8 ($\pm 0,89$)	4 ($\pm 0,85$)
<i>Styrax</i>	10,40 ($\pm 1,36$)	4,80 ($\pm 1,35$)	3,5 ($\pm 0,95$)	6,1 ($\pm 0,75$)
<i>Myrcia</i>	9,10 ($\pm 1,20$)	7,10 ($\pm 1,20$)	7 ($\pm 0,98$)	8,9 ($\pm 0,92$)
<i>Hymenaea</i>	4,10 ($\pm 1,48$)	3,60 ($\pm 1,48$)	3,6 ($\pm 0,78$)	5,8 ($\pm 1,48$)
<i>Vochysia</i>	18,90 ($\pm 1,40$)	16,80 ($\pm 1,50$)	8,9 ($\pm 1,08$)	7,2 ($\pm 1,2$)
<i>Miconia</i>	17,60 ($\pm 0,01$)	14,60 ($\pm 1,20$)	9 ($\pm 1,10$)	7 ($\pm 0,96$)
<i>Symplocos</i>	5,15 ($\pm 1,20$)	4,48 ($\pm 0,63$)	4 ($\pm 0,36$)	9,5 ($\pm 0,86$)
<i>Tabebuia</i>	2,20 ($\pm 0,91$)	8,10 ($\pm 0,81$)	5,3 ($\pm 0,45$)	5 ($\pm 0,81$)
Média	8,59 ($\pm 1,81$)	8,10 ($\pm 1,66$)	5,31 ($\pm 0,70$)	6,49 ($\pm 0,53$)

Tal fato pode estar relacionado com os maiores valores naturalmente encontrados de LAI (Leaf Area Index; índice de área foliar em inglês) para as espécies de floresta (Hoffmann *et al.* 2005b). Apesar do fato de as espécies florestais estarem crescendo fora de seu ambiente natural parece haver uma tendência de elas produzirem

um maior número de folhas por ramo, o que poderia propiciar uma maior assimilação de carbono em nível de copa. Ainda não pode-se descartar a hipótese que diferenças no LAI ocorreriam por uma maior produção de ramos nas espécies de mata de galeria.

A produção no número de folhas (Tabela 1) foi bem variável entre as espécies de cerrado, com as sempre verdes do gênero *Vochysia* e *Miconia* produzindo em torno de 7 a 9 folhas por ramo, *S. mosenii*, apesar de brevi-decídua foi a espécie de mata que mais produziu folhas, um média de 9,5 por ramo. Para o grupo de cerrado *Hymenaea*, *Myrsine* e *Styrax* foram os gêneros com menor produção de número de folhas por ramo (3-4); enquanto que no grupo de mata *Byrsonima*, *Myrsine* e *Tabebuia* produziram uma menor quantidade de folhas por ramo (5).

3.4 Mortalidade de ramos

Durante o período estudado todas as espécies apresentaram mortalidade de ramos. Para o grupo de mata, dos 250 ramos marcados inicialmente, 102 morreram no período, uma porcentagem de 40,8% do valor inicial selecionado para o estudo (Figura 4). No grupo funcional de savana, 98 ramos morreram, um percentual de 39,2%. Apesar de a mortalidade média ser superior no grupo de mata ($10,20 \pm 2,09$), em relação ao grupo de cerrado ($9,80 \pm 1,51$) esta diferença não foi significativa (teste t pareado, $p > 0,05$).

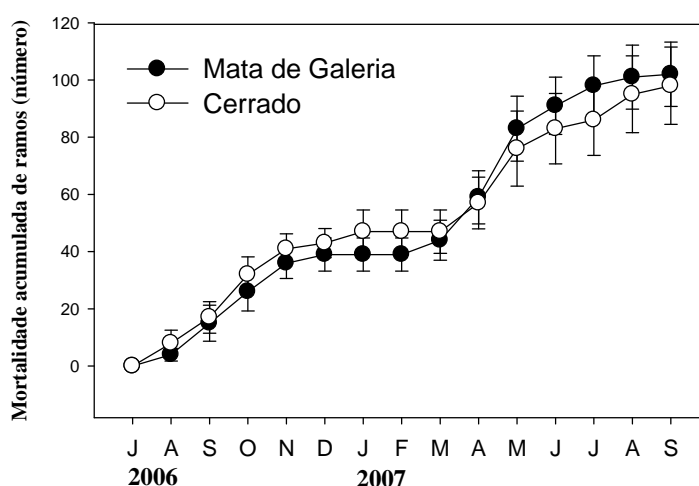


Figura 4 – Mortalidade de ramos para o conjunto de espécies do cerrado e da mata de galeria. Barras indicam erro padrão (n=10).

Nas espécies de savana a maior mortalidade foi encontrada para *Styrax ferrugineus* (Tabela 2): durante o período de estudo 22 dos 25 ramos estudados (88%) foram perdidos, enquanto a menor mortalidade ocorreu em *Tabebuia ochracea*, em que apenas cerca de 20% (5 dos 25 ramos estudados) foram perdidos. *Myrsine ferruginea* foi a espécie florestal com a maior mortalidade, cerca de 88% (22 de 25 ramos), enquanto *Byrsonima laxiflora* apresentou a menor mortalidade, apenas um ramo dos 25 analisados morreu (4%). O grau de mortalidade é bem variável entre as espécies; podendo ser variável até mesmo na própria espécie. O estudo realizado por Umeki *et al.* (2006) demonstrou uma mortalidade anual de 23,7% para uma espécie arbórea no Japão; Umeki & Kikuzawa (2000) encontraram uma variação entre 26,2 e 31,7% para a mesma espécie.

Tabela 2 – Mortalidade total de ramos para os gêneros estudados nos diferentes grupos funcionais no período de agosto de 2006 a setembro de 2007. Para cada espécie foram acompanhados 25 ramos.

Mortalidade de Ramos (n°)		
Gêneros/ GF	C	M
<i>Guapira</i>	8	10
<i>Byrsonima</i>	8	1
<i>Myrsine</i>	7	22
<i>Styrax</i>	22	4
<i>Myrcia</i>	9	9
<i>Hymenaea</i>	12	13
<i>Vochysia</i>	8	7
<i>Miconia</i>	7	20
<i>Symplocos</i>	12	6
<i>Tabebuia</i>	5	10
Total	98	102

Ao se analisar a Figura 4 percebe-se que a mortalidade praticamente não ocorre entre novembro e março, ou seja, durante o período do pico das chuvas, estando restrita a períodos mais secos: logo após o final da estação seca e início da estação chuvosa,

entre agosto e novembro, e logo após o final da estação chuvosa e início da estação seca seguinte, entre março e julho. Estes dados estão de acordo com estudos de produção de serrapilheira que demonstram picos de produção em julho, agosto e setembro para um cerrado em Luiz Antônio-SP (Cianciaruso *et al.* 2006) e entre maio e julho, do início ao meio da estação seca, e no período de transição da estação seca para a chuvosa, entre setembro e outubro, para espécies do cerrado do Brasil central, estudadas em uma área próxima ao local do presente estudo (Kozovits *et al.* 2007).

É interessante frisar que no período analisado nenhum dos ramos mortos foi encontrado com sinais de predação, assim a mortalidade dos ramos pode estar ocorrendo nas épocas indicadas devido a causas relacionadas a processos de senescência natural, já que muito dos ramos escolhido tinham crescido em estações anteriores. Umeki *et al.* (2006) relatam que a mortalidade de ramos pode ocorrer por esse fator e também devido a processos de crescimento da copa que geram sombreamento, tornando assim os ramos sombreados menos fotossinteticamente eficientes. Uma outra causa importante neste processo de mortalidade é o estresse causado pelo ambiente, principalmente o estresse hídrico presente no final da estação seca e no início da estação seca subsequente (Franco *et al.* 2005).

3.5 Crescimento radial

A Figura 5 indica a média dos diâmetros iniciais dos gêneros amostrados. A análise estatística não mostrou diferenças significativas entre os diâmetros do conjunto de espécies das duas comunidades ($p = 0,56$); entretanto houve diferença significativa entre as espécies de mata e do cerrado dos gêneros *Guapira*, *Hymenea*, *Tabebuia* e *Vochysia*.

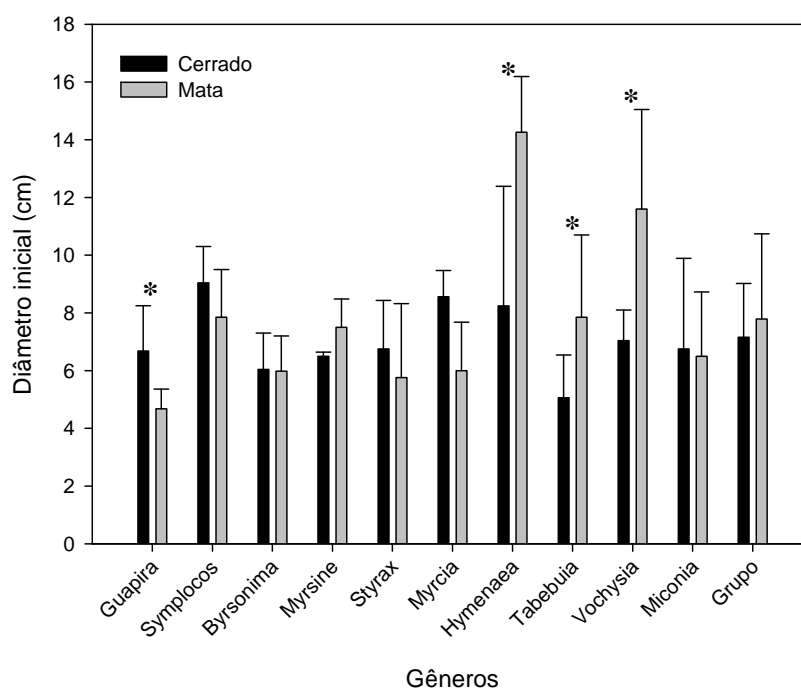


Figura 5 – Diâmetros iniciais as plantas estudados. O símbolo * indica diferenças entre as espécies de um mesmo gênero.

Na figura 6 é possível visualizar que o início da atividade de crescimento radial para a maior parte das espécies ocorreu em agosto de 2006, seguindo até fevereiro de 2007 para as espécies do cerrado e estendendo-se até junho de 2007 para o grupo funcional de mata. Analisando os padrões das comunidades, nota-se uma tendência das espécies na comunidade de cerrado mostrarem certa sazonalidade, crescendo no início do período chuvoso, diminuindo seu crescimento ao final deste. As espécies da comunidade de mata demonstram um crescimento contínuo ao longo de todo o período analisado, que diminuiu de intensidade no período seco. Alguns trabalhos em floresta estacional demonstram que a estação de crescimento para a maioria das espécies é entre outubro-junho, constituindo a estação chuvosa e a estação seca subsequente, porém com uma diminuição clara entre os meses em que a pluviosidade cai acentuadamente de abril-maio (Maria 2002; Ferreira-Fedele *et al.* 2004). Saraceno (2006) encontrou o período de crescimento, para 4 espécies do cerrado, durante a estação chuvosa, entre setembro e março, com interrupção do crescimento a partir desse mês.

É interessante notar que ao se observar o crescimento em diâmetro conjuntamente com a fenologia do crescimento dos ramos e produção de novas folhas, verifica-se uma separação temporal, com os dois últimos fenômenos ocorrendo

majoritariamente entre agosto e outubro, final da estação seca início da chuvosa. O crescimento em diâmetro ocorre de forma menos acentuada durante este período, porém começa a atingir maiores valores após o período final de expansão dos ramos e das folhas. O fato pode estar relacionado com a produção de novas folhas e sua maior capacidade fotossintética no início das chuvas; como as folhas produzidas apresentam-se com maiores teores nutricionais, a fotossíntese tanto em base de área como em base de massa tende a ser maior nesse período (ver capítulo 2), o que propicia um maior investimento em crescimento diamétrico.

A análise estatística dos dados de crescimento total acumulado no período analisado demonstrou um claro efeito da comunidade ($p < 0,01$) e um efeito do gênero ($p < 0,01$). A comunidade de mata apresentou o maior crescimento em circunferência ($15,22 \pm 1,06$ mm), em relação à do cerrado ($9,16 \pm 1,71$ mm). Nos gêneros só houve diferenças significativas entre o gênero *Miconia* e os demais, mostrando que este é um gênero que apresentou o maior crescimento acumulado no período. Os demais gêneros parecem crescer de forma semelhante dentro dos grupos funcionais estudados.

Os incrementos anuais nas savanas da Austrália mostraram uma variação entre um mínimo de 1,2 mm e um máximo de 47,1 mm em circunferência (Prior *et al.* 2004). Os valores encontrados para as comunidades estudadas, por um período de 14 meses, encontram-se nessa faixa. Neste período de análise pode-se dizer que para todo o período analisado, a comunidade de mata apresentou uma taxa de crescimento em circunferência de 1,08 mm/mês e a de cerrado em torno de 0,65 mm/mês. Em floresta estacional, a análise de crescimento de uma comunidade de espécies arbóreas por um período de 33 meses, mostrou um valor de 1,42 mm/mês (Maria 2002). Num estudo de seis anos numa comunidade de mata de galeria, com 93 espécies, Felfili (1995) encontrou uma taxa de incremento de 2,08 mm/mês, valor um pouco superior do que o encontrado neste estudo; o que provavelmente está relacionado com o diâmetro inicial da comunidade, já que segundo vários autores o crescimento da comunidade tende a ser maior com o aumento da classe de diâmetro utilizada (Felfili 1995, Silva *et al.* 2002, Silva *et al.* 2003).

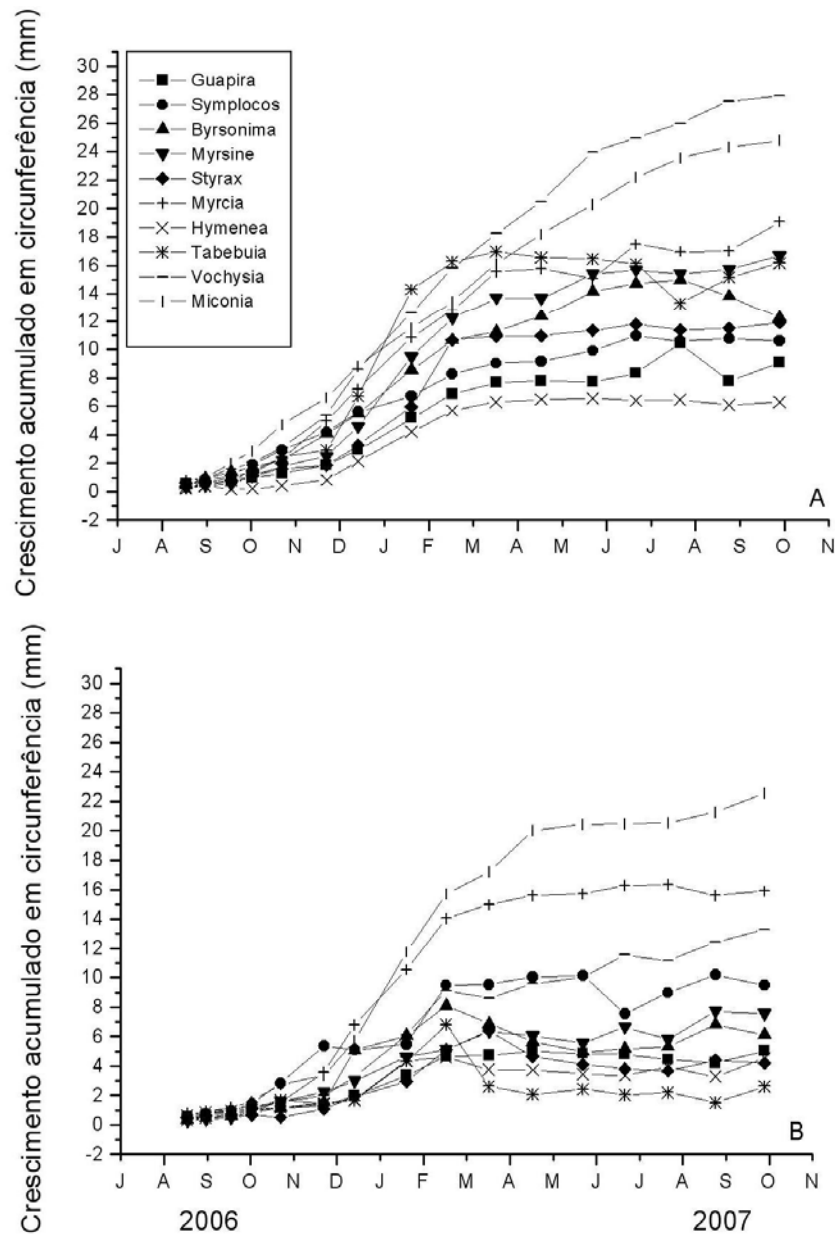


Figura 6 – Crescimento acumulado em circunferência para os gêneros de mata (A) e de cerrado (B).

Neste estudo foi encontrada uma pequena variação para menos no incremento em circunferência para algumas espécies durante alguns meses. Nos gêneros de mata, apenas *Tabebuia* teve um decréscimo de 0,43 mm no crescimento em circunferência. Na comunidade de cerrado, este fato foi mais evidente, principalmente para o gênero *Tabebuia*, que teve uma redução de 4,72 mm de circunferência entre os meses de fevereiro a abril. *Byrsonima* apresentou para o mesmo período uma diminuição de 2,45mm, e o gênero *Styrax*, entre os meses de março e abril, apresentou uma diminuição

de 1,73 mm. Tal fato é comum em trabalhos de crescimento em diâmetro (Felfili 1995; Maria 2002, Silva *et al.* 2002; Silva *et al.* 2004; Ferreira-Fedele 2004), pois o caule é altamente influenciado pela disponibilidade hídrica, o que reflete no seu grau de hidratação, algumas vezes o decréscimo em diâmetro chega a ser negativo. As mudanças negativas no crescimento em diâmetro destes gêneros analisados durante a estação chuvosa pode ter se dado pela presença de alguns dias sem chuva, durante o período analisado, ou mesmo pelas altas taxas transpiratórias ocorrentes durante o período chuvoso (Reich 1995).

Foi encontrada relação linear significativa entre o incremento mensal da circunferência e a pluviosidade ocorrente no período tanto para mata de galeria ($r^2=0,74$) quanto para cerrado ($r^2=0,56$), indicando que o crescimento em diâmetro acumulado está diretamente relacionado com a ocorrência de chuva (Figura 7). As maiores taxas de expansão radial foram observados na época onde a pluviosidade foi maior, com exceção do mês de outubro de 2006, fato demonstrado também para outros trabalhos em florestas estacionais (Maria 2002) e em cerrado (Saraceno 2006). Coradin (2000) mostrou que algumas espécies do cerrado apresentaram um alto grau de relação da atividade cambial com a dinâmica foliar, ao invés dos fatores hídricos. Este estudo demonstra que tanto para as espécies de cerrado, quanto para as de mata de galeria, há uma relação de separação temporal entre os dois fenômenos, com o crescimento em ramos e produção de novas folhas ocorrendo em épocas anteriores ao crescimento em diâmetro, entretanto este último é extremamente correlacionado com a pluviosidade, e provavelmente com a disponibilidade de água no solo.

