



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

**VARIAÇÃO DE ATRIBUTOS FOLIARES EM ESPÉCIES GRAMINÓIDES DE
MATA DE GALERIA E CERRADO SENTIDO RESTRITO**

ELIEL DE JESUS AMARAL

BRASÍLIA – DF

2017



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

**VARIAÇÃO DE ATRIBUTOS FOLIARES EM ESPÉCIES GRAMINÓIDES DE
MATA DE GALERIA E CERRADO SENTIDO RESTRITO**

ELIEL DE JESUS AMARAL

ORIENTADORA: Prof. Dra. Cássia Beatriz Rodrigues Munhoz

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica como parte dos requisitos para a obtenção do título de mestre em Botânica da Universidade de Brasília (UnB).

BRASÍLIA – DF

Agosto de 2017

AAM485v Amaral, Eliel de Jesus
Variação de atributos foliares em espécies graminóides de
Mata de Galeria e Cerrado sensu stricto / Eliel de Jesus
Amaral; orientador Cássia Beatriz Rodrigues Munhoz. --
Brasília, 2017.
40 p.

Dissertação (Mestrado - Mestrado em Botânica) --
Universidade de Brasília, 2017.

1. Ecologia funcional. 2. Atributos funcionais foliares.
3. Graminóides. 4. Ambientes abertos e ambientes sombreados.
5. Cerrado. I. Munhoz, Cássia Beatriz Rodrigues, orient.
II. Título.

VARIAÇÃO DE ATRIBUTOS FOLIARES EM ESPÉCIES GRAMINÓIDES DE MATA DE GALERIA E CERRADO SENTIDO RESTRITO

Trabalho realizado junto ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade de Brasília, como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Botânica.

Banca examinadora:

Profa. Dra. Cássia Beatriz Rodrigues Munhoz

Orientadora – UnB

Prof. Dr. Thomas Christopher Rhys Williams

Membro Titular – UnB

Dr. Marcelo Lattarulo Campos

Membro Titular – UnB

Prof. Dr. Eduardo Rogério Moribe Barbosa

Membro Suplente - UnB

“A mente que se abre a uma nova ideia jamais voltará ao seu tamanho original”

Albert Einstein

Agradecimentos

Agradeço à minha família. Aos meus pais Eleusa e José, aos meus irmãos, José Wilker, Wendel e Luiz Miguel, dos quais tenho muito orgulho. E agradeço principalmente à minha avó Ana, que me ajudou tanto desde que comecei essa caminhada acadêmica. E agradeço ao meu avô “Zezico” por ter sido a base da minha família e sempre um exemplo de retidão e caráter.

Agradeço à minha querida orientadora Cássia, que me proporcionou uma das melhores experiências que se pode ter, aprender. Agradeço por ter me acolhido, me ensinado e contribuído para o meu crescimento não só como pesquisador, mas como ser humano. Sua dedicação, seriedade e comprometimento com a academia e a pesquisa me inspiram.

Agradeço imensamente ao Professor Augusto Franco por toda a contribuição intelectual, e por disponibilizar laboratórios e equipamentos para a realização desta pesquisa.

Agradeço ao Professor Eduardo Barbosa pelos conselhos estatísticos.

Agradeço à Marina Scalon por toda a paciência em me ensinar, e ao Marcelo Lattarulo pelas contribuições.

Agradeço também ao Fred Takahashi que participou desde o início das bancas e deu contribuições importantíssimas para que esse trabalho fosse avante.

Agradeço a todos os integrantes desta e de bancas passadas que também contribuíram com esse trabalho. Professor José Roberto, Professora Lucia Helena, Desireé Marques, Professor Eduardo Barbosa, Marcelo Lattarulo, Professor Thomas William, e Professor Augusto Franco.

Quero agradecer imensamente aos colegas da salinha dos alunos Janae, Rosinha, Rafa, André, Dani, e do laboratório de criptógamas Marcos, Alan, Picachu, do andar de cima Carol, Larissa, Isa, os funcionários Josi, Jéssica, Marina. A convivência com vocês tornou a experiência desses dois anos ainda melhor.

Quero ainda agradecer aos meus irmãos de orientação Natália, Mariana, Diogo e Gabi. Vocês foram essenciais nesse processo, obrigado por tudo, por me acolherem, pelas horas de conversa e diversão, pela ajuda no campo na luta contra os carrapatos. Vocês são demais. E um obrigado especial à Mari e sua irmã Tati, que me acolheram em sua casa assim que me mudei para Brasília, foi uma experiência ótima conviver com vocês e com o Gêgê e a Frida, agradeço imensamente por terem me acolhido.

Agradeço à Daiane e à Amanda que tem sido minhas companheiras nesses dois últimos semestres de mestrado, obrigado por cuidarem e se importarem, cresci muito convivendo com vocês.

Agradeço também ao professor Paulo Câmara, por sempre me incluir nos programas do Laboratório de Criptógamas, por ser tão divertido e atencioso. Você é um exemplo de professor pra mim.

Por fim agradeço e dedico esse trabalho a todos os meus professores, desde o ensino básico até a graduação, que foram tão importantes na minha formação, Jailda, Augusto, Ivone, Leslie, Marina, João Bosco, Morgana, Chesterton, Luciano, e Mercia, e todos os outros que agora não me vem à mente.

Agradeço à Universidade de Brasília, à todos os funcionários e colegas do Departamento de Botânica, e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão de bolsa de estudos.

SUMÁRIO

Lista de ilustrações	7
Lista de tabelas	8
Resumo	9
Abstract.....	10
Introdução.....	11
Material e métodos	14
Área de estudo e seleção das espécies	14
Seleção e mensuração dos atributos foliares.....	17
Análise dos dados	19
Resultados.....	20
Discussão	25
Referências bibliográficas	30
Material suplementar	37

Lista de ilustrações

Figura 1. Localização do Parque Nacional de Brasília - PNB, em Brasília, Distrito Federal, Brasil. Em detalhe, a localização da área de amostragem. (Souza 2014. Dados não publicados).

Figura 2. Análise de componentes principais entre os atributos foliares e as espécies graminóides amostradas em mata de galeria e cerrado *sensu stricto*. De C1 a C14 se encontram as espécies de cerrado *sensu stricto*, e de M1 a M10 as espécies de mata de galeria. Width - Leaf width, Length - Leaf length, Thickness - Leaf thickness, SLA - Specific leaf area, LDMC - Dry matter content, ChlorA - A Chlorophyll, ChlorB - B Chlorophyll, ChlAB - AB Chlorophyll, Car - Carotenoids, C(%) - Percentage leaf carbon, N(%) - Percentage leaf nitrogen. Em azul está o agrupamento de espécies de mata de galeria e em vermelho o agrupamento de espécies de cerrado *sensu stricto*.

Figura 3. Figura 3. Barplot e desvio padrão (SD) dos atributos foliares mensurados em espécies graminóides de cerrado *sensu stricto* e mata de galeria. Width - Leaf width, Length - Leaf length, Thickness - Leaf thickness, SLA - Specific leaf area, LDMC - Dry matter content, ChlorA - A Chlorophyll, ChlorB - B Chlorophyll, ChlAB - AB Chlorophyll, Car - Carotenoids, C(%) - Percentage leaf carbon, N(%) - Percentage leaf nitrogen.

Figura 4. Relação entre níveis de clorofila AB (ChlAB) e atributos foliares de espécies graminóides de mata de galeria e cerrado *sensu stricto*. Onde há presença de duas linhas de regressão existe correlação significativa ($P < 0.05$) entre Clorofila AB e os atributos foliares dos dois grupos (cerrado e mata). Onde apenas uma linha de regressão está presente, apenas um dos grupos apresenta correlação significativa. Width - Leaf width, Length - Leaf length, Car - Carotenoids, N - Percentage leaf nitrogen.

Lista de tabelas

Tabela 1. Espécies graminóides de mata de galeria e cerrado *sensu stricto* analisadas neste estudo.*Cyperaceae.

Tabela 2. Comparação dos atributos foliares de espécies graminóides de cerrado *sensu stricto* e mata de galeria. Width - Leaf width, Length - Leaf length, Thickness - Leaf thickness, SLA - Specific leaf area, LDMC - Dry matter content, ChlorA - A Chlorophyll, ChlorB - B Chlorophyll, ChlAB - AB Chlorophyll, Car - Carotenoids, C(%) - Percentage leaf carbon, N(%) - Percentage leaf nitrogen.

Tabela 3. Relação entre níveis de clorofila AB (ChlAB) e atributos foliares de espécies graminóides de mata de galeria e cerrado *sensu stricto*. Em negrito valores significativos (<0.05). Width - Leaf width, Length - Leaf length, Thickness - Leaf thickness, SLA - Specific leaf area, LDMC - Dry matter content, ChlAB - AB Chlorophyll, Car - Carotenoids, C(%) - Percentage leaf carbon, N(%) - Percentage leaf nitrogen.

Anexo 1. Valores médios e desvio padrão (SD) de atributos foliares e vias fotossintéticas de espécies graminóides de mata de galeria e cerrado *sensu stricto*.. Width - Leaf width, Length - Leaf length, Thickness - Leaf thickness, SLA - Specific leaf area, LDMC - Dry matter content, ChlorA - A Chlorophyll, ChlorB - B Chlorophyll, ChlAB - AB Chlorophyll, Car - Carotenoids, C(%) - Percentage leaf carbon, N(%) - Percentage leaf nitrogen. A porcentagem de Carbono e Nitrogênio não apresentam valores de desvio padrão pois a média foi retirada de apenas duas amostras para cada espécie, em seu lugar estão os dois valores amostrados para cada espécie. As vias fotossintéticas são para o gênero, baseado no banco de dados de Osborne et al. 2014 para as gramíneas e em Bruhl & Wilson 2007 para as Cyperaceae. Espécies pertencentes à família Cyperaceae estão marcadas *.

Anexo 2. Resultados do teste de Shapiro-Wilk para testar a normalidade dos dados.

VARIAÇÃO DE ATRIBUTOS FOLIARES EM ESPÉCIES GRAMINÓIDES DE MATA DE GALERIA E CERRADO SENTIDO RESTRITO

Resumo

Atributos foliares são intimamente ligados a respostas das plantas ao ambiente em que estão inseridas e podem fornecer informações importantes sobre adaptação e evolução. Sob a hipótese de que ambientes sombreados, como a mata de galeria, e ambientes abertos, como o cerrado *sensu stricto* selecionam diferentes atributos foliares em espécies graminóides, e que a luz tem um importante papel nesse processo, nós analisamos as diferenças entre atributos foliares de espécies graminóides de cada um desses ambientes, sendo 10 espécies de mata de galeria e 14 espécies de cerrado *sensu stricto*. Nós encontramos diferenças nos atributos foliares entre os dois ambientes que podem ser considerados adaptativos. Folhas largas, mais finas, com maior SLA e maiores níveis de clorofilas e de nitrogênio parecem ser favorecidas em espécies graminóides crescendo em ambientes sombreados (mata de galeria) enquanto folhas estreitas, mais grossas, com menor SLA e níveis mais altos de carbono são favorecidas em espécies crescendo em ambientes abertos (cerrado *sensu stricto*). As correlações dos níveis de clorofilas totais foram correlacionados fracamente com a largura o comprimento e os níveis de nitrogênio e fortemente correlacionados apenas com os carotenoides, sugerindo que no geral não são bons preditores dos atributos foliares aqui estudados, portanto podem ter outros fatores influenciando esses atributos. Os conjuntos de valores de atributos foliares de espécies graminóides de mata se mostraram adaptados para um melhor aproveitamento da luz no sub-bosque enquanto os atributos foliares das espécies de cerrado *sensu stricto* são mais adaptados as altas intensidades luminosas, ao calor e à pouca disponibilidade de água. Inferindo a partir da literatura, nossos resultados mostraram que a variação de atributos foliares em espécies graminóides tem importância adaptativa em resposta ao ambiente.

Palavras-chave: Atributos funcionais foliares, Graminóides, Ambientes abertos e ambientes sombreados, Ambientes de mata e cerrado, Clorofilas, Atributos funcionais.

Abstract

Leaf traits are closely linked to plant responses to the environment in which they are, and can provide important information about adaptation and evolution. Under the hypothesis that shaded environments, such as gallery forest, and open environments, such as cerrado *sensu stricto* select different leaf traits in graminoid species, and the light has an important role in this process, we analyzed the differences between leaf traits of graminoid species of each one of these environments, being 10 species of gallery forest and 14 species of cerrado *sensu stricto*. We found differences in leaf traits between the two environments that can be considered adaptive. Larger and thinner leaves with higher SLA and higher levels of chlorophyll and nitrogen appear to be favored in graminoid species growing in shaded environments (gallery forest) while narrow and thicker leaves with lower SLA and higher levels of carbon are favored in species growing in open environments (cerrado *sensu stricto*). The correlations of total chlorophyll levels were poorly correlated with width, length and nitrogen levels and strongly correlated only with carotenoids, suggesting that, in general they are not good predictors of the leaf traits studied here, so there may be other factors influencing these traits. The sets of values of foliar traits of forest graminoid species were adapted to a better use of light in the understory, while the foliar traits of the cerrado *sensu stricto* species are more adapted to the high luminous intensities, heat and low availability of water. Inferring from the literature, our results show that the variation of leaf traits in graminoid species has an adaptive importance in response to the environment.

Keywords: Functional leaf traits, Graminoids, Forest environment/shade habitats and Cerrado/open habitats, Chlorophylls, Functional traits.

Introdução

Os estudos sobre padrões de diversidade, distribuição e funcionamento de comunidades, levam em conta os atributos funcionais das plantas (Tilman et al. 1997; Lavorel et al. 1997; Kattge et al. 2011; Díaz et al. 2015). Atributos funcionais são características bioquímicas, morfológicas, fisiológicas, fenológicas ou de desenvolvimento das espécies (Violle et al. 2007) que são capazes de influenciar significativamente o desempenho (*fitness*) de uma espécie (Lavorel & Garnier 2002; Reich et al. 2003), ou influenciar os processos dentro da comunidade (Cianciaruso et al. 2009). Na ecologia comparativa de plantas, um dos principais objetivos é entender como os traços funcionais variam entre espécies e até que ponto essa variação tem valor adaptativo (Reich et al. 2003). Sendo que diferenças entre espécies intimamente relacionadas, mas que ocupam ambientes diferentes, representam fortes indícios de divergência adaptativa (Ackerly et al. 2000).

O componente foliar é fundamental para o funcionamento dos ecossistemas terrestres, atuando desde a assimilação de nitrogênio e carbono até a decomposição e impulsionando os ciclos biogeoquímicos (Wright et al. 2004). Também é um dos principais indicadores do uso de recursos pelas plantas, da produção e qualidade da biomassa, e conseqüentemente do funcionamento do ecossistema (Craine et al. 2001). Animais, fungos e outros seres heterotróficos nos ecossistemas são alimentados pelos produtos da fotossíntese, e seus habitats se estruturam influenciados principalmente pelo componente foliar (Wright et al. 2004). O uso de atributos foliares para entender o ecossistema a partir dos efeitos e respostas dessas características se dá pelo fato de que atributos foliares estão intimamente ligados às principais respostas e efeitos das plantas ao ambiente, servindo como indicadores do uso de recursos pelas plantas, biomassa e funcionamento do ecossistema (Craine et al. 2001) e influenciando a capacidade de competição (Kunstler et al. 2016) e crescimento das plantas (Niklas et al. 2007). Além de serem em sua maioria traços de fácil mensuração (*soft traits*) (Garnier et al. 2001).

Atributos foliares também são bons preditores do desempenho da planta, afetando o crescimento e a sobrevivência em diferentes condições ambientais (Poorter & Bongers 2006). Podem ser associados às taxas de herbivoria, onde traços como resistência da folha e relação C:N são bons indicadores de padrões gerais de preferência dos herbívoros (Pérez-Harguindeguy 2003). Diferenças nos níveis de intensidade de perturbação podem influenciar na área foliar específica das comunidades vegetais

(Reich et al. 2003; Wright et al. 2004). O cruzamento de atributos funcionais com o nicho e com dados filogenéticos também tem sido utilizado para explicar a macroevolução e radiação adaptativa das espécies (Blonder et al. 2016). Tais atributos podem variar tanto entre espécies quanto dentro de grupos de espécies que compartilham a mesma forma de vida (Niklas et al. 2007).

O grupo de plantas graminóides apresenta características morfofisiológicas próprias. O termo graminóide não é bem definido na literatura e normalmente é descrito como “grass-like plants” (Veldman et al. 2015), ou seja, agrupa as gramíneas (Poaceae) e as plantas parecidas com as poaceas que são ervas com folhas lineares, alongadas e com presença de bainha. Cyperaceae e Poaceae, que pertencem ao grupo de plantas graminóides, são responsáveis pela maior parte da cobertura vegetal da savana brasileira e estão entre as famílias mais ricas do Cerrado, com 329 e 742 espécies, respectivamente (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>, accessed Jul 2017). Também, são boas representantes para o estudo da evolução adaptativa à diferentes condições ambientais, por serem famílias muito diversas e habitarem quase todos os habitats do globo (GBIF.org 2017). Dentro do bioma Cerrado espécies graminóides são encontradas no sub-bosque de floresta, principalmente em matas de galeria (Chaves & Soares-Silva 2012), e são o principal componente do estrato rasteiro das formações campestres e savânicas (Veldman et al. 2015), onde normalmente se concentram as maiores diversidades (Amaral et al. 2017). A quantidade de luz que entra no sub-bosque da floresta é muito menor do que a disponível na savana aberta (Hoffmann & Franco 2003), sendo um dos fatores responsáveis pela seleção e diferenciação de espécies adaptadas a cada um desses ambientes.

A quantidade de luz disponível para a fotossíntese é um componente ambiental que tem grande importância na seleção de atributos foliares (Gutschick 1999; Niinemets 2010). A fotossíntese é diretamente influenciada pela quantidade de luz interceptada pelas folhas, podendo moldar a forma e a função das plantas (Niinemets 2001; Hallik et al. 2009). Assim, espera-se que plantas que se desenvolvem bem em ambientes sombreados, como o sub-bosque de uma floresta, diferem em vários traços em comparação com aqueles que têm sucesso em habitats abertos e bem iluminados (Cayssials & Rodríguez 2013). A pressão seletiva desses ambientes pode gerar uma convergência evolutiva sobre os traços das espécies. Na morfologia foliar, por exemplo, espécies de gramíneas de florestas apresentam lâminas mais largas e ovais enquanto em

campos são mais estreitas e filiformes (Cayssials & Rodríguez 2013). A ação dos filtros abióticos, como a disponibilidade de luz, pode gerar padrões de convergência de atributos funcionais entre espécies que estão sobre a pressão seletiva dos mesmos filtros (Tilman 1986).