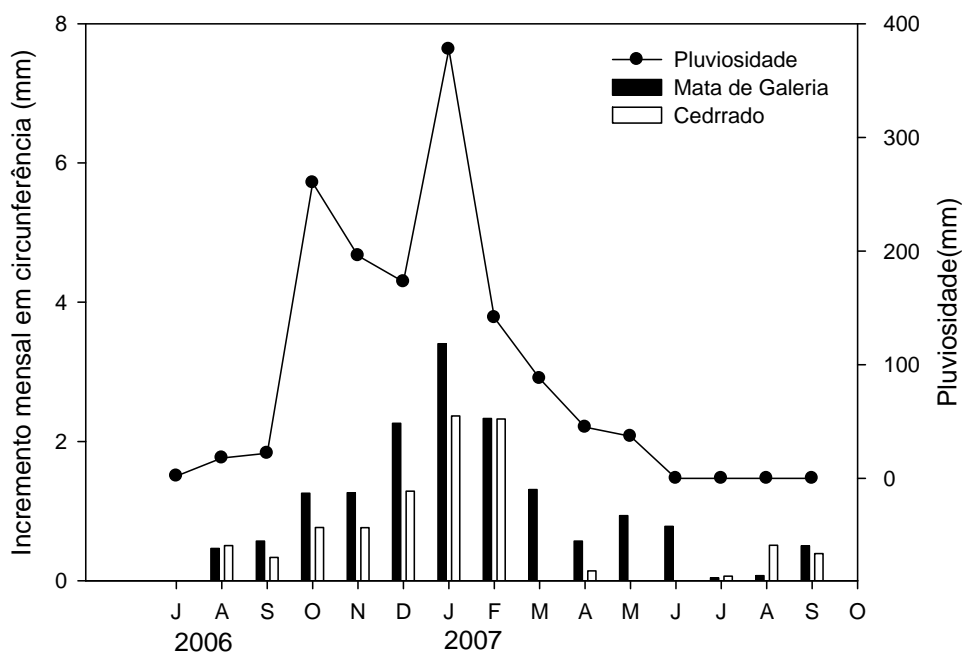


Figura 7 – Incremento mensal em circunferência e sua relação com a pluviosidade durante o período de estudo.

As diferenças no crescimento caulinar entre as espécies de cerrado e de mata podem estar relacionadas tanto com a assimilação de carbono em base de área quanto com a partição de biomassa. A análise estatística da fotossíntese (ver capítulo 2) mostrou para a época seca um valor maior de assimilação para a comunidade de cerrado, porém um maior valor de assimilação na base de massa para as espécies de mata durante o período chuvoso.

Este fato pode ser comprovado pelo valor significativo da relação encontrada entre o crescimento acumulado em circunferência e a média dos valores de assimilação em base de massa e área foliar específica obtidos nos períodos analisados da época chuvosa (Figura 8). A relação foi linear e significativa ($r^2= 0,37$ $p = 0,02$) quando analisados os dados de mata e de cerrado em conjunto, separadamente não houve relação significativa.

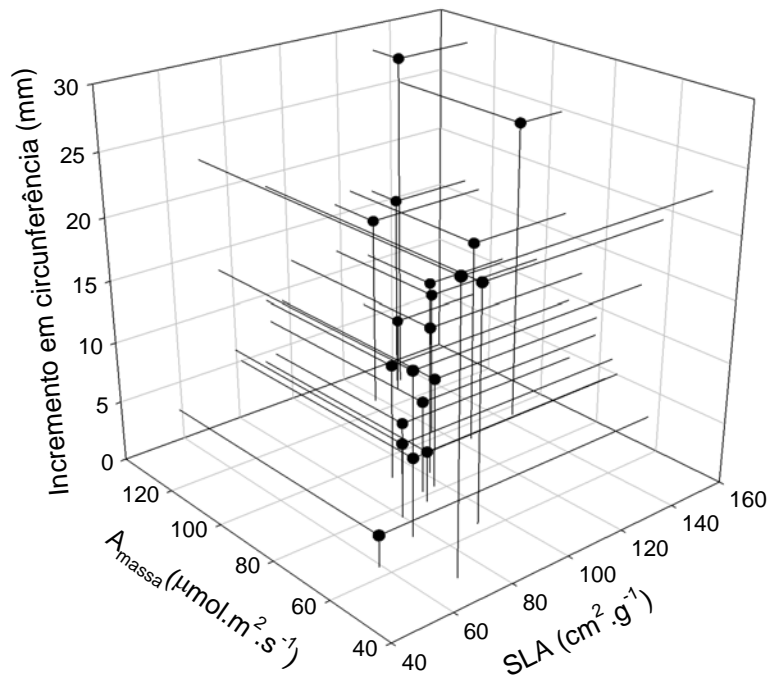


Figura 8 – Relação entre assimilação em base de massa e crescimento acumulado em circunferência para os grupos estudados. São mostradas apenas as médias dos valores para os parâmetros analisados.

Na fase inicial de crescimento de plântulas de espécies do cerrado e de mata foram encontradas diferenças significativas no processo de alocação de biomassa, tendo as espécies de cerrado alocado maior biomassa para as raízes, e as de mata maior parte para o caule (Hoffmann & Franco 2003). A maior alocação de biomassa nas raízes nas espécies de cerrado está diretamente ligada a um efeito de proteção ao fogo: este fato permite que as espécies possam prontamente rebrotar após a passagem do fogo (Hoffmann *et al.* 2003). As diferenças no processo de alocação poderiam estar ocorrendo mesmo depois do desenvolvimento da plântula e durante o estágio adulto.

Hennenberg *et al.* (2005), estudando uma transição entre floresta e savana na África, verificara que indivíduos de *Anogeissus leiocarpus* Guill. & Perr. eram capazes de se estabelecer em regiões de savana, e que os indivíduos adultos, além de facilitarem o estabelecimento de outras espécies de floresta em regiões de savana, promoviam um ambiente menos inflamável devido a exclusão de gramíneas e outras espécies inflamáveis. Puyravaud *et al.* (1994) estudando uma transição entre savana e floresta na

Índia observaram o mesmo fenômeno: algumas espécies florestais colonizavam áreas de savana e as modificavam através de uma maior sombreamento e exclusão de gramíneas, fatos ligados a um aumento do diâmetro e da produção de maior quantidade de folhas.

Segundo Hoffmann (2000), o fogo parece ser o determinante principal no processo de expansão das florestas em direção ao cerrado, sendo mais influente que a sazonalidade e a baixa disponibilidade de nutrientes no solo dos cerrados. O alto valor de crescimento em diâmetro para o grupo de mata, ligado com uma produção de folhas levemente superior, apesar de estatisticamente semelhante, numa larga escala de tempo, poderiam contribuir para a produção de ambientes mais densos e sombreados na região de cerrado; situação essa que poderia propiciar um microclima capaz de excluir o risco do fogo e promover o estabelecimento de plântulas de outras espécies florestais.

4 Conclusões

Os grupos funcionais de cerrado e de floresta apresentaram diferenças na época de produção de novas folhas, entretanto possuíram épocas semelhantes de queda foliar, o que demonstra que o grupo de mata de galeria apresenta uma separação temporal na época de produção de folhas, ocorrendo principalmente após as primeiras chuvas. O grupo de cerrado e de mata apresentaram similaridade no crescimento de ramos e na produção de novas folhas. A mortalidade dos ramos também foi muito semelhante entre os dois grupos.

No crescimento radial as espécies de floresta apresentaram um maior incremento anual em circunferência, em relação às espécies de cerrado. Os padrões temporais também foram diferenciados, com as espécies do grupo de mata apresentando um período maior no crescimento em diâmetro. A baixa disponibilidade de nutrientes parece não ser um fator limitante ao crescimento dessas espécies em relação às espécies congênicas características do cerrado. O maior crescimento em diâmetro no grupo de floresta pode levar a um adensamento da vegetação na região da transição entre cerrado e mata de galeria, podendo claramente influenciar a dinâmica da transição.

5 Bibliografia

BATALHA, M. A.; ARAGAKI, S. & MANTOVAN, W. 1997. Variações fenológicas das espécies do cerrado em Emas (Pirassununga,SP) **Acta Botanica Brasilica** **11**(1): 61- 78.

BATALHA, M.A. & MANTOVANI, W. 2000. Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, Sp, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. **Revista Brasileira de Biologia** **60** (1): 129-145.

BATALHA, M.A. & MARTINS, F.R. 2004. Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (central Brazil). **Australian Journal of Botany** **52**: 149-161.

CHAMBERS, J.Q.; HIGUCHI, N. & SCHIMEL, J. 1998. Ancient trees in Amazonia. **Nature** **391**: 135-136.

CORADIN, V.T.R. 2000. **Formação de anéis de crescimento e sazonalidade da atividade cambial de dez espécies lenhadoras do Cerrado**. Tese de Doutorado. Universidade de Brasília.

DAMASCOS, M.A.; PRADO, C.H.B.A. & RONQUIM, C.C. 2005. Bud composition, branching patterns and leaf phenology in Cerrado woody species. **Annals of Botany** **96**: 1075-1084.

DE FÄY, E.; VACHER, V. & HUMBERT, F. 2000. Water-related phenomena in winter buds and twigs of *Picea abies* L. until bud-burst: a biological, histological and NMR study. **Annals of Botany** **86**: 1097-1107.

EAMUS, D. 1999. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. **Trends in Ecology and Evolution** **14**(1): 11-16.

- FELFILI, J.M. 1995. Growth, recruitment and mortality in the Gama gallery forest in central Brazil over a six-year period (1985-1991). **Journal of Tropical Ecology** **11**: 67-83.
- FELKER, P. & LEON, V.D. 2005. An improved tool for the fabrication of dendrometer bands to estimate growth as function of treatments in slow growing native *Prosopis* stands. **Forest, Ecology and Management** **209**: 353-356.
- FERREIRA-FEDELE, L.; FILHO, M.T.; BOTOSSO, P.C. & GIANNOTTI, E. 2004. Periodicidade do crescimento de *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (guarantã) em duas áreas da região Sudeste do Estado de São Paulo. **Scientia Forestalis** **65**: 141-149.
- FRANCO, A.C. 1998. Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala Montana*, an evergreen savanna species. **Plant Ecology** **136**: 69-76.
- FRANCO, A.C. 2002. Ecophysiology of woody plants. In **The cerrados of Brazil** (P.S. Oliveira & R.J. Marquis, eds). Columbia University Press, New York, p.178-197.
- FRANCO, A.C. 2004. Estratégias funcionais de plantas lenhosas das savannas do Brasil Central: Relação ao déficit hídrico e ao regime luminoso. In: HERNÁN, M.C. (Org.). **Fisiologia Ecológica em Plantas: Mecanismos y Respuestas a Estrés em los Ecosistemas**. Valparaíso: EUV. Pp. 173-188.
- FRANCO, A.C., BUSTAMANTE, M., CALDAS, L.S., GOLDSTEIN, G., MEINZER, F.C., KOZOVITS, A.R., RUNDEL, P., CORADIN, V.T.R. 2005. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. **Trees** **19**: 326-335.
- FOURNIER, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. **Turrialba** **24**: 422-423.
- FUNCH, L.S.; FUNCH, R. & BARROSO, G.M. 2002. Phenology of gallery and montane forest in the Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. **Biotropica** **34(1)**: 40-50.

GOULART, M.F.; LEMOS FILHO, J.P. & LOVATO, M.B. 2005. Phenological variation within and among populations of *Plathymenia reticulata* in Brazilian Cerrado, the Atlantic Forest and transitional site. **Annals of Botany** **96**: 445-455.

GOUVEIA, G.P. & FELFILI, J.M. 1998. Fenologia de comunidades de cerrado e de mata de galeria no Brasil central. **Revista Árvore** **22**(4): 443-450.

GRONINGER, J.W. 1996. Growth and photosynthetic responses of four tree species to shade. **Tree Physiology** **16**: 773-778.

HARIDASAN, M. 2000. Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal** **12**: 54-64.

HENNENBERG, K.J.; GOETZE, D.; MINDEN, V.; TRAORÉ, D. & POREMBSKI, S. 2005. Size-class distribution of *Anogeissus leiocarpus* (Combretaceae) along forest-savanna ecotones in northern Ivory Coast. **Journal of Tropical Ecology** **21**: 273-271.

HOFFMANN, W.A. 2000. Post-establishment seedling success in the Brazilian cerrado: A comparison of savanna and forest species. **Biotropica** **32**:62-69.

HOFFMANN, W.A. 2002. Direct and indirect effects of fire on radial growth of cerrado savanna trees. **Journal of Tropical Ecology** **18**: 137-142.

HOFFMANN, W.A. & POORTER, H. 2002. Avoiding bias in calculations of Relative Grow Rate. **Annals of Botany** **80**: 37-72.

HOFFMANN, W.A. & FRANCO, A.C. 2003. Comparative growth analysis of tropical Forest and savanna woody plants using phylogenetically-independent contrasts. **Journal of Ecology** **91**:475-484.

HOFFMANN, W.A., ORTHEN, B. & NASCIMENTO, P. K. V. 2003. Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. **Functional Ecology** **17**:720-726.

HOFFMANN, W.A., FRANCO, A.C., MOREIRA, M. Z. & HARIDASAN, M. 2005a. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. **Functional Ecology** **19**: 932-940.

HOFFMANN, W.A.; DA SILVA JR, E.R.; MACHADO, G.C.; BUCCI, S.J.; SCHOLZ, F.G.; GOLDSTEIN, G. & MEINZER, F. 2005b. Seasonal leaf across a tree density gradient in a Brazilian Savanna. **Oecologia** **145(2)**: 307-316.

KOZOVITS, A.R.; BUSTAMANTE, M.M.C.; GAROFALO, C.R.; BUCCI, S.J.; FRANCO, A.C.; GOLDSTEIN, G. & MEINZER, F.C. 2007. Nutrient resorption and patterns of litter production and decomposition in a Neotropical Savanna. **Functional Ecology** **21(6)**: 1034-1043.

LENZA, E. & KLINK, C.A. 2006. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. **Revista Brasileira de Botânica** **29(4)**: 627-638.

LIEBERMAN, D. & LIEBERMAN, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). **Journal of Tropical Ecology** **3**: 347-358.

LIETH, H. 1970. Phenology in productivity studies. In **Analysis of temperate forest ecosystems** (D.E. Reichle, ed). Springer-Verlag, Berlin, p.29-46.

LOJAN, L. 1965. Aspectos del crecimiento diamétrico quincenal de algunos árboles tropicales. **Turrialba** **15(3)**: 231-236

LOJAN, L. 1966. Periodicidad del clima y del crecimiento de especies forestales en Turrialba, Costa Rica. **Turrialba** **17(1)**: 71-82.

LOJAN, L. 1968. Tendencias del crecimiento radial de 23 especies forestales del trópico. **Turrialba** **18(3)**: 275-281.

MAIA, J.M.F. 1999. **Variações sazonais das relações fotossintéticas, hídricas e crescimento de *Caryocar brasiliense* e *Rapanea guianensis* em um cerrado *sensu stricto***. Tese de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília-DF.

MARIA, V.R.B. 2002. **Estudo da periodicidade do crescimento, fenologia e relação com a atividade cambial de espécies arbóreas tropicais de florestas estacionais semidecíduais**. Tese de Mestrado, Universidade de São Paulo, Piracicaba-SP.

MANTOVANI, W. & MARTINS, F.R. 1988. Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Moji-Guaçu, Estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica** 11 (1): 101-112.

MORELLATO, L.P.C. & LEITÃO-FILHO, H.F. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiá-SP. **Revista Brasileira de Biologia** 50: 163-173.

MORELLATO, L.P.C., LEITÃO-FILHO, H.F. 1996. Reproductive phenology of climbers in a Southeastern Brazilian Forest. **Biotropica** 28: 180-191.

MOREIRA, A.G. & KLINK, C.A. 2000. Biomass allocation and growth of tree seedlings from two contrasting Brazilian Savannas. **Ecotropicos** 13: 43-51

OLIVEIRA-FILHO, A.T. & RATTER, J.A. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado Biome. In **The cerrados of Brazil** (P.S Oliveira & R.J. Marquis, eds). Columbia University Press, New York, p.121-140.

PALACIO, S. & MONTSERRAT-MARTÍ, G. 2005. Bud morphology and shoot growth dynamics in two species of Mediterranean sub-shrubs co-existing in Gypsum outcrops. **Annals of Botany** 95: 949-958.

PAULILO, M.T.S. & FELIPPE, G.M. 1998. Growth of the shrub-tree flora of the Brazilian cerrados: A review. **Tropical Ecology** 39(2): 165-174.

PRIOR, L.D.; EAMUS, D. & BOWMAN, D.M.J.S. 2004. Tree growth rates in north Australian savanna habitats: seasonal patterns and correlations with leaf attributes. **Australian Journal of Botany** **52**: 303-314.

PUNTIERI, J.G.; BARTHÉLÉMY, D.; MAZZINI, C. & BRION, C. 2002. Periods of organogenesis in shoots of *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oersted (Nothopagaceae). **Annals of Botany** **89**: 115-124.

PUYRAVAUD, J.P.; PASCAL, J.P. & DUFOUR, C. 1994. Ecotone structure as an indicator of changing forest-savanna boundaries (Linganamakki Region, southern India). **Journal of Biogeography** **21**: 581-593.

REICH, P.B. & BORCHERT, R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the Lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology** **72**: 61-74.

RIVERA, G.; ELLIOTT, S.; CALDAS, L.S.; NICOLOSSI, G.; CORADIN, V.T.R. & BORCHERT, R. 2002. Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. **Trees** **16**: 445-456.

SABATIER, S. & BARTHÉLÉMY, D. 1999. Growth dynamics and morphology of annual shoots, according to their architectural position, in young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae). **Annals of Botany** **84**: 387-392.

SARACENO, M.I. 2006. **Efeitos da fertilização a longo prazo no metabolismo fotossintético, nas características foliares e no crescimento em árvore do cerrado**. Dissertação de Mestrado em Ecologia. Brasília-DF

SCALON, S.P.Q; MUSSURY, R.M.; RIGONI, M.R. & SCALON FILHO, H. 2003. Crescimento inicial de mudas de *Bombacopsis glabra* (Pasq.) A. Robyns sob condição de sombreamento. **Revista Árvore** **27**(6): 753-758.

SCHOLZ, F.G.; BUCCI, S.J.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C. & FRANCO, A.C. 2002. Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees. **Tree Physiology** **22**: 603-612.

SILVA, R.P.; SANTOS, J.; TRIBUZY, E.S.; CHAMBERS, J.Q.; NAKAMURA, S. & HIGUCHI, N. 2002. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. **Forest, Ecology and Management** **166**: 295-301.

SILVA, R.P.; NAKAMURA, S.; AZEVEDO, C.P.; CHAMBERS, J.; ROCHA, R.M.; PINTO, A.C.M.; SANTOS, J. & HIGUCHI, N. 2004. Uso de banda dendrométrica na definição de padrões de crescimento individual em diâmetro de árvores da bacia do rio Cuieiras. **Acta Amazonica** **33(1)**: 67-84.

TOUSIGNANT, D.; RICHER, C.; RIOUX, J.A.A; BRASSARD, N. & MOTTARD, J.P. 2003. Vegetative propagation of sugar maple: relating stem water content and terminal bud developmental stage to adventitious rooting of stem cuttings. **Canadian Journal of Plant Sciences** **83**: 859-867.

UMEKI, K.; SEINO, T.; LIM, E. & HONJO, T. 2006. Patterns of shoot mortality in *Bétula platyphylla* in northern Japan. **Tree Physiology** **26**: 623-632.

VIEIRA, S., TRUMBORE, S., CAMARGO, P.B., SELHORST, D., CHAMBERS, J.Q., HIGUCHI, N. & MARTINELLI, A. 2005. Slow growth rates of Amazonian trees: consequences for carbon cycling. **Proceedings of the National Academy Of Sciences Of The United States of America** **102(51)**: 140-146.

WILLIAMS, R.J.; MYERS, B.A.; MULLER, W.J.; DUFF, G.A. & EAMUS, D. 1997. Leaf phenology of woody species in a north Australian tropical savanna. **Ecology** **78**: 2542-2558.

WORBES, M. 1999. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. **Journal of Ecology** **87**: 391-403.