O teor de clorofila foliar representa um importante fator adaptativo à diferenças de luz nos ambientes, pois é um dos componentes que determina a absorvância da folha e, portanto a fração de luz que pode ser absorvida para fotossíntese no ambiente (Niinemets 2010). Estudos mostram que a parte fotoquímica do aparelho fotossintético aumenta em relação à parte bioquímica em baixa luz, para aumentar a interceptação de luz e fornecer energia para a fixação de carbono (Kull 2002), o que pode incrementar os níveis de clorofila na folha. Os níveis de clorofila estão intimamente ligados à taxa de fotossíntese máxima, e assim à produtividade primária influenciando, portanto serviços importantes nos ecossistemas. Os níveis de clorofila por unidade de massa seca foliar estão intimamente ligados aos níveis de nitrogênio na planta, uma vez que o aumento da clorofila foliar em condições de baixa luminosidade aumenta também significativamente a quantidade de nitrogênio investida (Niinemets & Tenhunen 1997). Os pigmentos carotenoides também podem auxiliar na captura de luz e transferência de energia para o aparelho fotossintético, no entanto, em situações onde a energia luminosa ultrapassa a quantidade necessária para a fotossíntese carotenoides podem ter função de dissipação de energia luminosa (Demmig-Adams & Adams 1996).

A flora graminóide de mata de galeria e cerrado apresenta-se bastante distinta (Mendonça et al. 2008, Oliveira et al. 2016), mesmo as gramíneas sendo originalmente de ambientes sombreados (Kellogg 2001). Características como o surgimento da via fotossintética C4 permitiu às gramíneas explorar locais abertos e mais secos como a savana (Jacobs et al. 1999). Depois de adquirir tolerância à seca, muitas linhagens puderam radiar para ambientes abertos. Como plantas C4 dependem de altas incidências de luz (Sage & McKown 2006) e normalmente gramíneas de mata mantiveram a via C3 isso pode ser um dos fatores que deu início à divergência adaptativa dentro do grupo nos diferentes ambientes. Além disso, no domínio do Cerrado características de folhas de espécies savânicas não graminóides apresentam alta relação ao déficit hídrico (Franco et al. 2005), o que pode estar associado com adaptações à eficiência fotossintética e conseqüentemente à evolução adaptativa.

No entanto essas variações de atributos podem estar ligadas ao efeito filogenético, o que não gera necessariamente adaptação. Portanto, para diferenciar os efeitos filogenéticos das mudanças adaptativas, métodos que permitem controlar ou retirar o efeito filogenético, como PIC's (Phylogenetically Independent Contrasts) são usados (Pagel 1992).

Neste trabalho, testamos os efeitos do habitat em traços funcionais foliares de espécies graminóides (Poaceae e Cyperaceae) nativas do Cerrado, crescendo em habitats abertos (cerrado *sensu stricto*) e sombreados (Mata de Galeria). Investigamos também se os níveis de clorofilas totais, que esperamos que sejam maiores para mata de galeria, e que estão relacionados com a taxa de fotossíntese máxima (Evans & Poorter 2001), exercem algum papel na variação desses traços entre os dois ambientes. Assim, nós direcionamos os seguintes objetivos: (1) Caracterizar atributos foliares de espécies graminóides (Poaceae e Cyperaceae) típicas de mata de galeria e de cerrado *sensu stricto*; (2) Comparar atributos foliares entre essas duas assembleias de plantas; e (3) analisar como os níveis de Clorofilas totais (A e B) influenciam na distinção de atributos foliares nessas assembleias. Partimos do pressuposto de que a diferença de exposição à luz entre as espécies do sub-bosque de mata e as de cerrado *sensu stricto* determine divergência nos atributos foliares entre os dois grupos. Para o componente lenhoso Hoffmann et al. (2005) encontraram diferenças entre as relações dos atributos foliares e os nutrientes das espécies de cerrado *sensu stricto* e mata de galeria, mostrando que as espécies desses dois ambientes representam distintos grupos funcionais, apresentando diferenças no uso de nutrientes e valores de área foliar específica, o que tem consequências para a dinâmica dos limites entre savana e floresta.

Material e métodos

Área de estudo e seleção das espécies

Este estudo foi realizado no Distrito Federal, área core do domínio Cerrado, no Parque Nacional de Brasília (Figura 1), situado entre 15°35' - 15°45' S e 47°55' - 48°55' W, com área de 42.389 ha, e altitude em torno de 1.200 m. Segundo a classificação de Köppen, a região apresenta clima tropical úmido (Aw) com inverno seco e chuvas no

verão, onde a temperatura média anual fica em torno de 21 °C e a precipitação média anual é de 1.600mm (IBAMA-FUNATURA 1998).

Foram selecionadas 24 espécies graminóides, sendo 10 de mata de galeria e 14 de cerrado *sensu stricto* (Tabela 1). As espécies foram selecionadas a partir de dados de levantamentos florísticos realizados em parcelas permanentes instaladas no Parque (Souza 2014; Amaral 2015). As 24 espécies foram escolhidas por terem maior cobertura nos pontos de coleta, e são exclusivas de cada um dos ambientes (Oliveira et al. 2016), (Flora do Brasil 2020 under construction; <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>), ou seja, as espécies graminóides de mata de galeria só ocorrem em mata, da mesma forma que as espécies de cerrado *sensu stricto* ocorrem apenas no cerrado. Foi feito também um levantamento para identificar a via fotossintética das espécies estudadas (Anexo 1).

Tabela 1. Espécies graminóides de mata de galeria e cerrado *sensu stricto* analisadas neste estudo. *Cyperaceae.

Identificação	Species	Site
M1	<i>Ichnanthus pallens</i> (Sw.) Munro ex Benth.	Mata de galeria
M2	* <i>Calyptracarya irwiniana</i> T.Koyama	Mata de galeria
M3	* <i>Rhynchospora exaltata</i> Kunth	Mata de galeria
M4	* <i>Scleria latifolia</i> Sw.	Mata de galeria
M5	<i>Homolepis glutinosa</i> (Sw.) Zuloaga & Soderstr.	Mata de galeria
M6	<i>Lasiacis ligulata</i> Hitchc. & Chase	Mata de galeria
M7	<i>Olyra taquara</i> Swallen	Mata de galeria
M8	<i>Oplismenus hirtellus</i> (L.) P.Beauv.	Mata de galeria
M9	Poaceae sp.	Mata de galeria
M10	*Cyperaceae sp.	Mata de galeria
C1	<i>Paspalum gardnerianum</i> Nees	Cerrado <i>sensu stricto</i>
C2	<i>Paspalum plicatulum</i> Michx.	Cerrado <i>sensu stricto</i>
C3	<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguélen	Cerrado <i>sensu stricto</i>
C4	<i>Echinolaena inflexa</i> (Poir.) Chase	Cerrado <i>sensu stricto</i>
C5	<i>Paspalum foliiforme</i> S.Denham	Cerrado <i>sensu stricto</i>
C6	<i>Axonopus siccus</i> (Nees) Kuhlm.	Cerrado <i>sensu stricto</i>
C7	<i>Aristida riparia</i> Trin.	Cerrado <i>sensu stricto</i>
C8	<i>Paspalum reduncum</i> Nees ex Steud.	Cerrado <i>sensu stricto</i>
C9	<i>Trachypogon spicatus</i> (L.f.) Kuntze	Cerrado <i>sensu stricto</i>
C10	<i>Aristida torta</i> (Nees) Kunth	Cerrado <i>sensu stricto</i>
C11	<i>Tristachya leiostachya</i> Nees	Cerrado <i>sensu stricto</i>
C12	<i>Paspalum stellatum</i> Humb. & Bonpl. ex Flüggé	Cerrado <i>sensu stricto</i>

C13	<i>Paspalum polyphyllum</i> Nees	Cerrado <i>sensu stricto</i>
C14	<i>Eragrostis polytricha</i> Nees	Cerrado <i>sensu stricto</i>

A porcentagem de cobertura arbórea na área de coleta do Cerrado *sensu stricto* é de 32,5% (Dados não publicados, Lenti 2014) enquanto na mata de galeria varia de 75,1 a 90,6% (Dados não publicados, Souza 2014). As características edáficas de matas de galeria são bem distintas das de Cerrado *sensu stricto*. De modo geral, as matas de galeria tem maior disponibilidade de nutrientes e de água (Correia et al. 2001), enquanto solos de cerrado são mais pobres e ácidos (Haridasan 2008).