Capítulo 2

Sazonalidade nos Padrões Fotossintéticos e Nutricionais em Pares Congenéricos de Cerrado *sensu stricto* e de Mata de Galeria

1 Introdução

Dentro do grande mosaico vegetacional do bioma cerrado são encontradas regiões de transição entre as formações savânicas e florestais (Oliveira & Ratter 2002), sendo possível nessas regiões encontrar espécies de mata crescendo lado a lado com espécies características de cerrado. Os estudos comparativos de ecofisiologia entre espécies características de mata e de cerrado, ocorrentes nestas transições, podem trazer importantes informações a respeito das características fisiológicas destas, que podem estar regulando padrões mais complexos relacionados ao processo de expansão e retração de florestas em regiões de cerrado (Hoffmann 2000). Entre os principais padrões ecofisiológicos a serem estudados estão o balanço hídrico, o metabolismo fotossintético e o estado nutricional foliar.

Muitos estudos foram realizados a respeito da economia hídrica em espécies de cerrado (Perez & Moraes 1991, Moraes & Prado 1998, Nardoto *et al.* 1998, Naves-Barbiero *et al.* 2000). Durante os períodos de seca, espécies do estrato arbustivo e arbóreo apresentam drástica redução dos potenciais hídricos foliares (Ψ^f); quando há reposição de água no solo, principalmente no período da estação chuvosa, estes valores aumentam substancialmente. Os maiores valores de Ψ^f têm sido medidos antes da alvorada, entre -0,1 e -0,3 MPa na estação chuvosa, e -0,3 e -0,8 MPa durante a estação seca (Bucci *et al.* 2005). A queda do Ψ^f dá-se ao longo do dia atingindo os menores valores ao meio dia e no início do entardecer, principalmente devido a grande demanda evaporativa propiciada pelas baixas taxas de umidade relativa do ar (Franco 2002). Mesmo que as espécies de cerrado apresentem baixos potenciais hídricos, no período do entardecer, acredita-se que algumas delas têm a capacidade de recuperar o seu status hídrico durante o período noturno, devido a uma parte das raízes atingirem regiões mais profundas do solo, de 6 a 8 metros, onde podem extrair água suficiente para regulação de seu status hídrico e minimizar os efeitos da sazonalidade da precipitação; entretanto algumas vezes tal fato não pode ser suficiente, visto a variação sazonal nos valores de potencial hídrico (Franco 2004).

A variação sazonal na disponibilidade de água no ambiente de mata de galeria é bastante variável, porém, há uma tendência de menor variação na disponibilidade hídrica nas matas de galeria do que nas áreas de cerrado (Oliveira-Filho & Ratter 2002); assim as plantas de mata parecem sofrer uma menor limitação hídrica crescendo em seu ambiente natural. Os estudos a respeito dos padrões de potencial hídrico foliar em

espécies arbóreas de florestas são poucos, mostrando que numa região de transição entre o cerrado e a floresta Amazônica as de mata crescendo em regiões de cerrado apresentaram valores semelhantes aos encontrados para espécies de cerrado, mostrando uma sazonalidade evidenciada (Miranda *et al.* 2005). Por outro lado, em um estudo na região central do planalto central, Hoffmann *et al.* (2004) mostraram que plântulas de espécies de mata de galeria estão mais expostas ao déficit hídrico que as espécies características do cerrado, fato ligado principalmente à presença de raízes superficiais.

A capacidade fotossintética máxima (A_{\max}) diz respeito à taxa máxima de fotossíntese líquida de uma espécie vegetal quando as condições de luz, CO_2 atmosférico e outras variáveis ambientais estão em seus valores ótimos (Larcher 2000). Esta característica é muito útil para se caracterizar grupos funcionais de plantas com semelhanças em sua ecologia e fisiologia. Apesar das fortes restrições ambientais oriundas da grande sazonalidade do bioma, plantas do cerrado apresentam taxas máximas de assimilação entre 7 e 20 $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, valores superiores aos encontrados para algumas espécies escleromórficas de outros ambientes sazonais (Moraes & Prado 1997; Larcher 2000).

Espécies de mata estacional, nas estações favoráveis, chegam a apresentar valores semelhantes ao das espécies de cerrado, entre 8 e 23 $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Nogueira *et al.* 2004), enquanto espécies de floresta amazônica apresentaram taxas de fotossíntese variável de acordo com a posição das folhas na estratificação vertical, entre 7 e 18 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Carswell *et al.* 2000, Coste *et al.* 2005).

Devido às altas taxas de irradiância, as altas temperaturas, baixa umidade relativa do ar e restrições na disponibilidade hídrica do solo, a grande maioria das espécies lenhosas restringe consideravelmente a abertura estomática durante a estação seca (Franco 1998, Moraes & Prado 1998, Meinzer *et al.* 1999, Bucci *et al.* 2005, Franco *et al.* 2005), o que resulta num considerável decréscimo nas taxas de assimilação de carbono nas espécies de cerrado durante o período do meio-dia, impondo assim uma limitação no balanço diário de carbono foliar (Franco 1998, Moraes & Prado 1998, Meinzer *et al.* 1999, Franco & Lüttge 2002, Bucci *et al.* 2005). Além disso, os valores de A_{\max} sofrem uma considerável redução durante a estação seca (Franco *et al.* 2005). Portanto, o fechamento estomático junto com a perda total ou parcial das folhas seriam os prováveis fatores que estariam limitando o crescimento das plantas neste período do ano (Franco 1998).

Valores de assimilação máxima expressas em unidades de massa geralmente estão positivamente correlacionados com a concentração de N e P das folhas, assim como com a área foliar específica (Franco *et al.* 2005). O alto investimento em estruturas subterrâneas, fato característico de espécies lenhosas do cerrado, afeta o balanço de carbono, representando assim um importante dreno de produtos fotossintéticos que poderia ser investido em desenvolvimento da parte aérea (Franco 2004).

De modo geral, os solos do cerrado *sensu stricto* são latossolos distróficos com alta saturação de alumínio (Haridasan 2000). O baixo conteúdo de nutrientes deste tipo de solo é relacionado ao seu alto grau de intemperismo. Haridasan (2000) sumariza algumas evidências de que estes teores de nutrientes no solo são fatores limitantes para a vegetação do cerrado, tanto do estrato rasteiro quanto arbóreo/arbustivo. Os solos sob mata de galeria podem ser bem variáveis, porém geralmente podem apresentar teores nutricionais um pouco superiores aos de cerrado e também uma maior quantidade de matéria orgânica (Haridasan 1998).

Estudos nutricionais em espécies de cerrado têm mostrado uma variação sazonal na concentração foliar de nitrogênio e fósforo (Araújo & Haridasan 2008). Os estudos em formações florestais são poucos e têm sido realizados de maneira pontual (Haridasan & Araújo 2005). Num estudo pontual, Hoffmann *et al.* (2005) encontraram maiores teores nutricionais foliares para espécies de mata de galeria crescendo em regiões de cerrado.

Devido à clara sazonalidade existente no bioma cerrado, espera-se que os padrões hídricos, fotossintéticos e de concentração de teores nutricionais foliares também apresentem uma sazonalidade para os dois grupos. Espera-se também que os fenômenos de baixa disponibilidade hídrica, alta irradiância e baixa disponibilidade de nutrientes no solo sejam mais severos para as espécies de mata de galeria estabelecidas em regiões de cerrado; esses fatores estariam limitando o crescimento e desenvolvimento, devido principalmente a menores taxas fotossintéticas. Desta forma este trabalho teve por objetivo analisar os padrões sazonais de potencial hídrico foliar, assimilação de carbono e teor de nutrientes foliares para verificar suas possíveis influências nestes dois grupos ocorrentes no ambiente de cerrado.

2 Materiais e Métodos

2.1 Fotossíntese, potencial hídrico, área específica foliar (SLA) e espessura foliar

Os potenciais hídricos foliares foram determinados utilizando-se uma câmara de pressão (modelo 3005-1442, Soil Moisture, Santa Barbara, USA) no período antes do amanhecer, entre as 5:00 e 6:00 da manhã e ao meio dia, entre as 12:00 e 13:00. Foram amostradas três folhas por indivíduo. Selecionaram-se folhas que estivessem sempre totalmente expostas ao sol e totalmente expandidas. Imediatamente após a coleta, as folhas ou folíolos de cada árvore foram acondicionadas em bolsas plásticas, mantidas em caixa térmica hermeticamente fechada contendo gelo até serem medidas, que ocorreram num tempo de 10 minutos após a coleta em campo.

Os padrões de trocas gasosas foram determinados em plantas adultas, crescendo no campo, em cinco indivíduos de cada espécie. Todas as medidas foram realizadas em folhas totalmente expandidas que não demonstravam sinais de senescência. As taxas de trocas gasosas foram medidas usando-se um sistema aberto e portátil de trocas gasosas por infravermelho (LCA-4, Analytical Development Co., Hoddesdon, U.K.). Foram medidos os seguintes parâmetros: assimilação máxima (A_{\max}), taxa de transpiração (E) e condutância estomática (g_s).

Essas medidas foram tomadas sob uma densidade de fluxo de fótons entre 1200-1600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, obtido com o auxílio de uma fonte de luz halógena acoplada. As medidas foram tomadas sempre durante o período das 8:00 e 11:30 da manhã, com o intuito de evitar os baixos valores de déficit de pressão de vapor de água no início da manhã quando frequentemente ocorria a deposição de orvalho nas folhas e seus altos valores após o meio dia, que resultam em um fechamento estomático em muitas espécies do cerrado (Prado *et al.* 2004).

Foram amostradas três folhas por indivíduo, em 5 indivíduos, totalizando 150 folhas para as espécies de cerrado e 150 folhas para as espécies de mata de galeria. As medidas foram tomadas após um tempo de espera de 3 minutos para a estabilização do sistema. Após a conclusão das medições de trocas gasosas, as folhas foram coletadas e levadas em sacos herméticos e levadas ao laboratório para determinação da área foliar utilizando um scanner e o software gratuito Área (Caldas *et al.* 1992) e a massa seca obtida após secagem das folhas em estufa, a 70°C por 72 horas, seguida de pesagem em balança de precisão ($\pm 0,001 \text{ g}$). A área foliar específica (SLA) ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) foi obtida pela razão entre a área da folha e a sua massa seca.

Os dados de espessura foliar foram obtidos no mês de dezembro de 2006 com o auxílio de um paquímetro digital de precisão (Mitutoyo®, resolução de $\pm 0,03\text{mm}$). As medidas foram tomadas após remover a margem da folha, sendo efetuadas entre a nervura central e a margem retirada. Os dados foram obtidos de cinco folhas de cada indivíduo, totalizando 500 medições. Assume-se que no período da manhã durante a estação chuvosa as folhas estavam com o máximo grau de hidratação, apresentando assim sua espessura máxima.

Também foram calculados a eficiência do uso da água (Water use efficiency - WUE), dividindo-se A_{max} por E e a eficiência intrínseca do uso da água (Intrinsic water use efficiency - IWUE), dividindo-se A_{max} por g_s (Larcher 2000). Os valores de fotossíntese em base de área (A_{max}) foram transformados em base de massa (A_{massa}) dividindo-se o valor de A_{max} por 0,1 vezes a SLA (devido às unidades obtidas: $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ para fotossíntese e $\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$ para área foliar específica) correspondente da espécie obtida no mesmo mês da medida de fotossíntese.

As folhas utilizadas para análise da SLA, nos períodos de novembro de 2006 a julho de 2007, foram trituradas e amostras foram enviadas para o Laboratório de Isótopos Estáveis, do Prof. Leonel Sternberg, da Universidade de Miami para a análise de $\delta^{13}\text{C}$. Este análise teve por objetivo obter a eficiência integrada do uso de água dos pares congêneros estudados (Farquhar *et al.* 1989).

As medidas de potencial hídrico, fotossíntese e área foliar específica foram realizadas sempre por volta do dia 15 de cada mês, sendo realizadas durante uma semana. Os dados foram coletados em agosto e setembro de 2006 e em maio de 2007, caracterizando a estação seca; e também em novembro de 2006, janeiro e março de 2007, meses da estação chuvosa.

Todas as análises foram realizadas nos mesmo cinco indivíduos selecionados para cada espécie estudada, sendo tomados primeiramente os valores de potencial hídrico ao amanhecer, seguido das medidas de trocas gasosas e potencial hídrico ao meio dia. As folhas utilizadas no potencial hídrico e da fotossíntese foram utilizadas para a determinação da área foliar específica.

2.2 Nutrientes foliares

As folhas utilizadas para a análise de nutrientes foram coletadas dos mesmos indivíduos utilizados na análise fotossintética, sendo amostradas 5 folhas por indivíduo,

de um total de 3 indivíduos para cada espécie. Após a coleta as folhas foram levadas ao Laboratório de Fisiologia Vegetal da UnB, onde foram lavadas com água destilada e colocadas em estufa para secagem por um período de 72 horas a 70°C, para posterior moagem.

Para a análise de nutrientes foliares foram realizadas coletas, juntamente com as coletas de dados de fotossíntese, nos meses de novembro de 2006, janeiro e março de 2007, caracterizando a época chuvosa, e maio e julho de 2007 caracterizando-se a época seca. Todas as folhas coletadas cresceram e expandiram no período entre setembro e novembro de 2006, sendo assim controlada a idade da folha. Este fato foi possível devido as observações fenológicas no estudo de crescimento dos ramos descrito no capítulo 1.

Foram determinadas as concentrações dos seguintes nutrientes: nitrogênio (N), fósforo (P), cálcio (Ca), magnésio (Mg) e potássio(K). O teor de N nas folhas foi determinado utilizando-se o método de micro-Kjeldahl (Allen *et al.* 1974). Para se obter o teor de P, Ca, Mg e K as amostras de folhas foram digeridas, utilizando-se mistura triácida (ácidos nítrico, sulfúrico e perclórico), na proporção de 10:1:2 (Allen *et al.* 1974). O teor de P no extrato de folhas foi determinado por calorimetria, a 410 nm, utilizando-se uma mistura das soluções de vanadato e molibdato de amônia (1:1). As concentrações dos demais nutrientes foram obtidas por espectrofotometria de absorção atômica ou emissão de chama (Allen *et al.* 1974). As análises químicas para determinação de nutrientes de folhas foram realizadas no Laboratório de Solos do Departamento de Ecologia da Universidade de Brasília.

2.3 Análise estatística

Os resultados para o estudo do potencial hídrico, da fotossíntese e dos teores nutricionais foliares foram analisados no programa STATISTICA 99 Student utilizando-se um ANOVA FATORIAL para cada mês estudado; utilizaram-se como fatores o grupo funcional (mata x cerrado; fator fixo) e o gênero como fator aleatório (Zar, 1999). Após a utilização deste teste, foi realizado o teste post-hoc de Tukey para os fatores mais influentes. Para verificar a sazonalidade nas variáveis analisadas foi utilizada uma análise de variância com medidas repetidas no tempo para as médias dos gêneros estudados nos grupos funcionais (Zar 1999). Os dados que não apresentaram

normalidade e homogeneidade de variâncias foram transformados utilizando-se logaritmo na base dez. As relações entre SLA e teor de nutrientes e teor de N e teor de P foliar foram analisados através de uma regressão linear simples no programa SigmaPlot 10.0. A espessura foi analisada por um teste de ANOVA fatorial, seguido de teste de Tukey (Zar, 1999).

3 Resultados e Discussão

3.1 Clima

A precipitação acumulada durante o período de estudo (maio de 2006 a maio de 2007) na área foi de 1377 mm. No ano de 2006 o mês de outubro foi o mais chuvoso (Figura 1). Em 2007 as chuvas diminuíram a partir de março.

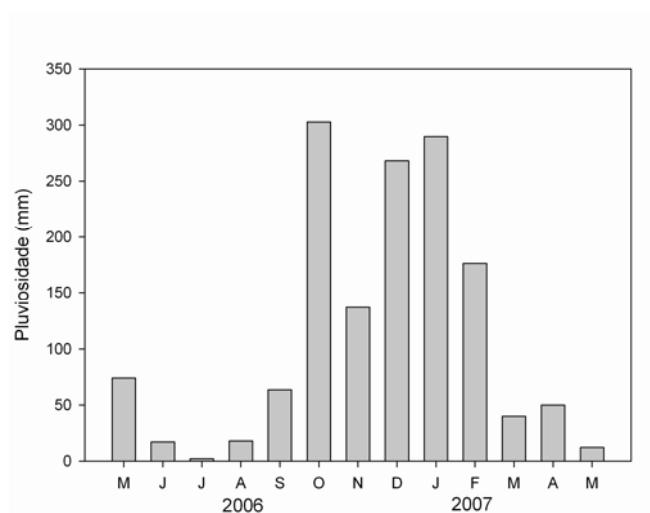


Figura 1 – Pluviosidade na Reserva Ecológica do IBGE durante o período de estudo

3.2 Potencial hídrico foliar

A Figura 2 demonstra a sazonalidade no potencial hídrico foliar ao amanhecer e ao meio dia nos dois grupos funcionais estudados. A análise estatística de medidas repetidas mostrou apenas um efeito significativo do tempo ($p < 0,01$) nos grupos estudados. Os maiores valores (menos negativos) foram encontrados no pico da estação chuvosa no mês de janeiro de 2007; já os menores valores foram encontrados nos meses correspondentes ao meio e final da época seca, em agosto de 2006 (para o potencial

hídrico ao meio dia) e em setembro de 2006 (para o potencial hídrico ao amanhecer) e início da estação seca subsequente, em maio de 2007. As análises pontuais (mês a mês) mostraram que o potencial hídrico ao amanhecer e ao meio dia foram semelhantes nos grupos funcionais durante todo o período estudado ($p > 0,05$).

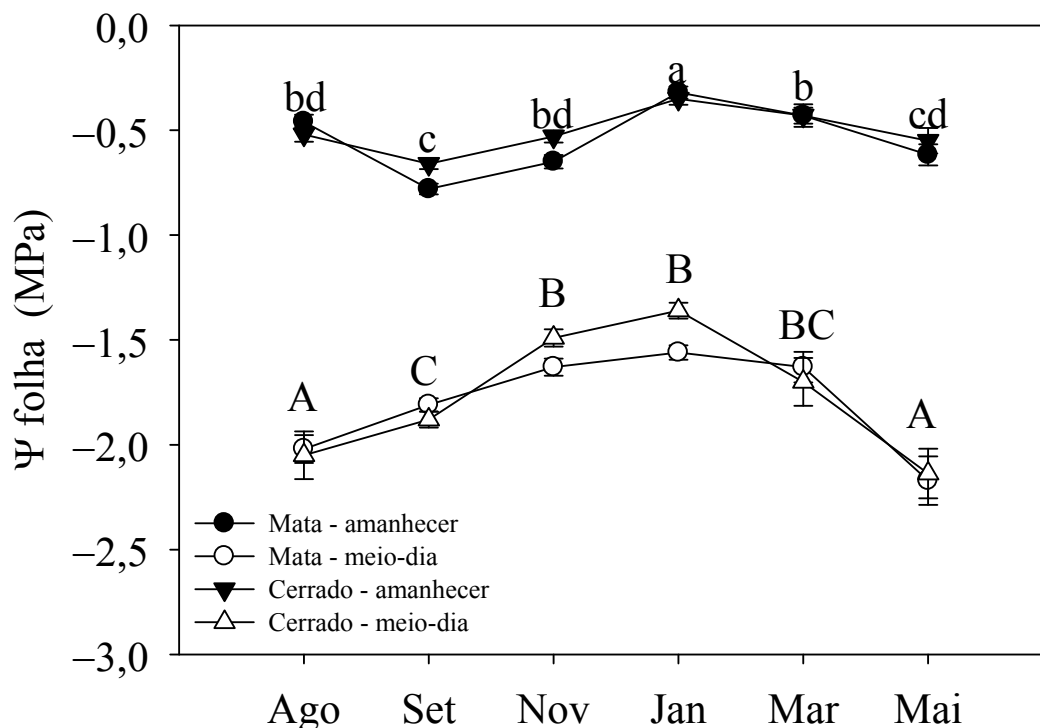


Figura 2 - Potencial hídrico foliar para o conjunto de espécies do cerrado e mata de galeria para o período de estudo. Letras indicam diferenças estatísticas significativas entre os meses estudados (abc para potencial ao amanhecer e ABC para o potencial ao meio dia) de acordo com o teste de Tukey ($p < 0,05$). Barras representam erro padrão ($n = 10$).

Houve efeito do gênero nos meses de agosto, março e maio ($p < 0,05$). Os que apresentaram menores valores de potencial hídrico ao amanhecer e ao meio dia foram *Hymenaea*, *Myrcia* e *Myrsine*, fato encontrado tanto no grupo funcional de mata como no de cerrado. As espécies que apresentaram os valores mais baixos de potencial hídrico ao meio dia foram *H. stigonocarpa* (-3,30MPa) e *M. tomentosa* (-2,42MPa), para a comunidade de cerrado e *H. martiana* (-2,40MPa) para a comunidade de mata, no mês de agosto de 2006. Os menores valores médios de potencial hídrico ao amanhecer foram encontrados no mês de setembro de 2006 para *H. stigonocarpa* (-1,09 MPa) e *T.*

ochracea (-0,91 MPa) na comunidade de cerrado e em *M. ferruginea* (-1,10 MPa) e *S. guianensis* (-0,92 MPa) para a comunidade de mata. Segundo Prior *et al.* (1997), valores de potencial hídrico ao amanhecer entre -0,50 e 1,5 MPa podem indicar um status transicional de estresse.

Prado *et al.* (2004) e Bucci *et al.* (2005) relataram um aumento do potencial hídrico para duas comunidades de cerrado entre a estação seca e chuvosa; fato encontrado para as duas comunidades analisadas neste estudo. Bucci *et al.* (2005) não encontraram uma variação entre os potenciais do meio dia na estação seca em relação aos potenciais da estação chuvosa, fato não encontrado aqui tanto para as espécies de mata como para cerrado. Num estudo de espécies florestais em floresta amazônica sazonal Miranda *et al.* (2005) encontraram valores de potencial hídrico ao meio dia muito similares aos encontrados por este estudo, entre -1,4 e 2,8 MPa; relacionados principalmente com a sazonalidade evidente encontrada na área de estudo.

Analisando plântulas de cerrado e de mata de galeria Hoffmann *et al.* (2004) mostraram que as plântulas de mata apresentavam um potencial hídrico ao amanhecer muito mais negativo do que suas contrapartes de cerrado (apresentando valores entre -3.1 e -2.4 MPa, muito mais altos que os valores encontrados para os indivíduos adultos de espécies de mata crescendo no cerrado; entre -1.0 e -0.2 MPa), mostrando um desequilíbrio entre o potencial da plântula e o do solo; todas as espécies de mata analisadas apresentaram raízes superficiais e morreram durante o período de análise na estação seca.

Analisando-se os dados obtidos por Hoffmann *et al.* (2004) para plântulas e os obtidos no presente estudo para plantas adultas, pode-se dizer que aparentemente o período de estabelecimento das plântulas de mata em ambiente de cerrado parece ser mais crítico; ao passarem por este estágio as plantas de mata de galeria parecem apresentar uma regulação hídrica semelhante às de cerrado.

3.3Área Foliar Específica e Espessura Foliar

A análise estatística para a área foliar específica mostrou um efeito do grupo funcional em todos os períodos analisados ($p < 0,01$), mostrando assim claramente a diferenciação das comunidades quanto a este parâmetro (Figura 3). Como já bem descrito na literatura referente aos pares congêneros de mata e de cerrado, os menores

valores de SLA foram obtidos para as espécies de cerrado, em contraposição com os maiores valores para as espécies de mata, como mostrado pelo estudo pontual de Hoffmann *et al.* (2005). As diferenças entre mata e cerrado se mantêm ao longo do ano mostrando que este parâmetro parece diferenciar bem entre os grupos.

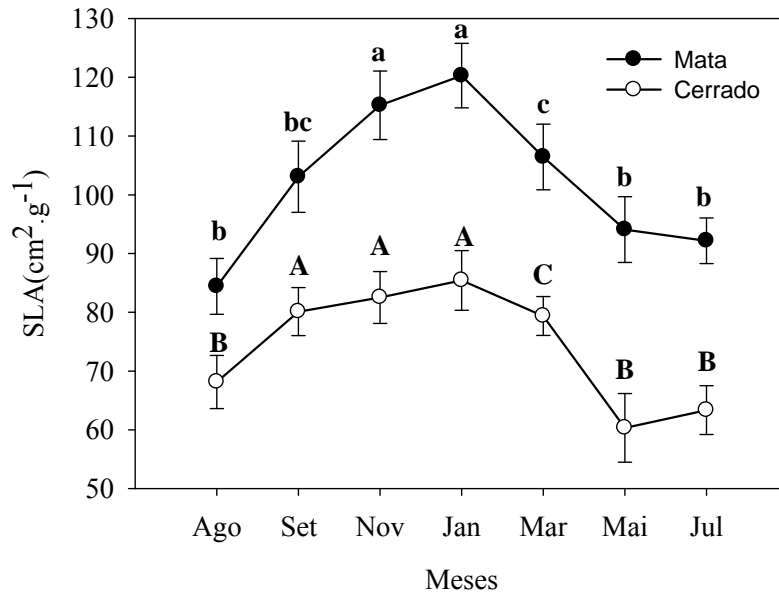


Figura 3 – Sazonalidade na área foliar específica para os grupos estudados. Letras indicam diferenças estatísticas significativas entre os meses estudados para mata (letras minúsculas) e cerrado (letras maiúsculas) de acordo com o teste de Tukey ($p < 0,05$). Barras representam erro padrão ($n = 10$).

Os dados de espessura foliar mostraram uma clara diferenciação entre as comunidades e os gêneros a ela pertencente: a comunidade de cerrado teve um valor médio de espessura duas vezes maior que o da comunidade de mata: 0,46 mm contra 0,23 mm (test t, $p < 0,001$; Figura 4A), com as espécies de mata apresentando sempre os menores valores (Figura 4B).

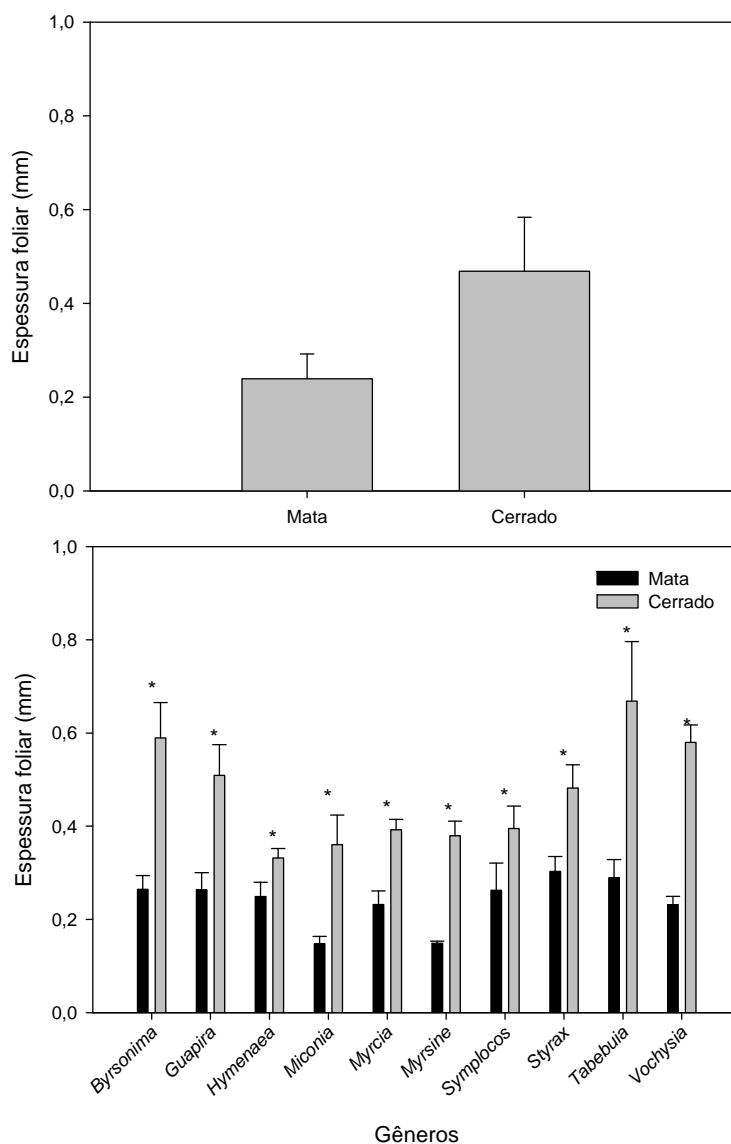


Figura 4 – Espessura foliar para os grupos funcionais (A) e os gêneros estudados (B). * indicam diferenças significativas de acordo com o teste de Tukey ($p < 0,05$). Barras representam erro padrão (n =10).

Os altos valores de SLA geralmente são causados por diferenças na espessura foliar: folhas com menor espessura geralmente apresentam maiores valores de SLA (Grime 1979). Neste estudo obtêve-se uma boa relação entre SLA e espessura foliar ($r^2=0,55$, $p = 0,025$) (Figura 5).

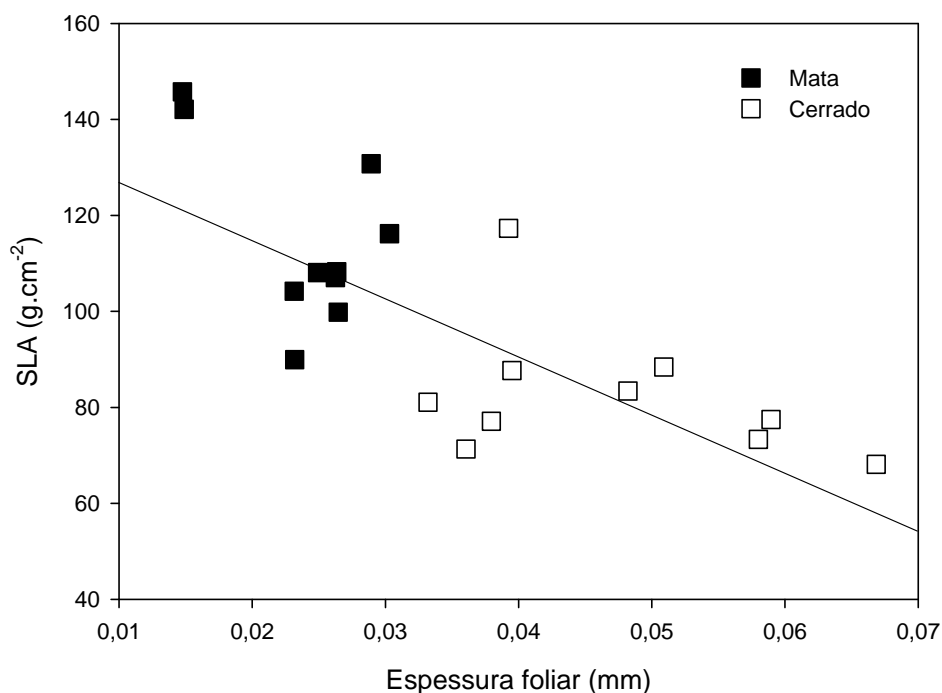


Figura 5 – Relação entre área foliar específica (SLA) e espessura foliar dos grupos funcionais estudados. Equação: $y = 140,50 - 1175x$ ($R^2=0,55$, $p=0,002$)

Segundo Franco *et al.* (2005), maiores valores de área foliar específica podem ser causados por um menor investimento na produção de tecidos foliares não fotossintéticos, como descrito para as espécies do cerrado por Cornélio (2006), que apresentaram maiores valores de espessura para cutícula e epiderme adaxial. Provavelmente as espécies de mata apresentam um maior investimento em espessura do tecido fotossintético ou/e possivelmente um maior investimento químico (nitrogênio e fósforo) em estruturas fotossintetizantes.

Analisando-se sazonalmente, observa-se um efeito claro do tempo ($p < 0,01$) na SLA, mostrando assim que os valores de área foliar específica sofreram variação nos períodos de amostragem (Figura 3). Os padrões encontrados para os grupos funcionais foram os mesmos: menores valores em agosto e setembro de 2006 e maio e julho de 2007, com os maiores valores em novembro e janeiro, com uma pequena queda no mês de março. A variação na SLA, com maiores valores durante a estação chuvosa, foi demonstrada por Araújo (2006) para algumas espécies do cerrado e também para algumas espécies das savanas australianas (Prior *et al.* 2004); entretanto alguns autores

não têm encontrado variação sazonal em algumas espécies sempre verdes de florestas estacionais tropicais (Cai *et al.* 2007).

A variação pode ter ocorrido por diferenças na idade ou fase de desenvolvimento das folhas utilizadas para a verificação deste parâmetro: em agosto a maioria das folhas estava em processo de senescência, o que poderia explicar os menores valores encontrados; já em setembro algumas espécies estavam brotando e já possuíam folhas novas totalmente expandidas, assim o valor da área foliar específica pode ter aumentado; já os maiores valores encontrados em novembro e janeiro poderiam ser reflexo das novas folhas produzidas, já que esses meses apresentaram valores similares estatisticamente.

Altos valores de SLA nas espécies de mata correspondem a uma alta capacidade competitiva em termos de alta fotossíntese na base de massa, como mostrado por este estudo; entretanto acredita-se que esta capacidade pode levar a uma baixa resistência ao estresse (Grime 1979, Reich *et al.* 1999, Dahlgren *et al.* 2006).

3.4 Fotossíntese

Os valores de A_{\max} entre os gêneros variaram entre 2-10 $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ na estação seca e entre 6-12 de $\text{CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ na estação chuvosa, tanto no grupo de mata como no de cerrado (Figura 6A). Para o período analisado como um todo, encontramos um valor de 5,90 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ para o grupo funcional de mata de galeria e um valor superior para o grupo de cerrado, cerca de 7,30 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Os valores obtidos neste estudo também foram concordantes com a literatura já existente para espécies de cerrado (Prado & Moraes 1997, Franco 1998, Prado *et al.* 2004, Franco *et al.* 2005). Alguns trabalhos com espécies de mata têm mostrado assimilações entre valores de 7-23 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, para espécies de floresta estacional, (Nogueira *et al.* 2004) e entre 7-12 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ para espécies da floresta sazonal numa transição entre savana e floresta na amazônia (Miranda *et al.* 2005).

Os grupos funcionais se diferenciaram nos meses da seca, em agosto e setembro de 2006 ($p < 0,01$), e no final da estação chuvosa em março de 2007 ($p < 0,01$) (Figura 5A). Durante os meses mais chuvosos não houve efeito do grupo funcional ($p > 0,05$), mostrando que as espécies de mata de galeria apresentaram valores semelhantes de assimilação máxima neste período. A sazonalidade na assimilação foi evidente pelo

efeito da época do ano ($p < 0,01$), mostrando maiores valores na época chuvosa, sendo encontrados em janeiro de 2007, e os menores no período seco de agosto-setembro de 2006. Os valores da estação chuvosa foram muito similares entre os grupos, com valores entre $8-10 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, na seca o cerrado apresentou uma assimilação de $5 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, enquanto a mata apresentou valores de 3. Miranda *et al.* (2005) relata variações semelhantes entre a estação seca e chuvosa para espécies de floresta amazônica, numa transição entre savana e floresta.

Sabe-se que as altas taxas de incidência luminosa, ligadas em conjunto com a baixa disponibilidade de água durante o período seco trazem fortes limitações até mesmo para as plantas do cerrado (Franco & Lüttge 2002). Esses fatores podem estar fazendo com que as plantas do grupo de mata estejam limitadas, em relação a plantas do cerrado durante o período da seca, porém, com a chegada das chuvas, as plantas podem recuperar seu status hídrico mais adequadamente e aumentar eficientemente as taxas fotossintéticas.

Os valores encontrados para A_{massa} nos gêneros de mata e de cerrado, nos períodos analisados estão de acordo com a literatura: entre 20 e $160 \mu\text{mol.kg}^{-1}.\text{s}^{-1}$ (Franco *et al.* 2005). Os valores encontrados foram superiores para as espécies de mata principalmente na época chuvosa (Figura 6B), sendo encontrado um efeito de comunidade no pico da estação chuvosa ($p < 0,01$) em janeiro de 2007, e no início da estação seca subsequente, em maio de 2007 ($p < 0,05$); fato encontrado também para os pares congêneros estudados por Cornélio (2006).

Assim como os outros fatores analisados, a assimilação em base de massa apresentou uma sazonalidade (Figura 6B) evidenciada pelo efeito do tempo nas análises ($p < 0,01$). O padrão encontrado foi semelhante tanto para as espécies de mata como para as de cerrado: menores valores na época seca em agosto e setembro de 2006, aumentando até um pico no meio da estação chuvosa em janeiro de 2007, decrescendo novamente até o início da estação seca subsequente, em maio de 2007.

Apesar de superiores, os valores para a espécie de mata não chegaram a ultrapassar valores acima de $160 \mu\text{mol.kg}^{-1}.\text{s}^{-1}$, encontrados por Nogueira *et al.* (2004) para algumas espécies de mata estacional semidecidual em São Paulo. Já os valores de cerrado estão dentro da faixa citada na literatura para cerrado (Franco *et al.* 2005) e para outras savanas do mundo (Prior *et al.* 2004): entre 30 e $70 \mu\text{mol.kg}^{-1}.\text{s}^{-1}$.

Tabela 1 – Relações lineares entre área foliar específica e assimilação em base de massa para os grupos funcionais estudados.

Mês / GF	Mata	Cerrado	Mata e Cerrado
Agosto	0,01	0,80	0,09
Setembro	0,03	0,49	0,01
Novembro	0,46	0,61	0,50
Janeiro	0,58	0,84	0,72
Março	0,21	0,32	0,29
Maio	0,24	0,77	0,66

As relações significativas são mostradas em negrito ($p < 0,05$)

Têm sido encontrados geralmente valores significativos de relações entre A_{massa} e SLA (Eamus *et al.* 1999; Prior *et al.* 2004; Franco *et al.* 2005). Neste trabalho, as correlações foram significativas para todos os períodos analisados do grupo funcional de cerrado, mas nem sempre para a mata de galeria. Em todos os casos o grupo funcional de mata apresentou menores valores da relação entre SLA e A_{massa} . Prior *et al.* (2004) mostraram que os valores das relações tendiam a diminuir durante a estação chuvosa, ou mesmo não se tornarem significativos, em relação a estação seca. Neste estudo os valores de relação não mostram um padrão sazonal para o conjunto de espécies do cerrado, entretanto tenderam a aumentar durante a estação chuvosa na mata.

Para a condutância estomática houve apenas um claro efeito do grupo funcional no mês de setembro de 2006 ($p < 0,01$), nos demais períodos esse efeito não foi significativo; mostrando que apenas no final da estação seca as espécies de mata apresentaram uma evidente redução e diferenciação com as espécies de cerrado. A sazonalidade também foi evidente para esta variável, o efeito do tempo foi significativo ($p < 0,05$), com os maiores valores de condutância sendo encontrados na época chuvosa, entre novembro e março. Fica evidente como os valores de g_s tenderam a aumentar significativamente com a chegada (novembro de 2006) e o avanço da estação chuvosa (até janeiro 2007) (Figura 6C). No mês de agosto os valores de condutância estavam concentrados praticamente entre 0 e $0,1 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, passando para valores significativamente mais altos do que $0,1 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ a partir de novembro. O aumento da condutância geralmente está correlacionado com um aumento na assimilação de carbono, como demonstrado por Prior *et al.* (2004) para espécies da savana australiana.