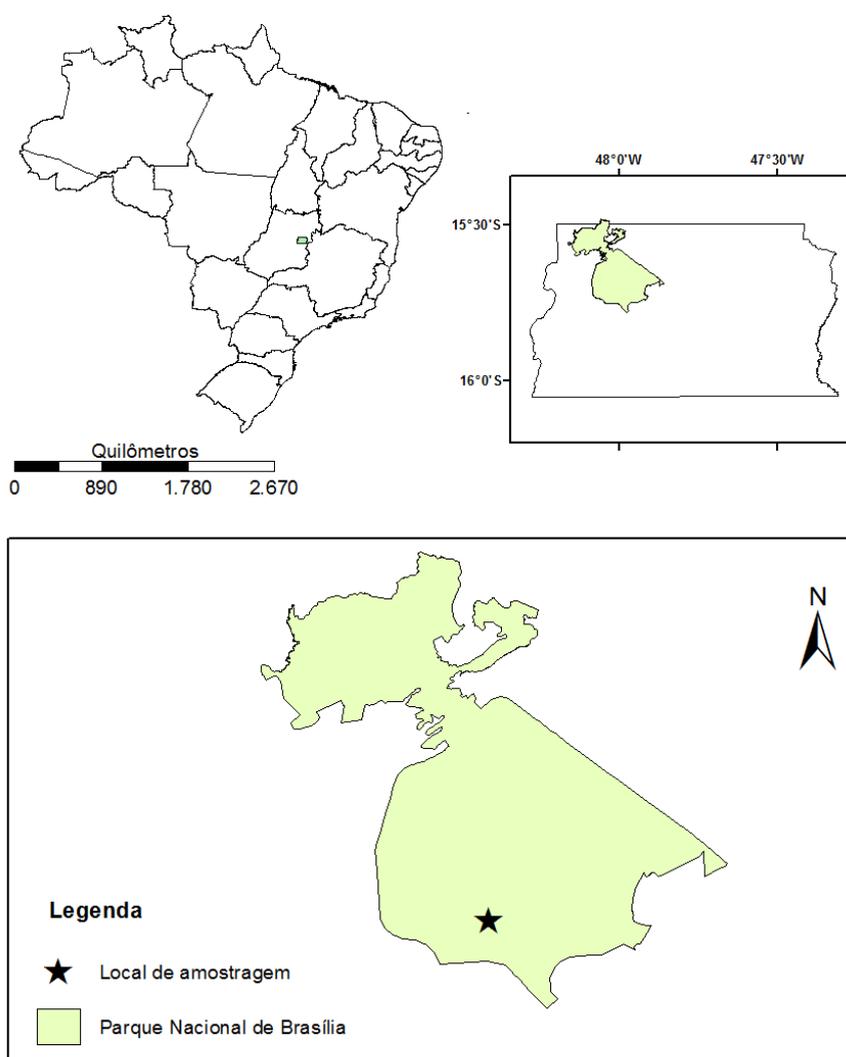


Figura 1. Localização do Parque Nacional de Brasília-PNB, em Brasília, Distrito Federal, Brasil. Em detalhe, a localização da área de amostragem.

Seleção e mensuração dos atributos foliares

Foram coletados traços foliares de 10 indivíduos, distantes ao menos 5m entre si (Pérez-Harguindeguy et al. 2013) de 10 espécies graminóides de mata de galeria e 14 espécies de cerrado *sensu stricto*. Sendo medidas 10 repetições de cada atributo foliar por espécie (uma folha por planta/indivíduo), exceto para os atributos C e N, para estes foi feita uma amostra mista a partir de 10 folhas de indivíduos diferentes, e dessa única amostra mista foram retiradas duas amostras para cada espécie, essa metodologia se deu por motivos de logística e gastos, uma vez que fazer o mesmo número de repetições dos outros traços para C e N exigiria mais gastos. As folhas para mensuração de todos os atributos foram coletadas na parte da manhã quando as temperaturas eram mais amenas, para evitar a perda de água e interferências nos valores de traço. As coletas foram realizadas em duas etapas, a primeira coleta apenas das espécies de mata e a segunda das espécies de cerrado, mas ambas no mesmo período do ano, no final do período chuvoso.

Os atributos analisados foram largura (Width-cm) e comprimento (Length-cm) da folha, Espessura (Thickness-mm), área foliar específica (SLA-cm².g⁻¹), teor de matéria seca (LDMC-g), níveis de clorofila A (ChlorA-μg.cm⁻²), níveis de clorofila B (ChlorB-μg.cm⁻²), níveis de clorofila AB (ChlAB-μg.cm⁻²), níveis de carotenoides (Car-μg.cm⁻²), carbono foliar (%C) e nitrogênio foliar (%N). Para mensuração de todos os atributos foram coletadas folhas maduras, totalmente expandidas e livres de sinais de predação ou patógenos. Estas foram acondicionadas em sacos plásticos que por sua vez foram transportados até o laboratório em bolsa térmica com gelo para que a saturação de água das folhas fosse preservada até o momento das medições. Usamos como base para essa etapa o manual de seleção e mensuração de atributos funcionais de Pérez-Harguindeguy et al. (2013).

Largura, Comprimento e Espessura Foliar

A largura foliar (cm) foi medida na porção mediana da folha e o comprimento (cm) mensurado da base da lâmina foliar até o ápice. A espessura da folha (mm) foi mensurada com o auxílio de um paquímetro digital, evitando-se atingir a nervura central para reduzir a variação da amostragem.

Área foliar específica (SLA – Specific Leaf Area)

Em laboratório, uma folha de cada um dos 10 indivíduos de cada espécie foi escaneada, incluindo-se também a bainha. O scanner nos dá a medida da área total de um dos lados da folha (cm²). Após o cálculo da área foliar as folhas de cada indivíduo foram transferidas para sacos de papel devidamente etiquetados e levados para estufa por 72h a 60-70°C, em seguida as amostras foram pesadas em balança de precisão para obtenção do peso seco. O cálculo do SLA foi feito através da razão entre a área da folha fresca e sua massa seca (área/biomassa) expresso em cm².g⁻¹.

Teor de matéria seca foliar (LDMC - Leaf Dry-Matter Content)

As folhas frescas foram pesadas em balança de precisão (0,001g) e posteriormente transferidas para envelopes devidamente etiquetados levados para estufa por 72h a 60-70 °C. Em seguida cada amostra foi repesada para obter o peso seco. O teor de matéria seca foliar foi calculado pela razão da massa seca da folha (g) por sua massa fresca (g).

Níveis de Clorofilas A, B, AB e Carotenóides

Para realização das mensurações de dosagem de clorofila, no dia anterior às coletas foram preparados tubos eppendorf de coloração âmbar devidamente identificados contendo 2ml de N,N-dimetilformamida (DMF) e armazenados em refrigerador à 4°C. No dia da coleta os tubos foram acondicionados em uma caixa térmica contendo gelo, e levados para campo. Foram retirados 10 discos foliares com diâmetro de 3.9 mm cada um, de diferentes indivíduos de cada espécie com a ajuda de um perfurador e imediatamente colocados nos tubos eppendorf e retornados á caixa térmica. As amostras foram transportadas de volta ao laboratório onde foram armazenadas em refrigerador a 4°C por 48 horas (Moran & Porath 1980). Após esse período de tempo procedeu-se a leitura em espectrofotômetro das absorbâncias das amostras nos comprimentos de onda de 663,8 nm, 646,8 nm e 480 nm, para determinar as concentrações de clorofila A, B e carotenóides. Os comprimentos de onda e as equações para o cálculo das concentrações de clorofila a, b e carotenóides foram baseados no trabalho de Wellburn (1994).

C e N foliar

Para mensuração dos níveis de C e N foliar, foram coletadas de 2 a 15 folhas adultas totalmente expandidas e livres de patógenos. A determinação do carbono e nitrogênio foliar foi efetuada pelo método da combustão total a 950°C de amostras secas em um analisador elementar modelo Truspec CHN628 (Leco Instruments Ltda, St Joseph, Michigan, USA 2013), que detecta carbono e nitrogênio sob a forma de CO₂ e N₂, respectivamente, por meio de células de infravermelho e de condutividade térmica. Para tal procedimento, as amostras vegetais foram previamente secas a 60°C por 72h em estufa, trituradas em moinho de bola a nível de pó e deixadas em estufa por 12h antes da análise. Foi utilizado cerca de 0,1g de cada amostra. Para calibração do equipamento, foi construída curva-padrão com uso do padrão Leco 502-055 de folhas de orquídeas. Estas análises foram realizadas na Universidade de Brasília-DF, no Laboratório de Bioquímica Vegetal.

Análise dos dados

Foi realizada uma análise de componentes principais (PCA) para visualizar no espaço multidimensional como as espécies se distribuem em relação às características foliares, e quais delas estão mais fortemente ligados às espécies. Para essa análise a matriz de dados foi montada com as espécies ou unidades amostrais nas linhas e os atributos foliares nas colunas.

Para a visualização da distribuição dos valores dos atributos foliares mensurados foram feitos gráficos barplot e em seguida aplicado o teste de normalidade de Shapiro-Wilk para confirmar a normalidade da distribuição dos dados. Para os atributos que apresentaram distribuição normal foi aplicado o teste Anova ($P < 0,05$) para comparar os atributos entre as espécies de mata de galeria e de Cerrado *sensu stricto*, já os valores de atributos que não apresentaram distribuição normal foram submetidos ao teste de Wilcoxon ($P < 0,05$), que é uma alternativa não paramétrica equivalente ao teste-*t* de student para comparação de médias de dois grupos.

Posteriormente, uma análise de regressão linear múltipla com permutações foi realizada para comparar os atributos foliares, com a clorofila AB como variável preditora. Este teste foi realizado para determinar se diferenças na concentração de clorofilas AB entre espécies de savana e espécies florestais determinam variação de traços entre os dois ambientes. Todas as análises estatísticas foram realizadas no

ambiente R (R Core Team 2016), o programa IBM SPSS Statistics foi utilizado para edição dos gráficos de regressão.

Resultados

A partir da PCA identificamos a separação dos grupos de espécies graminóides de mata e de cerrado *sensu stricto*, no entanto, algumas espécies ficaram em grupos às quais não pertenciam, como a espécie C4 (*Echinolaena inflexa* (Poir.) Chase), que é uma espécie exclusiva de ambientes abertos como o cerrado *sensu stricto* mas que se agrupou com as espécies de mata de galeria, enquanto a espécie M9 (Poaceae sp.) que é de mata de galeria se agrupou com as espécies de cerrado (Figura 2).

As variáveis relacionadas às espécies de cerrado *sensu stricto* foram os maiores níveis de C foliar, a matéria seca e a espessura e o comprimento da folha, enquanto relacionado às espécies de mata estão a área foliar específica, o N a largura e os níveis de clorofila B (Figura 2).