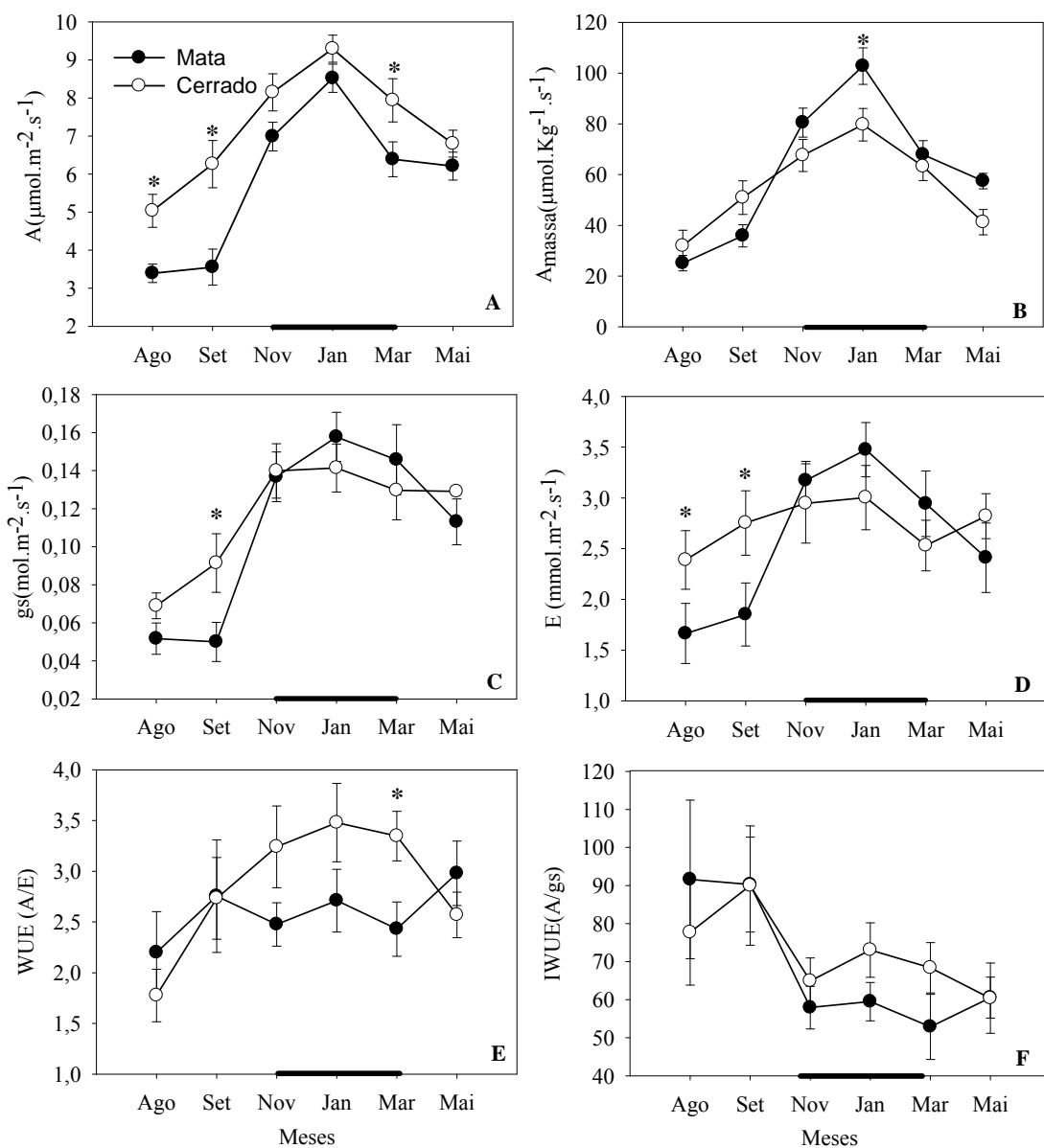


Figura 6 – Padrões sazonais de trocas gasosas para os grupos funcionais de mata e de cerrado. A – Assimilação máxima em área; B – Assimilação em massa; C – condutância estomática; D – transpiração; E – Eficiência no uso da água; F – Eficiência intrínseca no uso de água. * indicam diferenças significativas de acordo com o teste de Tukey ($p < 0,05$). Barras representam erro padrão ($n = 10$). Barra escura indica período chuvoso.

Os valores de condutância para o grupo de mata foram similares a média de valores para comunidades florestais estudadas na floresta sazonal amazônica, tanto na estação chuvosa ($0,16 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) quanto na seca ($0,07 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) (Miranda *et al.* 2005), fato que pode estar ligado a sazonalidade pluviométrica encontrada nos dois ambientes. Também foram semelhantes aos valores encontrados para plantas de uma

floresta amazônica, que estavam na faixa entre 0,05 a 0,15 (Carswell *et al.* 2000). Reduções na condutância estomática entre as estações chuvosa e seca foram observadas para plantas do cerrado (Prado *et al.* 2004) e também para florestas estacionais na região amazônica (Miranda *et al.* 2005) e até mesmo em trabalhos com plantas de sub-bosque em florestas tropicais da Guiana (Coste *et al.* 2005).

Os baixos valores de condutância encontrados para espécies de cerrado durante a estação seca são relacionados a uma limitação estomática devido à alta demanda evaporativa da atmosfera, sendo este fator extremamente crítico durante a estação seca, que é caracterizada por baixos valores de umidade relativa do ar (Franco 1998, Meinzer *et al.* 1999, Franco & Lüttgue 2002). Estes fatores podem estar atuando de forma mais severa nas espécies de mata de galeria, o que poderia explicar os menores valores de condutância estomática para as espécies de mata e sua limitação fotossintética na época seca.

A transpiração por unidade de área foliar foi diferente nos grupos de cerrado e mata apenas na época seca (Figura 6D), em agosto e setembro de 2006 ($p < 0,01$); nas demais épocas os valores médios foram semelhantes, sendo que na época chuvosa, apesar de não diferentes estatisticamente, os valores de transpiração para a maior parte das espécies de mata de galeria chegou a ser superior aos valores das espécies de cerrado. Os maiores valores na estação chuvosa é um indicativo da maior disponibilidade hídrica nesse período.

A análise estatística do WUE mostrou um efeito da comunidade apenas no final da estação chuvosa, no mês de março de 2007 ($p < 0,01$) (Figura 6E); nos demais períodos, apesar de levemente superiores, os valores de WUE do grupo funcional de cerrado foram estatisticamente semelhantes ao do grupo de espécies de mata de galeria. Houve um efeito claro da época do ano ($p < 0,01$) apenas na comunidade de espécies do cerrado, com maiores valores na estação chuvosa; na comunidade de mata, os valores de WUE mantiveram-se relativamente constantes durante o período estudado. Na comunidade de cerrado o valor de WUE foi maior no mês de janeiro de 2007, no meio da estação chuvosa; algumas espécies realmente apresentam uma melhor eficiência do uso de água em meses mais chuvosos, como demonstrado por Prado *et al.* (2004).

Para o IWUE a análise estatística não mostrou um efeito do grupo funcional para nenhum dos períodos analisados ($p > 0,05$), sendo assim, para todo o período estudado parece não haver uma clara diferença entre as duas comunidades para esse parâmetro (Figura 6F). A sazonalidade foi evidente ($p < 0,05$), mostrando maiores valores de

IWUE nos meses da seca, em agosto e setembro de 2006, e menores valores nos meses subsequentes, para os dois grupos funcionais. Este fato já era esperado, pois realmente há uma limitação na condutância estomática nos meses mais secos o que propicia uma melhor economia no uso da água (Prado *et al.* 2004).

A eficiência do uso da água pode ser mais bem compreendida pelas análises nas mudanças no $\delta^{13}\text{C}$ (Franco *et al.* 2005), pois as plantas discriminam a abundância natural de isótopos na atmosfera devido à alta difusão do gás carbônico 12 em relação ao gás carbônico 13; sendo assim a discriminação isotópica é altamente correlacionada com o uso da água (Farquhar *et al.* 1989). Foram encontradas diferenças significativas entre os grupos estudados em todos os períodos ($p < 0,05$), com os valores mais negativos $\delta^{13}\text{C}$ para o grupo de mata em todos os períodos estudados (Figura 7), mostrando que este grupo apresenta uma menor eficiência no uso da água, quando crescendo em ambientes de savana. Os dados obtidos confirmam o estudo pontual realizado por Hoffmann *et al.* (2005), que encontraram diferenças significativas entre os dois grupos funcionais neste parâmetro para o mês de maio, início da estação seca; e demonstram que as diferenças não são apenas pontuais, mantendo-se ao longo do ano.

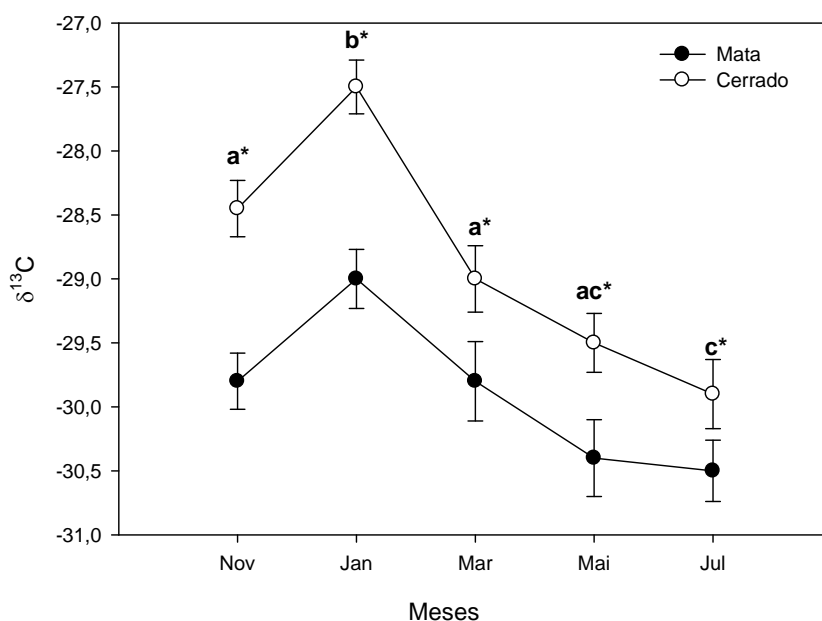


Figura 7 – Sazonalidade nos padrões de $\delta^{13}\text{C}$ foliar para os grupos de cerrado e mata de galeria. * indica diferenças entre os grupos ($p < 0,05$). ABC indica diferenças entres os períodos analisados ($p < 0,05$). Barras representam erro padrão ($n = 10$).

A sazonalidade nos padrões de $\delta^{13}\text{C}$ foi evidente, com valores menos negativos de $\delta^{13}\text{C}$ na época mais chuvosa ($p < 0,05$), indicando que os grupos estudados são mais eficientes na época chuvosa do que na época seca, este fato está de acordo com os valores encontrados para WUE (A/E) somente para o grupo de savana, porém não para o de floresta. Uma queda nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ é geralmente encontrada quando há diferenças de disponibilidade de água entre regiões ou mesmo estações diferentes (Midgley *et al.* 2004, Potts *et al.* 2005).

3.5 Nutrientes

A Figura 8 demonstra a sazonalidade evidente encontrada nos teores nutricionais foliares para nitrogênio (A) e fósforo (B). Os maiores valores para estes nutrientes foram encontrados no mês de janeiro ($p < 0,05$), e os menores no mês de julho ($p < 0,05$). Houve um aumento gradativo no teor de nutrientes entre novembro, início da estação chuvosa, e janeiro; sendo que a partir deste mês as concentrações tenderam a diminuir. Os padrões encontrados neste estudo já foram encontrados por outros autores para espécies de cerrado (Carvalho *et al.* 2007; Araújo & Haridasan 2007), porém demonstrados pela primeira vez em espécies de mata de galeria.

Apenas no mês de março de 2007 houve uma diferença significativa nos teores de N foliar entre os grupos funcionais estudados ($p < 0,05$), com o grupo de mata apresentando maior concentração. Nos demais períodos as concentrações foram semelhantes, demonstrando que os grupos funcionais estudados parecem se comportar de forma semelhante no que diz respeito à captação e investimento de N foliar por massa seca de folha. Para o elemento P, não foi encontrada nenhuma diferença significativa entre os dois grupos para todo o período estudado ($p > 0,05$). Em todos os gêneros estudados as concentrações de N e P caíram entre janeiro e julho.

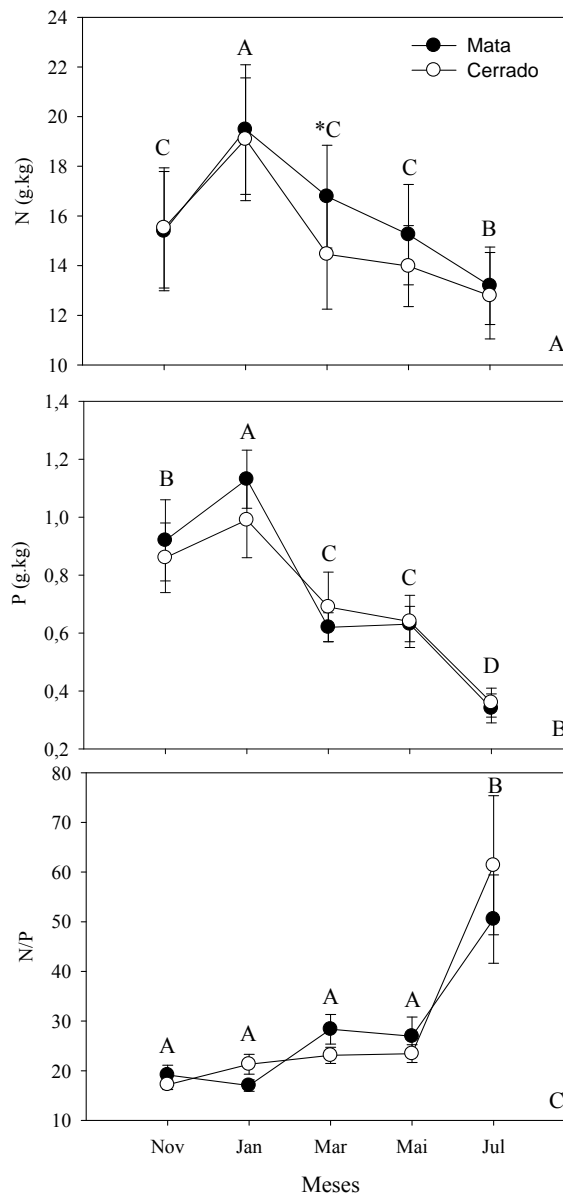


Figura 8 – Sazonalidade nos teores nutricionais foliares para os grupos de cerrado e mata de galeria. A – nitrogênio; B – fósforo; C – Razão N/P. Letras maiúsculas representam sazonalidade. Barras representam erro padrão (n =10).

As razões entre N e P para os grupos funcionais são mostrados na Figura 8C. Tanto o grupo de cerrado como o de mata de galeria apresentaram valores semelhantes da razão entre N/P durante todo o período estudado.

Segundo Aerts & Chapin (2000) valores superiores a 16 indicam limitação pelo elemento fósforo. A limitação por fósforo é recorrente nos solos do cerrado (Haridasan 1994, Marimon Júnior & Haridasan 2005), sendo este fato responsável pelos altos valores da razão N/P encontradas para as espécies ali viventes por diversos autores

(Nardoto *et al.* 2006, Araújo & Haridasan 2007). Neste estudo, durante os períodos de novembro a maio, os valores médios encontraram-se entre 17 e 29 para os dois grupos, porém para o mês de julho tiveram um aumento substancial, passando a valores de 50 a 60. Os altos valores para o último período podem demonstrar o alto grau de senescência em que as folhas dos dois grupos já se encontravam nessa época, pois alguns estudos mostram valores de até 40 para folhas senescentes em florestas temperadas (Güsewell 2004).

As correlações entre N e P foram significativas tanto no período chuvoso (Figura 9A) quanto no seco (Figura 9B), sendo algumas vezes influenciada pelo comportamento das espécies do gênero *Guapira* (Tabela 2). O grau de relação foi maior no pico da concentração de nutrientes foliares.

Diversos trabalhos têm mostrado a relação entre estes dois elementos, tanto para ambientes de cerrado (Wright *et al.* 2001, Prior *et al.* 2004, Franco *et al.* 2005, Araújo & Haridasan 2007) quanto para outros ecossistemas (Rozendaal *et al.* 2006), entretanto para alguns casos, as correlações entre N e P tendem a apresentar o mesmo grau entre a estação seca e chuvosa (Prior *et al.* 2004). As correlações entre N e P têm sido muito discutidas, sendo sua associação ligada principalmente a sua ação sinérgica nos processos bioquímicos dos vegetais, principalmente por serem elementos essenciais na síntese de proteínas, como as clorofilas (Güsewell 2004).

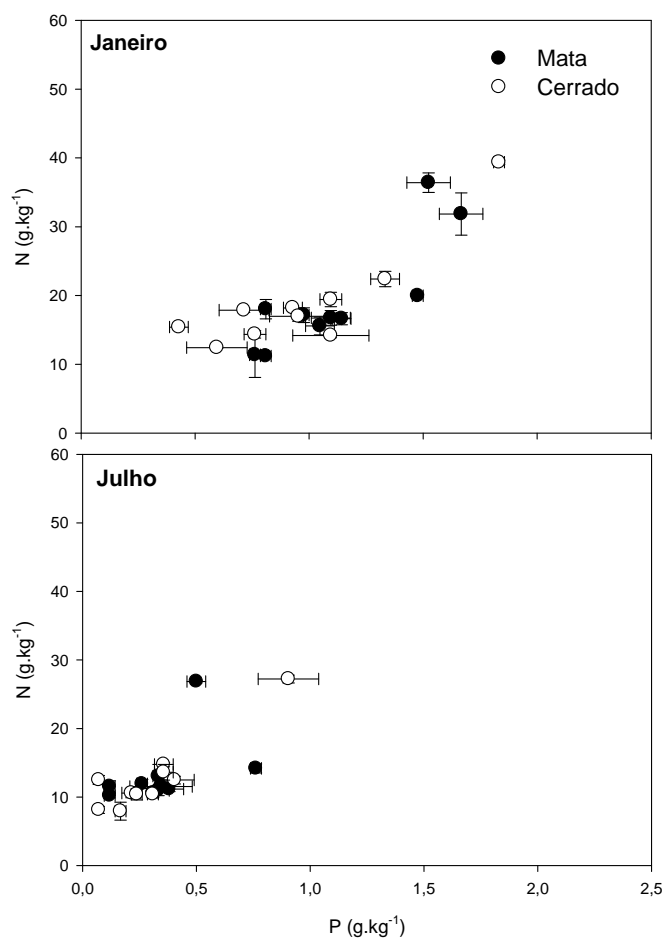


Figura 9 –Relações entre teor de nitrogênio foliar (N) e teor foliar de fósforo (P) na estação chuvosa (A) e seca (B).

Tabela 2 – Valores para as correlações entre teor de nitrogênio e fósforo foliar no grupo de mata de galeria e de cerrado

Mês	Mata	Cerrado
Janeiro	$r^2 = 0,71$ $p = 0,01$	$r^2 = 0,74$ $p = 0,00$
	$r^2 = 0,74$ $p = 0,01^*$	$r^2 = 0,44$ $p = 0,04^*$
Julho	$r^2 = 0,20$ $p = 0,06$	$r^2 = 0,84$ $p = 0,00$
	$r^2 = 0,56$ $p = 0,03^*$	$r^2 = 0,37$ $p = 0,05^*$

* relação sem a espécie fixadora do gênero *Guapira*

As concentrações foliares do elemento potássio (Figura 10A) não se diferenciaram em nenhum momento nos períodos entre os grupos estudados ($p > 0,05$), entretanto houve uma sazonalidade evidenciada para ambos os grupos ($p < 0,05$) com

maiores concentrações foliares nos meses da época chuvosa (novembro, janeiro e março) decrescendo na época seca (maio e julho), confirmando os dados obtidos para uma comunidade de cerrado estudada por Araújo & Haridasan (2007).

As concentrações do elemento Ca (Figura 10B) foram estatisticamente semelhantes entre os grupos ($p < 0,05$) e também entre os períodos analisados, mostrando não haver sazonalidade nas concentrações foliares deste elemento. As concentrações de magnésio (Figura 10C) também foram semelhantes entre os grupos ($p > 0,05$), porém apresentaram certo grau de sazonalidade, com maiores valores encontrados durante a estação chuvosa.

Segundo Vilela & Lacerda (1992) as variações nas concentrações de nutrientes foliares estão mais relacionadas com os mecanismos de absorção e translocação na própria planta do que com fatores advindos da sazonalidade ambiental ao longo do período, portanto a queda na concentração destes elementos está principalmente ligada à maturação das folhas e sua senescência. Os elementos N, P e K são altamente móveis, e por isso suas concentrações apresentam uma variação sazonal de acordo com a idade foliar; já Ca e Mg são elementos de difícil mobilidade, entretanto o último apresentou uma sazonalidade, com menores valores na estação seca.

Hoffmann *et al.* (2005) encontraram diferenças significativas na concentração de nutrientes foliares (principalmente N P e K) entre os grupos funcionais de mata e de cerrado, fato ligado principalmente às diferenças relacionadas à área foliar específica. Neste estudo os valores de área foliar específica foram maiores para todos os períodos para o grupo funcional de mata, entretanto os valores de N, P e K não diferiram nas épocas analisadas.

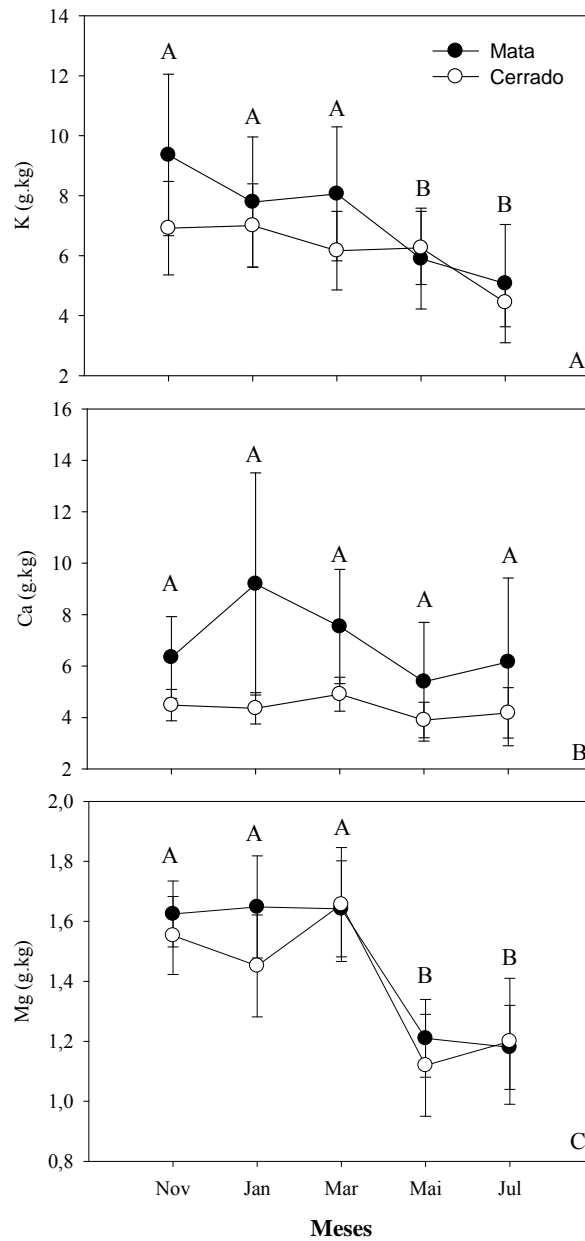


Figura 10 – Sazonalidade nos teores nutricionais foliares para os grupos de cerrado e mata de galeria. A – potássio ; B – cálcio; C – magnésio. Letras maiúsculas representam sazonalidade. Barras representam erro padrão (n =10).

As correlações entre N e SLA são mostradas para duas épocas estudadas, na estação chuvosa (Figura 11A) e estação seca (Figura 11B). Os valores foram maiores e significativos somente no período chuvoso ($r^2 = 0,30$, $p = 0,045$), desde que as duas espécies do gênero *Guapira* fosse eliminada da análise. Na estação seca essa relação não foi significativa para os dois grupos ($r^2 = 0,01$, $p = 0,56$).

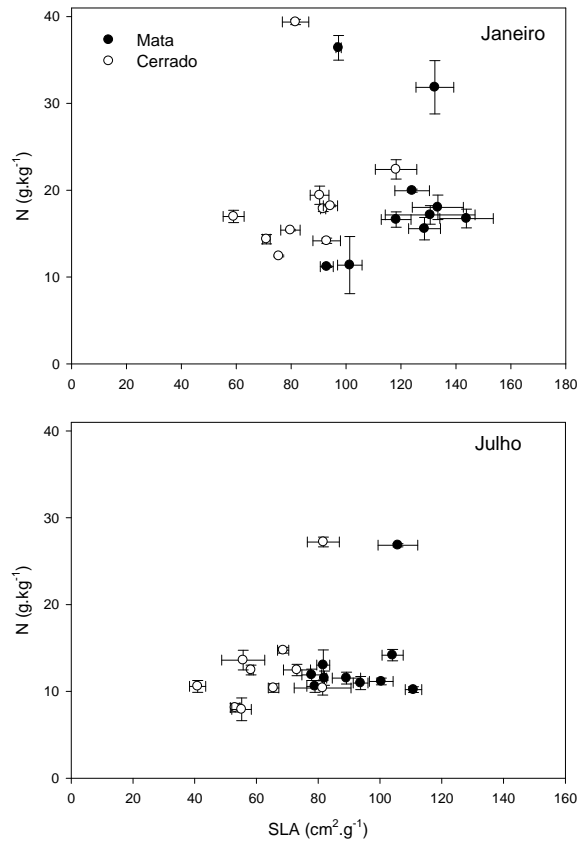


Figura 11 – Relações entre área foliar específica (SLA) e teor de nitrogênio foliar na estação chuvosa (A) e seca (B).

A fotossíntese é extremamente afetada pela disponibilidade de nitrogênio na folha, sendo que geralmente há um aumento na assimilação de CO₂ de acordo com a maior disponibilidade deste nutriente (Reich *et al.* 1995, Franco *et al.* 2005). No entanto, os valores de A_{massa} e nitrogênio da época chuvosa não mostraram uma relação linear significativa tanto para o conjunto de espécies da mata ($r^2 = 0,01$ $p > 0,05$) quanto para as do cerrado ($r^2 = 0,03$ $p > 0,05$).

4 Conclusões

Os fenômenos estudados apresentaram uma sazonalidade evidente para os dois grupos estudados. Os padrões de regulação hídrica são muito semelhantes para as comunidades estudadas, apesar de os valores de potencial hídrico foliar serem levemente mais negativos nas espécies do grupo funcional de mata. As principais diferenças encontradas estão principalmente em alguns atributos foliares relacionados com a produtividade, como área foliar específica e A_{massa} (ambas maiores para as

espécies de mata) e espessura foliar (maior para as espécies de cerrado). Os padrões sazonais de trocas gasosas são similares ao longo do tempo, porém o grupo funcional de cerrado apresenta maiores valores de assimilação por área e condutância estomática na época seca. As diferenças na eficiência do uso de água, apresentando o grupo de cerrado maior eficiência, parece não ser fator limitando ao crescimento e produtividade das espécies de mata em regiões de cerrado. Apesar de sofrer uma maior limitação estomática e fotossintética durante a estação seca, o grupo funcional de mata se recupera com o início das chuvas, e atinge valores semelhantes de assimilação de CO₂ por unidade de área, condutância estomática e transpiração ao longo da estação chuvosa e maiores valores de A_{massa} .

Os teores dos nutrientes estudados apresentaram uma sazonalidade evidenciada, com maiores valores na estação chuvosa; entretanto não houve diferenças significativas nas concentrações de N,P,K,Ca e Mg. Apesar das limitações nutriociniais no solo do cerrado, as espécies de mata apresentaram um padrão nutricional semelhante às de cerrado.

5 Bibliografia

AERTS, R. & CHAPIN, F.S. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. **Advances in Ecological Research** 30: 1-67.

ALLEN, S.E.; GRIMSHAW, H.M.; PARKINSON, J.A. & QUARMBY, C. 1974. **Chemical analysis of ecological materials**. Oxford, Blackwell Scientific Publications, 565p.

ARAÚJO, J.F. 2006. **Padrões nutricionais de espécies lenhosas do cerrado**. Dissertação, Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília-DF.

ARAÚJO, J.F. & HARIDASAN, M. 2007. Relação entre deciduidade e concentrações foliares de nutriente em espécies lenhosas do cerrado. **Revista Brasileira de Botânica** 30(3): 533-542.

BUCCI, S.J.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C.; FRANCO, A.C.; CAMPANELLO, P. & SCHOLZ, F. 2005. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum

leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. **Trees** **19**: 296-304.

CAI, Z.Q.; CHEN, Y.J. & BONGERS, F. 2007. Seasonal changes in photosynthesis and growth of *Zizyphus attopensis* seedlings in three contrasting microhabitats in a tropical seasonal rain forest. *Tree Physiology* **27**: 827-836.

CALDAS, L. S.; BRAVO, C. ; PICCOLO, H. ; FARIA, C.R.S.M. 1992. Measurement of leaf area with a hand-scanner linked to a microcomputer. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal** **4(1)**:17-20.

CARSWELL, F.E.; MEIER, P.; WANDELLI, E.V.; BONATES, L.C.M.; KRUIJT, B.; BARBOSA, E.M.; NOBRE, A.D.; GRACE, J. & JARVIS, P.G. 2000. Photosynthetic capacity in a central Amazonian rain forest. **Tree Physiology** **20**: 179-186.

CARVALHO, A.P.F.; BUSTAMENTE, M.M.M.; KOZOVITS, A.R. & ASNER, G.P. 2007. Variações sazonais nas concentrações de pigmentos e nutrientes em folhas de espécies de cerrado com diferentes estratégias fenológicas. **Revista Brasileira de Botânica** **30(1)**: 19-27.

CORNÉLIO, I.N. 2006. **Ecofisiologia de pares arbóreos congêneros de cerrado s.s. e mata de galeria**. Tese de Doutorado, Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília-DF.

COSTE, S.; ROGGY, J.C.; IMBERT, P.; BORN, C.; BONAL, D. & DREYER, E. 2005. Leaf photosynthetic traits of 14 tropical species in relation to leaf nitrogen concentration and shade tolerance. **Tree Physiology** **25**: 1127-1137.

DAHLGREN, J.P.; ERIKSSON, O.; BOLMGREN, K.; STRINDELL, M. & EHRLÉN, J. 2006. Specific leaf area as a superior predictor of changes in field layer abundance during forest succession. **Journal of Vegetation Science** **17**: 577-582.

EAMUS, D.; MYERS, B.; DUFF, G. & WILLIAMS, R. 1999. Seasonal changes in photosynthesis of eight savanna tree species. **Tree Physiology** **19**: 665-671.

FARQUHAR, G.D.; EHLERINGER, J.R. & HUBICK, K.T. 1989 Carbon isotope discrimination and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology** **40**: 503–537.

FRANCO, A.C. 1998. Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala Montana*, an evergreen savanna species. **Plant Ecology** **136**: 69-76.

FRANCO, A.C. 2002. Ecophysiology of woody plants. In: OLIVEIRA, P.S & MARQUIS, R.J. 2002. **The cerrados of Brazil**. Columbia University Press, New York. 178-197.

FRANCO, A.C. & LUTTGE, U. 2002. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical, efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. **Oecologia** **131**: 356-365.

FRANCO, A.C. 2004. Estratégias funcionais de plantas lenhosas das savannas do Brasil Central: Relação ao déficit hídrico e ao regime luminoso. In: HERNÁN, M.C. (Org.). **Fisiologia Ecológica em Plantas: Mecanismos y Respuestas a Estrés em los Ecosistemas**. Valparaíso: EUV. Pp. 173-188.

FRANCO, A.C., BUSTAMANTE, M., CALDAS, L.S., GOLDSTEIN, G., MEINZER, F.C., KOZOVITS, A.R., RUNDEL, P., CORADIN, V.T.R. 2005. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. **Trees** **19**: 326-335.

GRIME, J.P. 1979. **Plant strategies and vegetation process**. Wiley, London, UK.

GÜSEWELL, S. 2004. N:P ratios in terrestrial plants: variations and functional significance. **New Phytologist** **164**: 243-266.

HARIDASAN, M. 2000. Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal** **12**: 54-64.

HARIDASAN, M. 1994. Solos do distrito federal. *In* Cerrado: Caracterização, ocupação e perspectivas – o caso do Distrito Federal. (M. Novaes Pinto ed.). Universidade de Brasília, Brasília-DF. P. 321-344.

HARIDASAN, M. 1998. Solos de mata de galeria e nutrição mineral de espécies arbóreas em condições naturais. *In*: **Cerrado: Matas de Galeria**. (RIBEIRO, J.F. Ed.) Embrapa-CPAC, Planaltina-DF. pp. 19-28.

HARIDASAN, M. & ARAÚJO, G.M. 2005. Perfil nutricional de espécies lenhosas de duas florestas semidecíduas em Uberlândia, MG. **Revista Brasileira de Botânica** **28(2): 295-303**.

HOFFMANN, W.A. 2000. Post-establishment seedling success in the Brazilian cerrado: A comparison of savanna and forest species. **Biotropica** 32:62-69.

HOFFMANN, W.A.; ORTHEN, B. & FRANCO, A.C. 2004. Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. **Oecologia** **140**: 252-260.

HOFFMANN, W.A., FRANCO, A.C., MOREIRA, M. Z. & HARIDASAN, M. 2005. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. **Functional Ecology** **19**: 932-940.

LARCHER, W. 2000. **Ecofisiologia vegetal**. 1 ed..São Carlos: Editora Rima. 512 pg.

MARIMON JUNIOR, B.H. & HARIDASAN, M. 2005. Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e um cerrado *sensu stricto* em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. **Acta Botânica Brasílica** **19**: 913-926.

MEINZER, F.C.; GOLDSTEIN, G.; FRANCO, A.C.; BUSTAMANTE, M.; IGLER, E.; JACKSON, P.; CALDAS, L.S. & RUNDEL, P.W. 1999. Atmospheric and hydraulic

limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. **Functional Ecology** 13: 273-282.

MIDGLEY, G.F.; ARANIBAR, J.N.; MANTLANA, K.B. & MACKO, S. 2004. Photosynthetic and gas exchange characteristics of dominant woody plants in a moisture gradient in Africa savanna. **Global Change Biology** 10: 309-317.

MIRANDA, E.J.; VOURLITIS, G.L.; PRIANTE FILHO, N.; PRIANTE, P.C.; CAMEPLO JR, J.H.; SULI, G.S.; FRITZEN, C.L.; LOBO, F.A. & SHIRAIWA, S. 2005. Seasonal variation in the leaf gas exchange of tropical forest trees in the rain forest-savanna transition of the southern Amazon Basin. **Journal of Tropical Ecology** 21: 451-460.

MORAES, J.A.P.V. & PRADO, C.H.B.A. 1998. Photosynthesis and water relations in cerrado vegetation. In: SCARANO, F.R. & FRANCO, A.C. (Eds.) Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in neotropics. **Series Oecologia Brasiliensis** v.4. p.45-63.

NARDOTO, G.B.; SOUZA, M.P. & FRANCO, A.C. 1998. Estabelecimento e padrões sazonais de produtividade de *Kielmeyera coriacea* (Spr.) Mart. nos cerrados do Planalto Central: efeitos do estresse hídrico e sombreamento. **Revista Brasileira de Botânica** 21: 313-319.

NARDOTO, G. B.; BUSTAMANTE, M.M.C.; PINTO, A.S. & KLINK, C.A. 2006. Nutrient use efficiency at ecosystem and species level in savanna areas of Central Brazil and impacts of fire. **Journal of Tropical Ecology** 122(2): 191-201.

NAVES-BARBIERO, G.B.; FRANCO, A.C.; BUCCI, S.J. & GOLDSTEIN, G. 2000. Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre-verdes no campo sujo e no cerradão. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal** 12: 119-134.

NOGUEIRA, A.; MARTINEZ, C.A.; FERREIRA, L.L. & PRADO, C.H.B.A. 2004. Photosynthesis and water use efficiency in twenty tropical tree species of differing succession status in a Brazilian reforestation. **Photosynthetica** **42(3)**: 351-356.

OLIVEIRA-FILHO, A.T. & RATTER, J.A. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado Biome. In: OLIVEIRA, P.S & MARQUIS, R.J. 2002. **The cerrados of Brazil**. Columbia University Press, New York. 121-140.

PEREZ, S.C.J.G.A. & MORAES, J.A.P.V. 1991. Determinação do potencial hídrico, condutância estomática e potencial osmótico em espécies dos estratos arbóreo, arbustivo e herbáceo de um cerrado. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal** **3**: 27-37.

PETERSON, A.G. & CMEAL participants (1999). Reconciling the apparent difference between mass- and área-based expressions of the photosynthesis-nitrogen relationships. **Oecologia** **118**: 144-150.

POTTS, D.L.; HUXMAN, T.E.; SCOTT, R.L.; WILLIAMS, D.G. & GOODRICH, D.C. 2005. The sensitivity of ecosystem carbon exchange to seasonal precipitation and woody plant encroachment. **Oecologia** **150**: 453-463.

PRADO, C.H.B.A. & MORAES, J.A.P.V. 1997. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under fields conditions. **Photosynthetica** **33(1)**: 103-112.

PRADO, C.H.B.A.; WENHUI, Z.; ROJAS, M.H.C. & SOUZA, G.M. 2004. Seasonal leaf gas exchange and water potential in woody cerrado species community. **Brazilian Journal of Plant Physiology** **16(1)**: 7-16

PRIOR, L.D.; EAMUS, D. & DUFF, G.A. 1997. Seasonal trends in carbon assimilation, stomatal conductance, predawn leaf water potential and growth of *Terminalia ferdinandiana*, a deciduous tree of northern Australia. **Australian Journal of Botany** **45**: 53-69.

REICH, P.B.; KLOEPPPEL, B.D.; ELLSWORTH, D.S. & WALTERS, M.B. 1995. Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. **Oecologia 104**: 24-30.

REICH, P.B.; ELLSWORTH, D.S.; WALTERS, M.B.; VOSE, J.M.; GRESHAM, C.; VOLIN, J.C. & BOWMAN, W.D. 1999. Generality of leaf traits relationships: a test across six biomes. **Ecology 80**: 1955-1969.

SARACENO, M.I. 2006. **Efeitos da fertilização a longo prazo no metabolismo fotossintético, nas características foliares e no crescimento em árvore do cerrado**. Dissertação de Mestrado em Ecologia. Brasília-DF

VILELA, D.M. & LACERDA, L.D. 1992. Dinâmica de elementos minerais em folhas de duas espécies arbóreas do cerrado. **Revista Brasileira de Botânica 52**: 151-160.

WRIGHT, I.J.; REICH, P.B. & WESTOBY, M. 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high-and-low rainfall and high and low-nutrient habitats. **Functional Ecology 15**: 423-434.