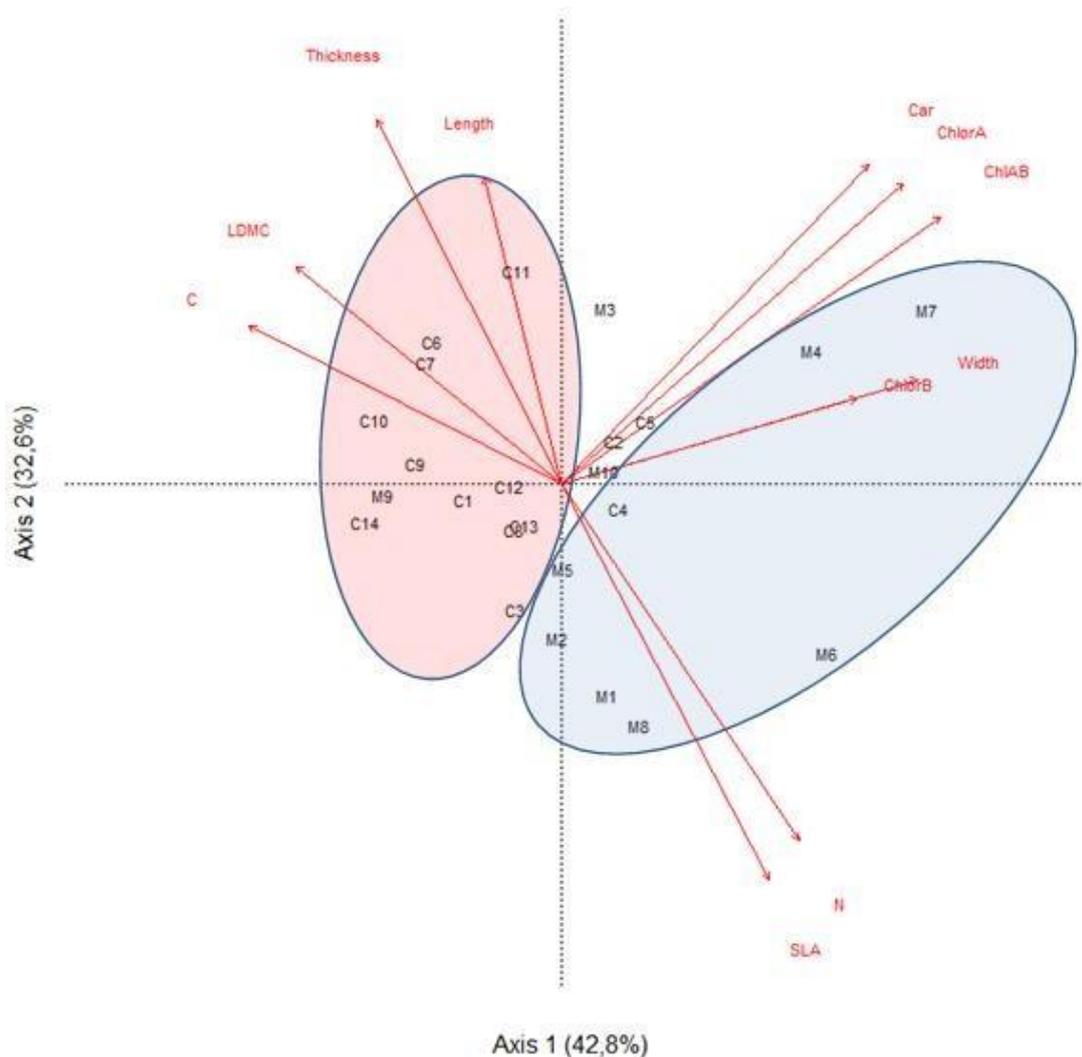


Figura 2. Análise de componentes principais entre os atributos foliares e as espécies graminóides amostradas em mata de galeria e cerrado *sensu stricto*. De C1 a C14 se encontram as espécies de cerrado *sensu stricto*, e de M1 a M10 as espécies de mata de galeria. Width - Leaf width, Length - Leaf length, Thickness - Leaf thickness, SLA - Specific leaf area, LDMC - Dry matter content, ChlorA - A Chlorophyll, ChlorB - B Chlorophyll, ChlAB - AB Chlorophyll, Car - Carotenoids, C(%) - Percentage leaf carbon, N(%) - Percentage leaf nitrogen. Em azul está o agrupamento de espécies de mata de galeria e em vermelho o agrupamento de espécies de cerrado *sensu stricto*.

Levando em consideração os resultados da PCA resolvemos retirar as espécies M9 (Poaceae sp.) e C4 (*Echinolaena inflexa* (Poir.) Chase), uma vez que não representavam funcionalmente seus grupos e causariam problemas nos testes de comparação de atributos entre os dois ambientes de estudo, portanto a partir daqui os testes foram feitos com uma espécie a menos na mata e uma no cerrado.

Todos os atributos foliares apresentaram diferença significativa ($P < 0.05$) entre os ambientes de cerrado *sensu stricto* e mata de galeria, exceto os valores de comprimento da folha (Length) ($W_{1,21} = 5368$, $P = 0.299$) e Carotenoides (Car) ($F_{1,21} = 2.28$, $P = 0.132$) (Tabela 2, Figura 3).

Tabela 2. Comparação dos atributos foliares de espécies graminóides de cerrado *sensu stricto* e mata de galeria. Width - Leaf width, Length - Leaf length, Thickness - Leaf thickness, SLA - Specific leaf area, LDMC - Dry matter content, ChlorA - A Chlorophyll, ChlorB - B Chlorophyll, ChlAB - AB Chlorophyll, Car - Carotenoids, C(%) - Percentage leaf carbon, N(%) - Percentage leaf nitrogen.

Atributos	Kruskal-Wallis (P)/Anova (P)
Width(cm)*	P<0.000
Length (cm)*	P=0.299
Thickness(mm)*	P<0.000
SLA(cm ² .g ⁻¹)*	P<0.000
LDMC(g)*	P<0.000
ChlorA(μg.cm ⁻²)	P<0.000
ChlorB(μg.cm ⁻²)	P=0.006
ChlAB(μg.cm ⁻²)	P<0.000
Car(μg.cm ⁻²)	P=0.132
C (%)*	P<0.000
N (%)*	P<0.000

Marcados com *estão os níveis de significância para a comparação entre os traços das espécies de cerrado *sensu stricto* e mata de galeria utilizando o teste de Wilcoxon. Sem marcação está o nível de significância para a comparação entre os traços das espécies de cerrado *sensu stricto* e mata de galeria utilizando o teste ANOVA.

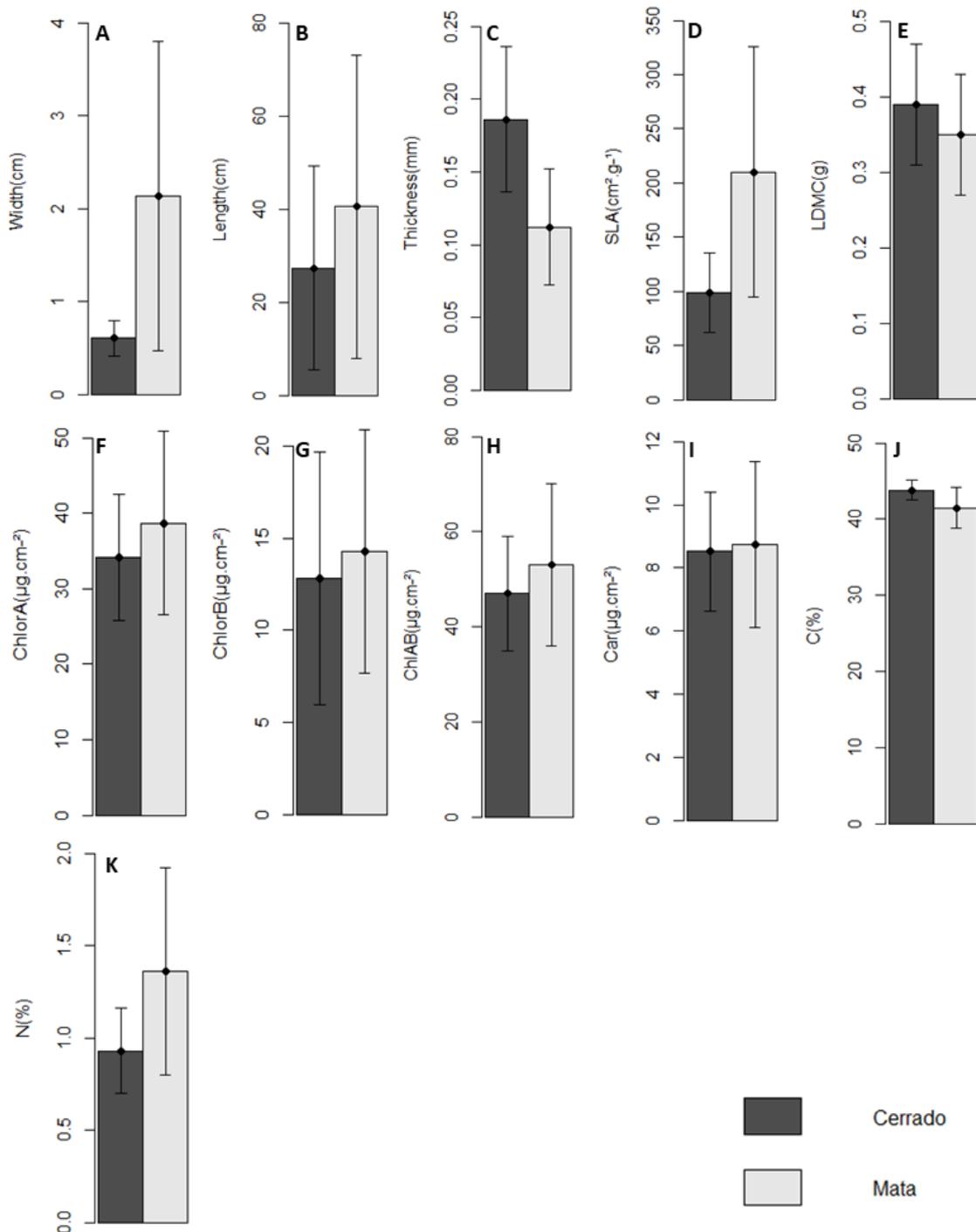


Figura 3. Barplot e desvio padrão (SD) dos atributos foliares mensurados em espécies graminóides de cerrado *sensu stricto* e mata de galeria. Width - Leaf width, Length - Leaf length, Thickness - Leaf thickness, SLA - Specific leaf area, LDMC - Dry matter content, ChlorA - A Chlorophyll, ChlorB - B Chlorophyll, ChlAB - AB Chlorophyll, Car - Carotenoids, C(%) - Percentage leaf carbon, N(%) - Percentage leaf nitrogen.