ZAR, J.H. 1999. **Biostatistical Analysis**. 4th Ed. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

Capítulo 3

**Características Estomáticas de Pares
Congenéricos de Cerrado e Mata de
Galeria Crescendo Numa Região de
Cerrado do Brasil Central**

1 Introdução

As características morfo-anatômicas das plantas são grandemente influenciadas pelos fatores ambientais associados com o clima, luz, quantidade de chuva, solo e altitude (Givnish 1984). Tais fatores variam no espaço e no tempo e podem ser limitantes para o estabelecimento e crescimento da vegetação. As folhas são os órgãos vegetais mais expostos às condições ambientais e suas modificações têm sido interpretadas como adaptações a ambientes específicos (Shields 1950, Fahn 1986). Alguns estudos anatômicos têm mostrado uma grande variação na estrutura foliar das espécies presentes no cerrado *sensu stricto*, principalmente relacionadas à incidência luminosa (Marques *et al.* 2000), ao conteúdo de nutrientes no solo e aos efeitos da sazonalidade (Justo *et al.* 2005). Estas variações podem afetar a economia hídrica e a fixação de carbono.

Estudos relacionados aos padrões de densidade de estômatos têm mostrado uma maior densidade estomática em folhas expostas à alta irradiância ou com alta disponibilidade hídrica, fato relacionado provavelmente com um aumento na condutância estomática, propiciando assim um aumento na taxa de assimilação de carbono (Lleras 1974). Pode haver grande variação no tamanho dos estômatos e da abertura estomática de acordo com as características do ambiente (Croxdale 2000, Pandey & Nagar 2003, Pearce *et al.* 2005) mostrando assim que as plantas conseguem alterar estas características de acordo com as características ambientais presentes no momento em que a folha está em formação (Abrams *et al.* 1994).

A densidade estomática, o grau de abertura do poro estomático e a sua regulação são de extrema importância nos estudos de espécies presentes em regiões semi-áridas ou em ambientes sazonais, onde há uma estação seca claramente definida. (Pearce *et al.* 2005). As características dos estômatos, incluindo tamanho, frequência e distribuição variam enormemente entre as diferentes espécies (Boeger & Wisniewski 2003) e também entre ambientes (Pearce *et al.* 2005); e seu estudo, em conjunto com a resposta estomática pode mostrar evidência de aclimatação adaptativa a determinados ambientes (Smith *et al.* 1998, Sparks & Black 1999, Dunlap & Stettler 2001).

O estudo das características anatômicas das folhas de espécies presentes em ambientes instáveis, que estão expostos a grande variação ambiental, como ocorre nas transições entre formações savânicas e florestais, têm o objetivo principal de elucidar os processos de trocas gasosas e economia hídrica em relação à estrutura estomática foliar;

como por exemplo, a densidade estomática e tamanho dos estômatos, permitindo identificar respostas ecofisiológicas preditivas aos estresses ambientais (Abrams *et al.* 1994).

Os estudos com os pares congenéricos de mata de galeria e cerrado, em regiões de cerrado, têm mostrado diversas diferenças em algumas características funcionais foliares, como área foliar específica, espessura foliar e teor de nutrientes foliares (Hoffmann *et al.* 2005); indicando que, mesmo crescendo fora de seu ambiente natural, as espécies de mata podem atuar como um grupo funcional distinto das espécies de cerrado. Espera-se então encontrar diferenças nos padrões estomáticos entre o grupo de mata de galeria e de cerrado principalmente pelo fato de os dois grupos apresentarem características funcionais foliares diferenciadas. Supõe-se que tais espécies apresentem características estomáticas diferenciadas que atuariam na diferenciação dos padrões de condutância e transpiração nos dois grupos.

2 Materiais e Métodos

2.1 Métodos

Para análise anatômica foram coletadas, de cada indivíduo, cinco folhas de sol totalmente expandidas, totalizando 25 folhas por espécie (Tabela 1), aproximadamente no quarto nó, para motivos de padronização. Todas as folhas foram coletadas no final do mês de novembro início de dezembro de 2006, no início da estação chuvosa; época em que todos os indivíduos já haviam cessado o processo de produção de novas folhas e o processo de expansão e maturação foliar (ver capítulo 1).

Após a coleta, um pequeno fragmento em torno de dois centímetros quadrados foi retirado entre a margem e a nervura principal na porção mediana da folha ou folíolo, sendo colocado em solução aquosa contendo álcool etílico a 70%, até ser processado no laboratório. A mensuração dos parâmetros foi realizada utilizando-se epidermes dissociadas em solução 1:1 de ácido acético glacial e peróxido de hidrogênio (modificada de Franklin 1945), coradas com safranina. Após este processo foi realizada a montagem de lâminas semi-permanentes utilizando glicerina, como meio de montagem. Seis parâmetros foram analisados: densidade estomática, densidade de tricomas (quando presentes), o comprimento das células-guarda estomáticas, o diâmetro equatorial dos estômatos, aqui denominado de largura dos estômatos, comprimento e largura do poro estomático. Além destes parâmetros foi calculado o SAI - Stomatal

Area Index (Índice de Área Estomática), multiplicando-se a média do comprimento estomático pela densidade estomática (Ashton & Berlyn 1994).

Tabela 1 – Espécies selecionadas e suas abreviações

Espécies	Abreviação	Família
Cerrado		
<i>Byrsonima crassa</i> Nied.	Byrs	Malpighiaceae
<i>Guapira noxia</i> Netto (Lundell)	Guap	Nyctaginaceae
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne	Hyme	Fabaceae
<i>Miconia pohliana</i> Cogn.	Mico	Melastomataceae
<i>Myrcia tomentosa</i> (Aubl.) DC.	Myrc	Myrtaceae
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	Myrs	Myrsinaceae
<i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart.	Styr	Styracaceae
<i>Symplocos rhamnifolia</i> A.D.C.	Symp	Symplocaceae
<i>Tabebuia ochracea</i> (Cham.) Standl.	Tabe	Bignoniaceae
<i>Vochysia thyrsoidea</i> Pohl.	Voch	Vochysiaceae
Mata de Galeria		
<i>Byrsonima laxiflora</i> Griseb.	Byrs	Malpighiaceae
<i>Guapira areolata</i> (Heimerl) Lundell	Guap	Nyctaginaceae
<i>Hymenaea martiana</i> Hayne	Hyme	Fabaceae
<i>Miconia cuspidata</i> Naudin	Mico	Melastomataceae
<i>Myrcia rostrata</i> DC.	Myrc	Myrtaceae
<i>Myrsine ferruginea</i> (Ruiz & Pav.) Spreng.	Myrs	Myrsinaceae
<i>Styrax pohlii</i> A.D.C.	Styr	Styracaceae
<i>Symplocos mosenii</i> Brand	Symp	Symplocaceae
<i>Tabebuia impetiginosa</i> Standl.	Tabe	Bignoniaceae
<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	Voch	Vochysiaceae

A contagem destes parâmetros foi realizada em microscópio óptico (Modelo Olympus CX31) com câmera digital embutida (Modelo Olympus C-7070). O número de medidas do tamanho dos estômatos foi de 500 para cada indivíduo amostrado, utilizando vinte campos por folha amostrada na lente objetiva de 10x. Para análise da densidade estomática e de tricomas foram tomados, para cada folha coletada, 20 campos na lente objetiva de 10x.

Foram realizadas também correlações entre os parâmetros anatômicos analisados com os valores médios de condutância estomática e transpiração encontrados, para os mesmos indivíduos onde se coletou as folhas para a análise anatômica, durante o mês de Novembro de 2006. Estes valores foram obtidos em campo com o auxílio de um sistema aberto e portátil de trocas gasosas por infravermelho (LCA-4, Analytical Development Co., Hoddesdon, U.K.). As medidas foram tomadas sob uma densidade de fluxo de fótons (entre 1200-1600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) obtido com o auxílio de uma fonte de luz

acoplada. As medidas foram tomadas sempre durante o período das 8:00 e 11:30 da manhã, com o intuito de evitar os baixos valores de déficit de pressão de vapor de água no início da manhã e seus altos valores após o meio dia, que poderiam estar reduzindo severamente a influência de outros fatores ambientais e fisiológicos no processo de trocas gasosas (Prado *et al.* 2004). Foram amostradas três folhas por indivíduo, totalizando 150 folhas para as espécies de cerrado e 150 folhas para as espécies de mata de galeria. As medidas foram tomadas após um tempo de espera de 3 minutos para a estabilização do sistema.

2.2 Análise estatística

Na análise dos parâmetros anatômicos foi utilizada a análise estatística ANOVA fatorial para testar os efeitos dos gêneros e do tipo funcional (espécie de savana x espécie de mata), sendo o gênero tratado como fator aleatório e o tipo funcional como fator fixo (Hoffmann & Franco 2003, Hoffmann *et al.* 2005). Os dados que não apresentaram normalidade foram transformados utilizando logaritmo na base dez. Foi utilizado um teste t pareado (Zar 1999) para analisar os dados obtidos para as variáveis de trocas gasosas.

3 Resultados e Discussão

Em todos os gêneros analisados os estômatos encontravam-se apenas na face abaxial, com exceção da espécie do cerrado, *H. stigonocarpa*, que apresentou estômatos também na face adaxial. Neste caso os estômatos foram mais numerosos na face abaxial, sendo a espécie anfilipoestomática, com uma razão média de 7,47 (\pm 2,28) estômatos na face abaxial, em relação aos estômatos na face adaxial. Alguns autores relatam que a presença de estômatos nas duas faces é um fato comum entre as plantas do cerrado (Morretes 1969, Elias *et al.* 2003). No entanto isto não ocorreu para as outras espécies do grupo de cerrado escolhida para estudo.

A densidade estomática foi variável em ambos os grupos estudados (Figura 1). O grupo de cerrado apresentou valores entre 107 e 493 estômatos por mm² e o de mata entre 109 e 633 estômatos por mm². A análise estatística demonstrou um efeito de gênero ($p = 0,027$) e de interação grupo x gênero ($p = 0,0000$). Apesar de quatro gêneros do grupo de mata (*Myrcia*, *Hymenaea*, *Symplocos* e *Tabebuia*) apresentarem maior densidade estomática do que os mesmos no cerrado, não houve efeito do tipo

funcional ($p > 0,05$), mostrando que as densidades estomáticas nos dois grupos são similares. O gênero com maior densidade estomática foi o gênero *Myrcia*, e o menor o gênero *Guapira*. Os gêneros *Byrsonima*, *Myrsine*, *Styrax* e *Symplocos* apresentaram estatisticamente densidades estomáticas similares.

Analisando dados na literatura, encontrou-se para *Solanum lycocarpum* A.St.-Hil., uma espécie típica do cerrado, foi encontrado um valor extremamente alto para a densidade de estômatos na face abaxial: cerca de 880 estômatos por mm^2 (Elias *et al.* 2003). Para uma espécie típica de mata, *Xylopia brasiliensis* Spreng., foram encontrados valores bem mais baixos, variando entre 254 e 365 estômatos pro mm^2 , dependendo das condições ambientais de água e luz (Justo *et al.* 2005). Assim pode-ser dizer que a densidade de estômatos pode ser bem variável, dependendo das espécies e das condições ambientais a que estas estão submetidas.

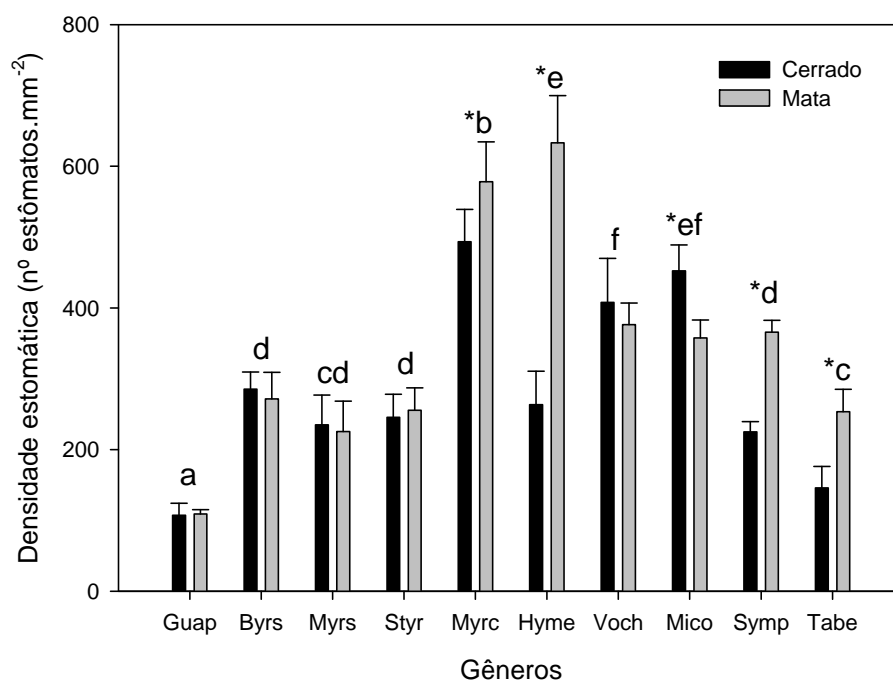


Figura 1 – Densidade estomática para os pares congêneros estudados. O símbolo * indica diferença entre espécies de um mesmo gênero. Letras indicam diferenças entre os gêneros ($p < 0,05$). Barras indicam erro padrão (N =10).

Na literatura é bem demonstrado que para algumas espécies há uma clara relação positiva entre condutância estomática e densidade estomática (Pearce *et al.* 2006, Galmes *et al.* 2007), mas somente na faixa de densidades que vai até 350 estômatos por mm^2 (Gratani & Varone 2004, Galmes *et al.* 2007). Apesar de não significativas às

correlações mostram uma tendência inversa quando se compara as plantas de cerrado e de mata de galeria (Tabela 2).

Segundo Abrams et al. (1994) nem sempre podem ocorrer relações significativas entre essa variável anatômica e as variáveis de trocas gasosas. Galmes *et al.* (2007) sugere que em alguns casos a alta densidade estomática pode propiciar, ao contrário do esperado, um comportamento extraordinário de consumo hídrico, em relação ao suposto consumo luxurioso que estas altas densidades poderiam causar.

Tabela 2 – Correlações entre densidade estomática e condutância estomática (gs) e transpiração (E)

Grupo funcional	gs x Densidade	E x Densidade
Cerrado	0,14 (p = 0,69)	-0,46 (p = 0,17)
Mata de Galeria	-0,43 (p = 0,21)	0,41 (p = 0,23)

Muitos trabalhos têm mostrado que a densidade estomática também é correlacionada inversamente com o tamanho em comprimento das células guardas estomáticas (Mishra 1997, Larcher 2000, Hetherington & Woodward 2003, Pearce *et al.* 2006, Galmes *et al.* 2007). Neste trabalho foi encontrada uma relação significativa tanto para mata ($r^2 = 0,51$ $p < 0,05$) como para cerrado ($r^2 = 0,47$ $p < 0,05$) entre densidade estomática e comprimento dos estômatos (Figura 2).

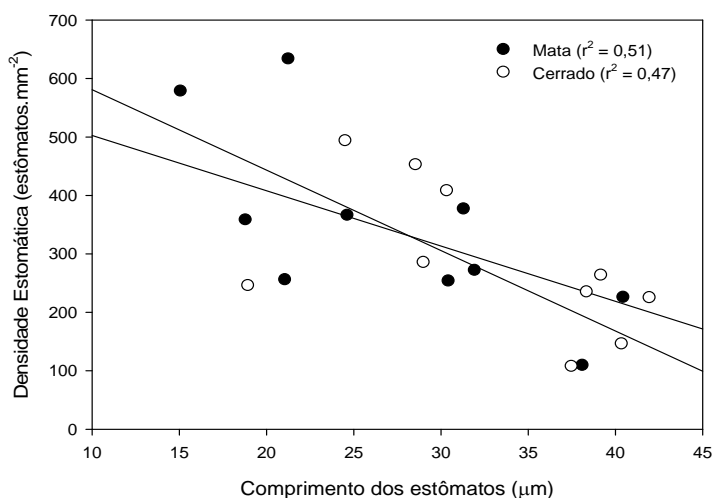


Figura 2 - Relação entre comprimento dos estômatos e densidade estomática na comunidade de cerrado e de mata

A análise estatística confirma esse fato, mostrando um efeito do grupo nessa variável ($p < 0,05$), tendo o cerrado estômatos com maior comprimento do que os estômatos de mata (Figura 3A). Houve efeito do gênero ($p < 0,05$), e da interação grupo x gênero ($p < 0,05$), assim as espécies de cerrado dos gêneros *Guapira*, *Myrcia*, *Hymenaea*, *Miconia*, *Symplocos* e *Tabebuia* apresentaram maiores estômatos dos que as espécies do mesmo gênero de mata. A única contradição encontrada foi para com as espécies de cerrado dos gêneros *Miconia* e *Guapira*. No primeiro caso, a espécie de *Miconia* do cerrado apresentou valores de comprimento maiores para o tamanho do estômato, entretanto sua densidade estomática não foi menor do que para sua contraparte da comunidade de mata, aliás, foi maior; já no segundo caso o comprimento dos estômatos foi maior para a espécie de cerrado, porém a densidade estomática foi similar entre as espécies de *Guapira* de mata e de cerrado.

No que diz respeito à largura dos estômatos (Figura 3B), não foi encontrado efeito do grupo ($p = 0,65$), mostrando que essa variável é semelhante. Foi encontrado apenas um efeito de gênero ($p < 0,05$), mostrando que *Vochysia*, *Guapira* e *Tabebuia* foram os gêneros com maior largura estomática. Essa variável anatômica geralmente não é muito influenciada por fatores ambientais como mostrado por diversos trabalhos (Justo *et al.* 2005, Pearce *et al.* 2006).

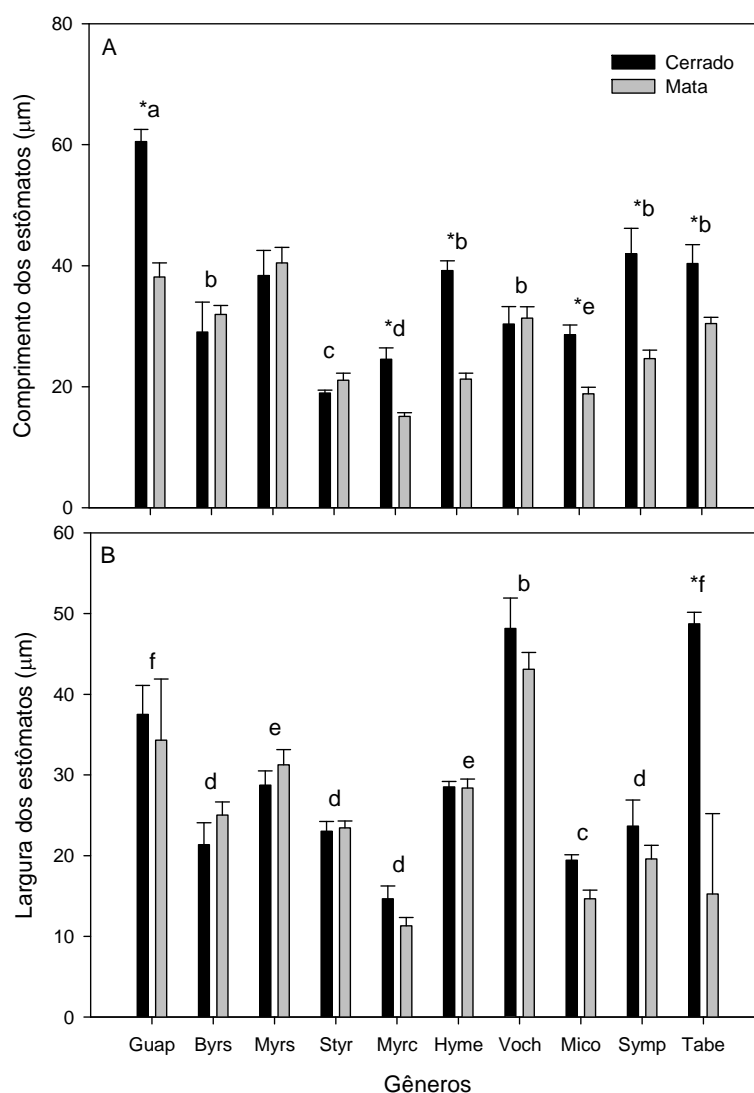


Figura 3 – Comprimento (A) e largura (B) dos estômatos dos pares congêneros estudados. O símbolo * indica diferença entre espécies de um mesmo gênero. Letras indicam diferenças entre os gêneros ($p < 0,05$). Barras indicam erro padrão ($N = 10$).