Os níveis de clorofilas totais foram relacionados fortemente apenas aos carotenoides e aos níveis de Nitrogênio foliar em ambos os ambientes de mata e cerrado (Tabela 3 e Figura 4).

Tabela 3- Relação entre níveis de clorofila AB (ChlAB) e atributos foliares de espécies graminóides de mata de galeria e cerrado *sensu stricto*. Em negrito valores significativos (<0.05). Width - Leaf width, Length - Leaf length, Thickness - Leaf thickness, SLA - Specific leaf area, LDMC - Dry matter content, ChlAB - AB Chlorophyll, Car - Carotenoids, C(%) - Percentage leaf carbon, N(%) - Percentage leaf nitrogen.

Trait	ChlAB ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)	
	Cerrado <i>sensu stricto</i>	Mata de Galeria
	P	P
Width (cm)	0.058	0.057
Length (cm)	1.000	0.223
Thickness (mm)	0.660	0.027
SLA ($\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$)	0.289	0.902
LDMC (g)	0.080	0.279
Car ($\mu\text{g}/\text{cm}^2$)	<0.000	<0.000
C (%)	0.124	0.633
N (%)	0.024	<0.000

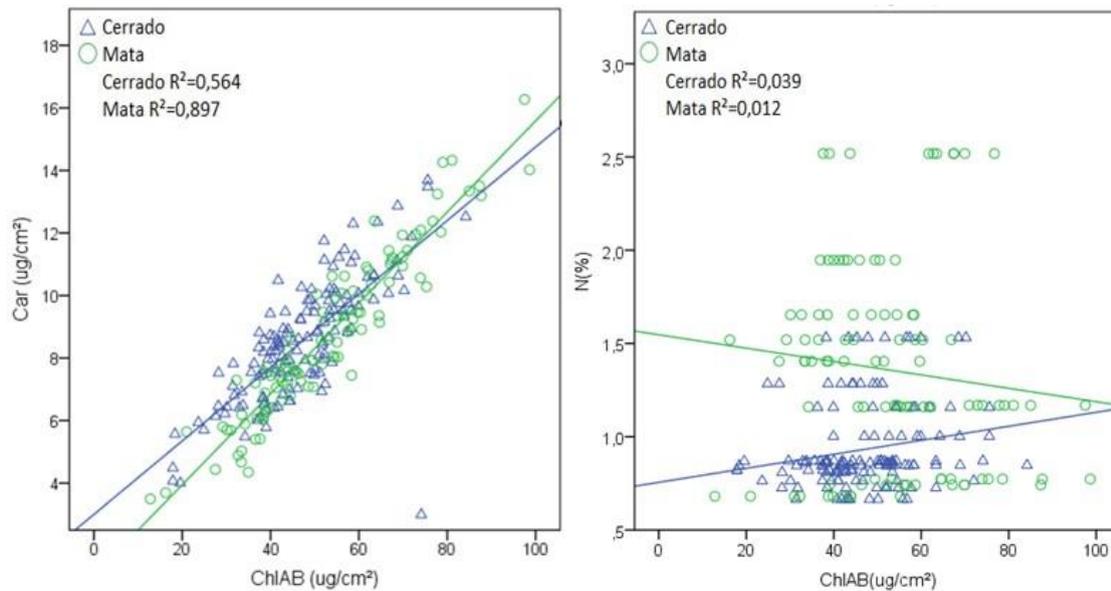


Figura 4. Relação entre níveis de clorofila AB (ChlAB) e atributos foliares de espécies graminóides de cerrado *sensu stricto* e mata de galeria. Width - Leaf width, Length - Leaf length, Car - Carotenoids, N - Percentage leaf nitrogen.

Discussão

As espécies graminóides de mata de galeria e de cerrado *sensu stricto* apresentaram atributos foliares distintos. Os atributos que mais distinguem os dois grupos foram a largura, espessura, SLA e porcentagem de nitrogênio foliar. Espécies graminóides de mata apresentaram folhas mais largas, mais finas, com maior SLA e níveis mais elevados de nitrogênio foliar, enquanto as espécies de cerrado *sensu stricto* apresentaram folhas filiformes, mais grossas, com menor SLA e níveis mais baixos de nitrogênio. Filtros ambientais podem gerar divergência de atributos funcionais entre as espécies, desenvolvendo características que permitam melhorar seu *fitness* (Tilman 1986). Assim, espécies graminóides do sub-bosque de mata desenvolveram características foliares que melhoram a captação de luz, como maiores larguras e comprimentos da folha, enquanto no ambiente aberto de cerrado, onde a luz não é um problema, mas sim a disponibilidade de água, traços que melhorem a economia de água, como uma maior espessura, foram importantes. Esses resultados nos levam a crer que a divergência dos atributos funcionais foliares de espécies graminóides é uma resposta à adaptações às diferenças de luminosidade dos ambientes. Os altos valores de desvio padrão em atributos como o comprimento, SLA e clorofilas totais (AB) para as espécies

de mata podem se dar pela presença de gradientes dentro da mata, tanto relacionados à variação na abertura do dossel quanto à umidade e disponibilidade de nutrientes (Parron et al. 2011).

Algumas espécies apresentaram atributos intermediários, por exemplo no comprimento da folha, onde algumas espécies de mata apresentam características mais próximas de espécies de cerrado, como por exemplo *Ichnanthus pallens* e *Oplismenus hirtellus* que apresentam comprimento da folha menor que a média de outras espécies de mata e *Rhynchospora exaltata* e *Scleria latifolia* que são espécies de mata e apresentam espessura mais parecida com espécies de cerrado. A influência filogenética, já que pertencem a gêneros e famílias diferentes, pode estar relacionada à essa separação, no entanto vale considerar que a adaptação ou evolução é um processo contínuo, que ocorre no espaço-tempo, portanto essas espécies intermediárias podem estar em processo de adaptação. Também, outros atributos que não foram levados em conta nesse trabalho compensam um atributo que seria negativo, como por exemplo ser uma planta C3 no ambiente de cerrado, como no caso da *Echinolaena inflexa* (Osborne et al. 2014) ou simplesmente aquele atributo não traz vantagem nem desvantagem para a espécie e simplesmente foi mantido.

As diferenças nos valores de atributos, como a largura da folha, também representam adaptações tanto ao calor e à perda de água para as plantas que estão em ambientes mais secos, no caso das espécies graminóides que crescem no cerrado, quanto a maior interceptação de luz para plantas que estão em ambientes sombreados, como as graminóides de mata. Padrão semelhante foi encontrado em gramíneas de ambientes abertos e sombreados, onde espécies de ambientes abertos apresentavam lâminas foliares mais estreitas e filiformes, enquanto as espécies de ambientes sombreados tinham lâminas mais largas e ovais (Cayssials & Rodríguez 2013). Áreas foliares maiores podem permitir uma maior captura de luz, mas também resultam numa maior evapotranspiração (Nicotra et al. 2011), o que não é favorável para plantas que precisam lidar com a seca, mas é um traço foliar importante para espécies graminóides de mata, que precisam aproveitar qualquer raio de luz que adentre o dossel e que não necessitam lidar com o estresse hídrico. No cerrado a diminuição da área foliar e o aumento da espessura da folha auxiliam no controle da perda de água (Rossatto et al. 2015). Como

as savanas são consideradas ambientes mais estressantes do que as florestas, então são esperadas características típicas das espécies tolerantes ao stress (Chapin et al. 1993).

Espécies lenhosas de mata de galeria apresentam maior área foliar que as de cerrado *sensu stricto* que por sua vez apresentam maior investimento radicular (Hoffmann & Franco 2003). Os atributos foliares das espécies graminóides de cerrado apresentaram adaptações ao ambiente mais seco, associados a conservação da água. No entanto, são necessárias investigações para avaliar se os atributos radiculares são distintos entre as espécies destes ambientes, e que levem ao entendimento mais amplo das adaptações desse estrato tão importante para a savana.

Os maiores valores de SLA das espécies graminóides de mata de galeria podem estar associados a maior disponibilidade de recursos, como água e nutrientes nesse ambiente do que no cerrado *sensu stricto*, já que plantas que investem mais em SLA normalmente tem um maior gasto na construção foliar do que em elementos estruturais e de defesa (Coley 1983; Cianciaruso et al. 2013). Como no ambiente sombreado de mata maiores áreas foliares são importantes para captação de luz, e há maior disponibilidade de nutrientes (Parron et al. 2011), níveis mais elevados de SLA são esperados, pois essas espécies tem preferencia por alocar recursos para maximizar o crescimento através de uma maior eficiencia fotossintética (Franco et al. 2005). Espécies com alto SLA tendem a apresentar um alto teor de nitrogênio por unidade de área foliar e, conseqüentemente, altas taxas de assimilação e respiração (Poorter & Bongers 2006). Por outro lado, no cerrado *sensu stricto*, onde há menor disponibilidade de nutrientes (Haridasan 2008) e água, as espécies alocam mais recursos para elementos estruturais e de defesa do que para a fotossíntese, o que culmina num menor SLA, e está intimamente relacionado com os maiores níveis de LDMC e carbono para as espécies de cerrado. A eficiencia no uso da água também está ligado aos maiores níveis de carbono foliar (Franco et al. 2005), o que pode indicar que as espécies graminóides de cerrado também tem um melhor uso da água uma vez que apresentam níveis mais elevados de carbono.

Os níveis mais elevados de clorofilas nas espécies graminóides de mata pode ser devido ao conteúdo de clorofila foliar tender a aumentar conforme diminui a disponibilidade de luz no ambiente (Hallik et al. 2009), o que permite um melhor aproveitamento da pouca luz disponível no ambiente. Também, porque em ambientes

com alta incidência luminosa a velocidade de decomposição de clorofilas é mais alta, o que ajudaria a explicar os níveis mais baixos de clorofila foliar nas espécies de cerrado. Ao mesmo tempo, uma maior proporção de clorofila B nas espécies de mata é esperada, pois isso possibilita a captação de outros comprimentos de onda, o que incrementaria a fotossíntese. Os níveis de carotenóides não apresentaram diferença significativa entre as espécies de Mata de Galeria e Cerrado *sensu stricto*. Esperava-se que espécies de mata tivessem níveis mais elevados de carotenóides que espécies de cerrado, o que poderia incrementar a capacidade de captação de luz para as espécies de mata. A não diferenciação desse traço entre os dois grupos pode se dar porque pigmentos carotenóides também podem ter função na dissipação de luz/energia em ambientes altamente iluminados (Demmig-Adams & Adams 1996), como no cerrado. A correlação com poucos atributos foliares e a fraca ou nenhuma correlação dos níveis de clorofilas totais com a largura, comprimento e principalmente nitrogênio, mostram que talvez métodos mais diretos como medição direta da fotossíntese máxima podem ser melhores preditores de atributos foliares. Esperava-se que os níveis de clorofilas estivessem ligados principalmente ao nitrogênio uma vez que se sabe que a capacidade fotossintética aumenta linearmente de acordo com as concentrações de nitrogênio foliar (Franco et al. 2005).

Além desses atributos com valor adaptativo, temos ainda as vias fotossintéticas. Nesse trabalho encontramos que a maioria das espécies graminóides de cerrado apresentam via C4 enquanto a maioria das espécies de mata são C3 (Tabela S1). A via C4 é uma característica que beneficia as espécies de cerrado, uma vez que permite que a planta se desenvolva em ambientes com altas intensidades luminosas, altas temperaturas e pouca disponibilidade de água. Uma vez que as C4 podem manter a mesma taxa fotossintética que as plantas C3, mesmo com uma menor abertura estomática, o que para o ambiente seco do cerrado é muito importante para diminuir a perda de água. A via fotossintética pode ser um dos fatores que influenciaram para que a espécie C4 (*Echinochloa inflexa*) não se agrupasse funcionalmente com as espécies de cerrado, uma vez que é a única espécie de cerrado que apresenta via C3 nesse trabalho.

Nossos resultados enfatizam que em geral as assembléias de plantas graminóides de mata de galeria e cerrado *sensu stricto*, além de apresentarem diferentes composições de espécies, também se distinguem quanto aos atributos funcionais. Provavelmente

resultante de uma divergência evolutiva que selecionou diferentes atributos que permitiram a adaptação do grupo de espécies graminóides a ambientes com diferenças extremas na quantidade de luminosidade e umidade, principalmente. Portanto, as diferenças nos valores de atributos foliares de espécies graminóides de mata de galeria e cerrado *sensu stricto* podem ser considerados para a separação de espécies de mata e cerrado em diferentes grupos funcionais, uma vez que tem diferentes respostas, e também para considerações de que esse conjunto de atributos tem valor adaptativo já que afeta o fitness das espécies e conseqüentemente a seleção.

O conhecimento de que estas duas comunidades de espécies graminóides apresentam diferentes respostas adaptativas a estes ambientes é importante para a conservação, para o delineamento de estratégias de recuperação e políticas de proteção específicas. O estrato herbáceo no Cerrado em geral sempre foi e ainda é, mesmo que ultimamente tenham sido foco de estudos (Veldman et al. 2015; Amaral et al. 2017), negligenciado pelas pesquisas e políticas públicas. Mais estudos voltados para esse componente são de grande importância para fornecer conhecimento e embasar essas ações.

Referências bibliográficas

- Ackerly, D. D., Dudley, S. A., Sultan, S. E., Schmitt, J., Coleman, J. S., Linder, C. R., Sandquist, D. R., Geber, M. A., Evans, A. S., Dawson, T. E., & Lechowicz, M. J. (2000). The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. *Bioscience*, *50*(11), 979–995.
- Amaral, A. G. (2015). A vegetação herbáceo-arbustiva no Cerrado: aspectos ecológicos e fitogeográficos. Tese de Doutorado - Universidade de Brasília.
- Amaral, A. G., Munhoz, C. B. R., Walter, B. M. T., Aguirre-Gutiérrez, J., & Raes, N. (2017). Richness pattern and phytogeography of the Cerrado herb–shrub flora and implications for conservation. *Journal of Vegetation Science*, *28*(4), 848–858.
- Blonder, B., Baldwin, B. G., Enquist, B. J., & Robichaux, R. H. (2016). Variation and macroevolution in leaf functional traits in the Hawaiian silversword alliance (Asteraceae). *Journal of Ecology*, *104*(1), 219–229.
- Bruhl, J. J., & Wilson, K. L. (2007). Towards a comprehensive survey of C3 and C4 photosynthetic pathways in Cyperaceae. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany*, *23*(1), 99–148.
- Cayssials, V., & Rodríguez, C. (2013). Functional traits of grasses growing in open and shaded habitats. *Evolutionary ecology*, *27*(2), 393–407.
- Chapin, F. S., Autumn, K., & Pugnaire, F. (1993). Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist (Suppl.)*, *142*, S78–S92
- Chaves, E., & Soares-Silva, L. H. (2012). Floristic survey of the herbaceous-shrub layer of a gallery forest in Alto Paraíso de Goiás-GO, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, *55*(5), 715–724.
- Cianciaruso, M. V., Silva, I. A., & Batalha, M. A. (2009). Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, *9*(3), 93–103.

- Cianciaruso, M. V., Silva, I. A., Manica, L. T., & Souza, J. P. (2013). Leaf habit does not predict leaf functional traits in cerrado woody species. *Basic and applied ecology*, 14(5), 404-412.
- Coley, P. D. (1983). Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological monographs*, 53(2), 209-234.
- Correia, J. R., Haridasan, M., Reatto, A., Martins, E. S., & Walter, B. M. T. (2001). Influência de fatores edáficos na distribuição de espécies arbóreas em Matas de Galerias na região do Cerrado: uma revisão. In J. F. Ribeiro, C. E. L. Fonseca, & J. C. Sousa-Silva (Eds.), *Cerrado: caracterização e recuperação de Matas de Galeria* (pp. 51-71). Embrapa Cerrados, Planaltina.
- Craine, J. M., Froehle, J., Tilman, D. C., Wedin, D. A., & Chapin, F. S. (2001). The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos*, 93, 274-285.
- Demmig-Adams, B., & Adams III, W. W. (1996). The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 1, 21 – 27.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., ... & Garnier, E. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167.
- Evans, J., & Poorter, H. (2001). Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell & Environment*, 24(8), 755-767.
- Flora Do Brasil (2016). 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available from: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br>. [3rd July 2017].
- Franco, A. C., Bustamante, M., Caldas, L. S., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Kozovits, A. R., ... & Coradin, V. T. (2005). Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees*, 19(3), 326-335.
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., & Laurent, G. (2001). A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional ecology*, 15(5), 688-695.

GBIF.org (2017). GBIF: The Global Biodiversity Information Facility. Available from: <http://gbif.org> [8th July 2016].

Grime, J.P. (1983). *Plant strategies and vegetation processes*, 220. The Pitman Press, Great Britain.

Gutschick, V. P. (1999). Biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. *The New Phytologist*, *143*(1), 3-18.

Hallik, L., Kull, O., Niinemets, Ü., & Aan, A. (2009). Contrasting correlation networks between leaf structure, nitrogen and chlorophyll in herbaceous and woody canopies. *Basic and Applied Ecology*, *10*(4), 309-318.

Haridasan, M. (2008). Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, *20*, 183–195.

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*(3), 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*(6), 932-940.

IBAMA/FUNATURA, 1998. Plano de Manejo do Parque Nacional de Brasília, Brasília-DF.

Jacobs, B. F., Kingston, J. D., & Jacobs, L. L. (1999). The origin of grass-dominated ecosystems. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 590-643.

Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Bönsch, G., Garnier, E., ... & Wirth, C. (2011). TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology*, *17*, 2905–2935.