O comprimento do poro estomático apresentou-se numa faixa de entre 10 e 40 µm. Para esta variável houve um efeito do grupo ($p < 0,05$) e da interação grupo x gênero ($p < 0,05$), apresentando sete gêneros do cerrado maior comprimento do que seu respectivo gênero de mata (*Guapira*, *Hymenaea*, *Miconia*, *Myrcia*, *Symplocos*, *Tabebuia* e *Vochysia*). Para a largura do poro estomático houve apenas um efeito de gênero ($p < 0,05$) e da interação grupo x gênero ($p < 0,05$); apresentando os gêneros de cerrado *Guapira*, *Myrcia* e *Vochysia* maior largura e o gênero *Byrsonima* maior largura na mata.

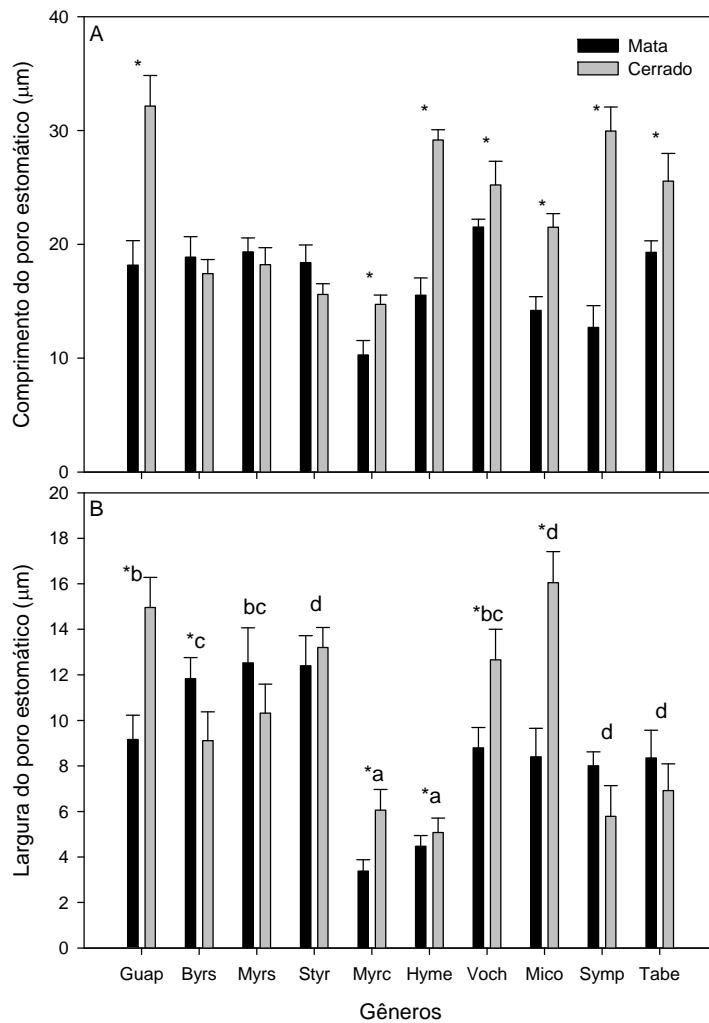


Figura 4 – Comprimento (A) e largura (B) dos poros estomáticos dos pares congêneros estudados. O símbolo * indica diferença entre espécies de um mesmo gênero. Letras indicam diferenças entre os gêneros ($p < 0,05$). Barras indicam erro padrão ($N = 10$).

Apesar de o tamanho do poro estomático ser importante, pois segundo Abrams *et al.* (1994) esta variável apresenta um efeito mais acentuado na difusão do vapor de água do que nas trocas gasosas do gás carbônico, a diferenciação no tamanho do poro das espécies de mata de galeria e de cerrado parecerem não influenciar nessa variável já que para a época analisada a condutância estomática média apresentou o mesmo valor tanto para cerrado quanto para mata (Tabela 3); o mesmo foi encontrado para a transpiração, semelhante entre cerrado e mata de galeria. Esses dados demonstram uma regulação aparentemente semelhante entre os grupos funcionais, apesar de algumas diferenças significativas em algumas variáveis estomáticas.

Tabela 3 – Valores de condutância estomática e transpiração obtidos para os pares congêneros estudados no mês de Novembro de 2006. Valores seguidos de erro padrão (N=5).

Gêneros/ GF	gs (mol.m ⁻² .s ⁻¹)		E (mol.m ⁻² .s ⁻¹)	
	C	M	C	M
<i>Guapira</i>	0,068 (0,01)	0,164 (0,06)	1,99 (0,30)	2,52 (0,70)
<i>Byrsonima</i>	0,090 (0,01)	0,206 (0,02)	1,71 (0,32)	2,82 (0,19)
<i>Myrsine</i>	0,216 (0,04)	0,127 (0,03)	5,58 (0,43)	2,83 (0,65)
<i>Styrax</i>	0,172 (0,04)	0,113 (0,02)	4,69 (0,83)	2,88 (0,44)
<i>Myrcia</i>	0,184 (0,03)	0,096 (0,01)	2,52 (0,65)	4,06 (0,87)
<i>Hymenaea</i>	0,165 (0,05)	0,094 (0,03)	2,34 (0,47)	3,11 (0,83)
<i>Vochysia</i>	0,107 (0,01)	0,203 (0,02)	2,19 (0,25)	4,22 (0,49)
<i>Miconia</i>	0,110 (0,01)	0,132 (0,03)	3,10 (0,49)	3,71 (0,32)
<i>Symplocos</i>	0,138 (0,02)	0,126 (0,04)	2,65 (0,54)	2,82 (0,61)
<i>Tabebuia</i>	0,140 (0,03)	0,106 (0,05)	2,68 (0,45)	2,74 (0,61)
Média	0,138 (0,01)A	0,137 (0,01)A	2,95 (0,39)a	3,17 (0,18)a

letras indicam similaridade estatística de acordo com o teste t pareado (p > 0,05)

O SAI é um índice muito utilizado em estudos de padrões estomáticos, sendo correlacionado muitas vezes com a condutância estomática. Este índice é fortemente influenciado pelos valores de densidade estomática, sendo conhecido como bio-indicador de mudanças ambientais e na quantidade de chuvas em determinado ambiente (Bongers & Popma 1990). A análise estatística não mostrou um efeito de grupo (p = 0,46) para esta variável, apenas um efeito de gênero (p = 0,037) e da interação grupo x gênero (p=0,00). Assim só houveram diferenças significativas entre as espécies dos gêneros *Myrcia*, *Miconia* e *Hymenaea* (Figura 5), sendo os valores maiores para as espécies de cerrado dos dois primeiros gêneros, e valor maior para a espécie de mata do último. Diferenças neste índice não eram esperadas já que os indivíduos amostrados se apresentavam num mesmo local e em condições ambientais muito semelhantes.

As correlações entre SAI e condutância não foram significativas para as duas comunidades (Mata $r^2= 0,0001$ $p = 0,65$, Cerrado $r^2=0,02$ $p=0,36$), fato esperado já que as correlações entre densidade estomática e condutância não foram significativas.

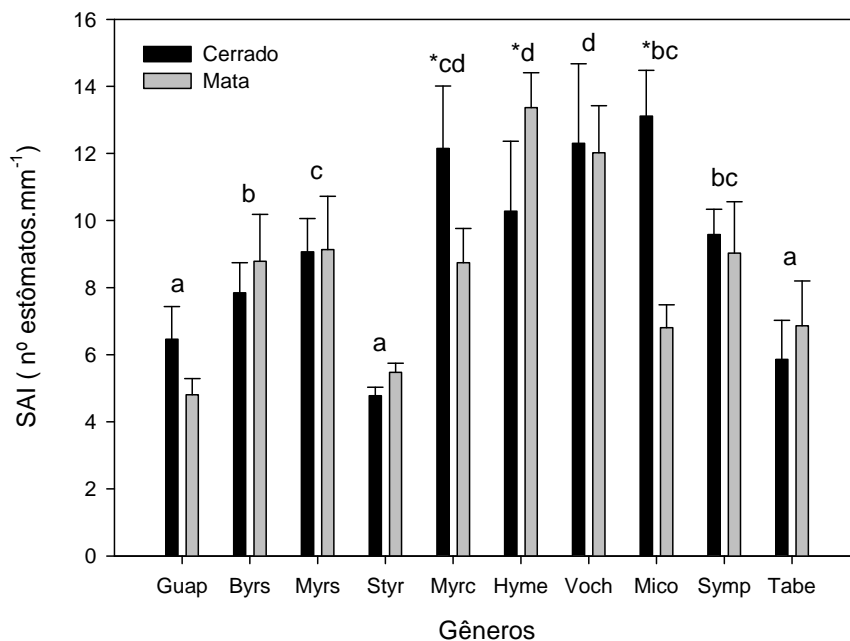


Figura 5 – Índice de área estomática (SAI em inglês) para os gêneros estudados O símbolo * indica diferença entre espécies de um mesmo gênero. Letras indicam diferenças entre os gêneros ($p < 0,05$). Barras indicam erro padrão ($N = 10$).

Nenhuma das espécies estudadas apresentou tricomas na face adaxial, mas algumas apresentaram na face abaxial. A Figura 6 apresenta os valores médios de densidade de tricomas para os gêneros analisados. No gênero *Byrsonima*, somente a espécie de cerrado apresentou tricomas, enquanto nos gêneros *Hymenaea* e *Tabebuia*, somente as espécies de mata apresentaram tricomas. Tanto a espécie de mata como a de cerrado dos gêneros *Styrax*, *Myrcia* e *Miconia* apresentaram tricomas. A análise estatística para esses três gêneros não mostrou efeito de grupo ($p=0,86$), nem efeito do gênero ($p=0,67$), mas sim para a interação grupo x gênero ($p=0,00$), tendo a espécie da mata do gênero *Myrcia* uma maior densidade do que a de cerrado e a espécie de cerrado do gênero *Miconia* com maior densidade de tricomas do que a espécie de mata. As espécies de *Styrax* apresentaram densidade de tricomas semelhante.

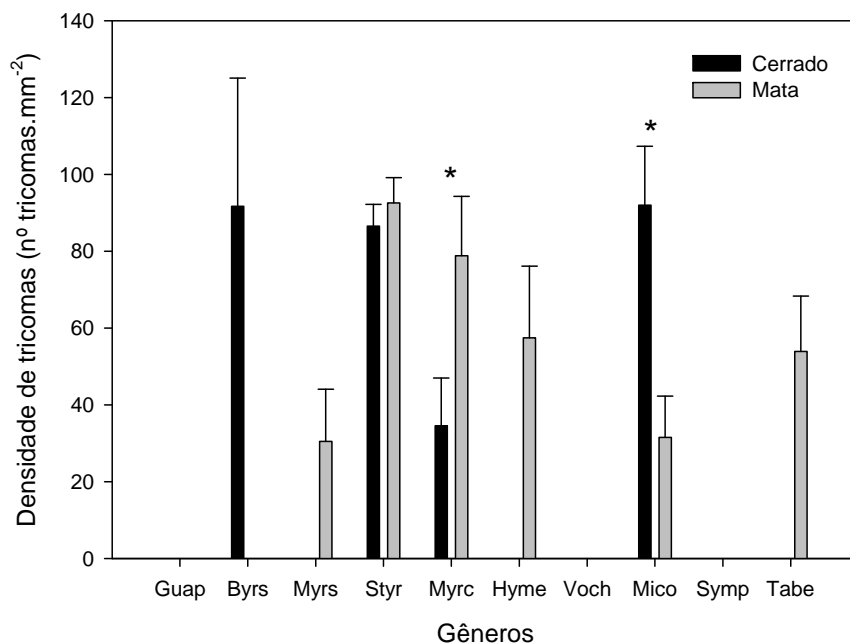


Figura 6 – Densidade de tricomas para alguns dos gêneros estudados. O símbolo * indica diferença entre espécies de um mesmo gênero. Barras indicam erro padrão (N =10).

É bem claro na literatura que os tricomas podem atuar como importantes estruturas de adaptação a ambientes xeromórficos, pois são capazes de manter uma atmosfera saturada de vapor de água ao redor da folha e reduzir a camada de ar limítrofe existente entre a superfície da folha e o ar circundante (Fahn 1986, Fahn & Cutler 1992, Larcher 2000); além de servir como uma adaptação a altas intensidades luminosas por reduzir a absorção de radiação solar incidente, diminuindo assim a temperatura foliar (Ehleringer & Bjorkman, 1978; Klich *et al.*, 1997).

Segundo Gianoli & Gonzalez-Teuber (2005), pode haver diferenças na densidade de tricomas de espécies crescendo em diferentes graus de umidade do ambiente, com um aumento desta em ambientes de baixa umidade. Com os dados obtidos não fica claro o papel dos tricomas na anatomia ecológica das folhas de espécies dos pares congêneros de mata e de cerrado, pois além de poucas espécies apresentarem esta estrutura, não há uma direção específica na característica: em um par de espécies a de cerrado apresentou maior densidade, no outro a de mata apresentou maior densidade e no terceiro não houve diferença significativa.

4 Conclusões

A densidade estomática parece ser a mesma para as comunidades amostradas, não se encontrando nenhuma relação desta com a condutância estomática e transpiração. A regulação hídrica também é semelhante, devido aos valores médios de condutância e transpiração serem os mesmos na época estudada. As diferenças encontradas estão principalmente no tamanho do estômato e do poro estomático, sendo estas variáveis aparentemente pouco influentes no processo de trocas gasosas. Com respeito à densidade de tricomas pode-se dizer que esse parece não ser um elemento importante para proteção das espécies de mata na transição, já que nem todas apresentaram essa estrutura.

Os padrões anatômicos estomáticos parecem não serem características intrínsecas dos grupos funcionais, possivelmente por as características anatômicas serem altamente influenciadas pelas características ambientais; assim as espécies de mata parecem apresentar uma plasticidade, produzindo folhas com características estomáticas muito semelhantes a aquelas produzidas pelas espécies de cerrado quando se desenvolvem no mesmo ambiente.

5 Bibliografia

ABRAMS, M.D.; KUBISKE, M.E. & MOSTOLLER, S.A. 1994 Relating wet and dry year ecophysiology to leaf structure in contrasting temperate tree species. **Ecology** **75(1)**: 123-133

ASHTON, P.M.S. & BERLYN, G.P. 1994. A comparison of leaf physiology and anatomy of *Quercus* (section *Erythrobalanus* – Fagaceae) species in different light environments. **American Journal of Botany** **81**: 589-587.

BOEGER, M.R.T. & WISNIEWSKI, C. 2003. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **26(1)**: 61-72.

BONGERS, F. & POPMA, J. 1990. Leaf characteristics of the tropical rainforest flora of Los Tuxtlas, Mexico. **Botanical Gazette** **151**: 354-365.

CROXDALE, J.L. 2000. Stomatal patterning in Angiosperms. **American Journal of Botany** **87(8)**: 1069-1080.

DUNLAPP, J.M & STETTLER, R.F. 2001. Variation in leaf epidermal and stomatal traits of *Populus trichocarpa* from two transects across the Washington Cascades. **Canadian Journal of Botany** **79**: 528-536.

EHLERINGER, J.R. & BJORKAMANN, O. 1978. Pubescence and leaf spectral characteristics in a desert shrub, *Encelia farinosa*. **Oecologia** **37**: 183-200

ELIAS, S.R.M.; ASSIS, R.M.; SERAPHIN, E.S. & REZENDE, M.H. 2003. Anatomia foliar em plantas jovens de *Solanum lycocarpum* A.St.-Hil. (Solanaceae). **Revista Brasileira de Botânica** **26(2)**: 169-174.

FAHN, A. 1986 Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. **Annals of Botany** **57**: 631-637

FAHN, A. & CUTLER, D. 1992. **Xerophytes**. Gebruder Borntraeger, Berlin.

FRANKLIN, G.L. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. **Nature** **155**: 51.

GALMES, J.; FLEXAS, J.; SAVÉ, R. & MEDRANO, H. 2007. Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: responses to water stress and recovery. **Plant Soil** **290**: 139-155.

GIANOLI, E. & GONZALEZ-TEUBER, M. 2005. Environmental heterogeneity and population differentiation in plasticity to drought in *Convolvulus chilensis* (Convolvulaceae). **Evolutionary Ecology** **19**: 603-613.

GIVNISH, T.J. 1984 Leaf and canopy adaptations in tropical forests In: MEDINA E, MOONEY HA, VASQUES-YANES C (eds) **Physiological ecology of plants in the wet tropics**. Dr. W.Junk Publishers, The Hague, pp 51-84

GRATANI, L. & VARONE, L. 2004. Adaptative photosynthetic strategies of Mediterranean maquis species according to their origin. **Photosynthetica** **42**: 551-558.

HETHERINGTON, A.M. & WOODWARD, F.I. 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change. **Nature** **424**: 901-908.

HOFFMANN, W.A. & FRANCO, A.C. 2003. Comparative growth analysis of tropical Forest and savanna woody plants using phylogenetically-independent contrasts. **Journal of Ecology** **91**:475-484.

HOFFMANN, W.A., FRANCO, A.C., MOREIRA, M. Z. & HARIDASAN, M. 2005. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. **Functional Ecology** **19**: 932-940.

JUSTO, C.F.; SOARES, A.M.; GAVILANES, M.L.; CASTRO, E.M. 2005. Leaf anatomical plasticity of *Xylopia brasiliensis* Sprengle (Annonaceae). **Acta Botânica Brasilica** **19(1)**: 111-123.

KLICH, M.G.; BREVEDAN, R.E. & VILLAMIL, S.C. 1997, Leaf anatomy and ultrastructure of *Poa ligularis* after defoliation and water stresses. **Proceedings of the 18th International Grassland Congress** **1**: 37-38

LARCHER, W. 2000. **Ecofisiologia vegetal**. 1 ed..São Carlos: Editora Rima. 512 pg.

LIERAS, E. 1974. Differences in stomatal number per unit are within the same species under different micro-environmental conditions: A working hypothesis. **Acta Amazônica** **7(4)**: 473-476.

MARQUES, A.R.; GARCIA, Q.S.; PASSOS REZENDE, J.L.; FERNANDES, G.W. 2000. Variations in leaf characteristics of two species of *Miconia* in the Brazilian cerrado under different light intensities. **Tropical Ecology** **41(1)**: 47-56.

MISHRA, M.K. 1997. Stomatal characteristics at different ploidy levels in *Coffea* L. **Annals of Botany** **80**: 689-692.

MORRETES, B.L. 1969. Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do cerrado. **Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da USP** **22**:7-32.

PANDEY, S. & NAGAR, P.K. 2003. Patterns of leaf surface wetness in some important medicinal and aromatic plants of Western Himalaya. **Flora** **198**: 349-357.

PEARCE, D.W.; MILLARD, S.; BRAY, D.F. & ROOD, S.B. 2005. Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment. **Tree Physiology** **26**: 211-218.

SHIELDS, L.M. 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. **Botanical Review** **19**: 399-447.

SMITH, W.K.; BELL, D.T. & SHEPERD, K.A. 1998. Associations between leaf structure, orientation and sunlight exposure in five Western Australian communities. **American Journal of Botany** **85**: 56-63.

SPARKS, J.P. & BLACK, A. 1999. Regulation of water loss in populations of *Populus trichocarpa*: the role of stomatal control in preventing xylem cavitation. **Tree Physiology** **19**: 453-459.

ZAR, J.H. 1999. **Biostatistical Analysis**. 4th Ed. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.