Kellogg, E. A. (2001). Evolutionary history of the grasses. *Plant physiology*, *125*, 1198–1205

- Kull, O. (2002). Acclimation of photosynthesis in canopies: models and limitations. *Oecologia*, 133, 267–279.
- Kunstler, G., Falster, D., Coomes, D. A., Hui, F., Kooyman, R. M., Laughlin, D. C., ... & Aiba, M. (2016). Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature*, 529(7585), 204.
- Lavorel, S., & Garnier, E., (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits : revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5), 545–556.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., & Forbes, T. D. A. (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(12), 474-478.
- Lenti, F. E. B. (2014). Arquitetura de copas de árvores decíduas e sempre-verdes em cerrado sentido restrito no Distrito Federal. Dissertação de Mestrado - Universidade de Brasília, DF.
- Mendonça, R. C., Felfili, J. M., Walter, B. M. T., Silva-Júnior, M. C., Rezende, A. V., Filgueiras, T. S., Nogueira, P. E., & Fagg, C. W. (2008). Flora vascular do bioma Cerrado: um checklist com 12.356 espécies. In S.M. Sano, S.P. Almeida & J.F. Ribeiro (Eds.), *Cerrado: ecologia e flora* (p.421-1279). Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica, Brasília.
- Moran, R., & Porath, D. (1980). Chlorophyll determination in intact tissues using N, N-dimethylformamide. *Plant Physiology*, 65(3), 478-479.
- Nicotra, A. B., Leigh, A., Boyce, C. K., Jones, C. S., Niklas, K. J., Royer, D. L., & Tsukaya, H. (2011). The evolution and functional significance of leaf shape in the angiosperms. *Functional Plant Biology*, 38(7), 535-552.
- Niinemets, Ü., & Tenhunen, J. D. (1997). A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant, Cell & Environment*, 20(7), 845-866.

Niinemets, Ü. (2001). Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82, 453–469.

Niinemets, Ü. (2010): A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecological Research* 25(4), 693-714.

Niklas, K. J., Cobb, E. D., Niinemets, Ü., Reich, P. B., Sellin, A., Shipley, B., & Wright, I. J. (2007). “Diminishing returns” in the scaling of functional leaf traits across and within species groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(21), 8891-8896.

Oliveira, R. C., Reis, P. A., Cardoso, A. G. T., Ribeiro, A. R. O., Berto, A. C. V., Ponciano, A. I. C., Moura, C. O., & Valls, J. F. M. (2016). Guia de Gramíneas do Cerrado (1ª ed.). Rede de Sementes do Cerrado, Brasília.

Osborne, C. P., Salomaa, A., Kluyver, T. A., Visser, V., Kellogg, E. A., Morrone, O., Vorontsova, M. S., Clayton, W. D. & Simpson, D. A. (2014). A global database of C4 photosynthesis in grasses. *New Phytologist*, 204(3), 441-446.

Pagel, M. D. (1992). A method for the analysis of comparative data. *Journal of theoretical Biology*, 156(4), 431-442.

Parron, L. M., Bustamante, M. M. C., & Markewitz, D. (2011). Fluxes of nitrogen and phosphorus in a gallery forest in the Cerrado of central Brazil. *Biogeochemistry*, 105(1-3), 89-104.

Pérez- Harguindeguy, N., Díaz, S., Vendramini, F., Cornelissen, J. H., Gurvich, D. E., & Cabido, M. (2003). Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments. *Austral Ecology*, 28(6), 642-650.

Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... & Urcelay, C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany*, 61(3), 167-234.

Poorter, L., & Bongers, F. (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87(7), 1733-1743.

R Development Core Team. (2016). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Reich, P. B., Wright, I. J., Cavender-Bares, J., Craine, J. M., Oleksyn, J., Westoby, M., & Walters, M. B. (2003). The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164(S3), 143-S164.

Rossatto, D. R., Kolb, R. M., & Franco, A. C. (2015). Leaf anatomy is associated with the type of growth form in Neotropical savanna plants. *Botany*, 93(8), 507-518.

Sage, R. F., McKown, A. D. (2006). Is C4 photosynthesis less phenotypically plastic than C3 photosynthesis? *Journal of Experimental Botany*, 57, 303–317

Souza, A. C. M. (2014). Comunidades de monocotiledôneas herbáceas e pteridófitas terrestres e suas relações com o ambiente em Mata de Galeria no Parque Nacional de Brasília. Dissertação de Mestrado - Universidade de Brasília.

Tilman, D. (1986). Resources, competition and the dynamics of plant communities. *Plant ecology*, 51-75.

Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277(5330), 1300-1302.

Veldman, J. W., Buisson, E., Durigan, G., Fernandes, G. W., Le Stradic, S., Mahy, G., ... & Putz, F. E. (2015). Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 13(3), 154-162.

Veldman, J. W., Overbeck, G. E., Negreiros, D., Mahy, G., Le Stradic, S., Fernandes, G. W., ... & Bond, W. J. (2015). Tyranny of trees in grassy biomes. *Science*, 347(6221), 484-485.

Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5), 882-892.

Wellburn, A. R. (1994). The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of plant physiology*, 144(3), 307-313.

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., & Ackerly, D. D. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821.

Material suplementar

Anexo 1. Valores médios e desvio padrão (SD) de atributos foliares e vias fotossintéticas de espécies graminóides de mata de galeria e cerrado *sensu stricto*. Width - Leaf width, Length - Leaf length, Thickness - Leaf thickness, SLA - Specific leaf area, LDMC - Dry matter content, ChlorA - A Chlorophyll, ChlorB - B Chlorophyll, ChlAB - AB Chlorophyll, Car - Carotenoids, C(%) - Percentage leaf carbon, N(%) - Percentage leaf nitrogen. A porcentagem de Carbono e Nitrogênio não apresentam valores de desvio padrão pois a média foi retirada de apenas duas amostras para cada espécie, em seu lugar estão os dois valores amostrados para cada espécie. As vias fotossintéticas são para o gênero, baseado no banco de dados de Osborne et al. 2014 para as gramíneas, e em Bruhl & Wilson 2007 para as Cyperaceae. Espécies pertencentes à família Cyperaceae estão marcadas *.

Species/ Site/ Photosynthesis pathway	Width	Length	Thickness	SLA	LDMC	ChlorA	ChlorB	ChlAB	Car	C	N
	(cm)	(cm)	(mm)	(cm ² .g ⁻¹)	(g)	(ug/cm ²)	(ug/cm ²)	(ug/cm ²)	(ug/cm ²)	(%)	(%)
<i>Ichnanthus pallens</i> (Sw.) Munro ex Benth. (Mata)-C3	1.14 (0.25)	5.91 (1.03)	0.09 (0.01)	353.60 (119.54)	0.37 (0.13)	33.24 (4.42)	10.99 (3.13)	44.23 (5.58)	7.48 (1.13)	41.51 (41.49-41.53)	1.95 (1.94-1.95)
* <i>Calyptracarya irwiniana</i> T.Koyama (Mata)-C3	0.74 (0.12)	35.71 (8.43)	0.10 (0.01)	160.93 (26.14)	0.32 (0.06)	27.50 (8.31)	13.45 (3.60)	40.95 (9.89)	6.37 (1.81)	38.09 (37.89-38.29)	1.40 (1.40-1.41)
* <i>Rhynchospora exaltata</i> Kunth (Mata)-C3&C4	1.05 (0.21)	93.92 (24.03)	0.20 (0.04)	116.88 (23.04)	0.40 (0.05)	43.26 (8.86)	17.04 (5.27)	60.30 (13.76)	10.14 (1.84)	42.28 (42.56-42.01)	0.74 (0.73-0.75)
* <i>Scleria latifolia</i> Sw. (Mata)- C3	3.83 (0.72)	47.64 (12.40)	0.15 (0.02)	158.93 (29.42)	0.26 (0.04)	49.03 (8.08)	22.24 (8.20)	71.27 (14.93)	10.66 (2.00)	43.10 (42.98-43.22)	0.77 (0.78-0.77)
<i>Homolepis glutinosa</i> (Sw.) Zuloaga & Soderstr. (Mata) - C3&C4	2.15 (0.44)	37.98 (5.49)	0.12 (0.02)	190.55 (23.07)	0.32 (0.04)	34.75 (9.27)	9.59 (7.30)	44.34 (15.93)	7.64 (2.02)	43.74 (43.60-43.88)	1.52 (1.55-1.49)
<i>Lasiacis ligulata</i> Hitchc. & Chase (Mata) -C3	2.35 (0.53)	11.29 (1.91)	0.07 (0.01)	366.34 (52.43)	0.30 (0.05)	44.94 (10.33)	14.04 (5.03)	58.98 (13.79)	10.04 (2.32)	39.90 (39.89-39.91)	2.52 (2.51-2.53)
<i>Olyra taquara</i> Swallen (Mata)- C3	6.14 (0.99)	29.92 (7.03)	0.13 (0.01)	107.28 (11.42)	0.40 (0.04)	56.40 (9.14)	18.27 (5.39)	74.66 (13.13)	12.75 (1.92)	37.04 (36.47-37.62)	1.17 (1.14-1.19)
<i>Oplismenus hirtellus</i> (L.) P.Beauv. (Mata)-C3	1.03 (0.18)	6.53 (1.49)	0.07 (0.01)	371.56 (53.03)	0.32 (0.03)	29.14 (6.62)	16.18 (4.78)	45.33 (10.43)	6.82 (1.28)	40.51 (40.58-40.43)	1.65 (1.67-1.64)

Poaceae sp. (Mata)	1.45 (0.36)	86.85 (34.59)	0.07 (0.01)	123.03 (13.94)	0.42 (0.01)	27.67 (7.80)	8.39 (5.90)	36.05 (12.27)	6.76 (1.60)	46.73 (46.73-46.72)	0.68 (0.67-0.70)
*Cyperaceae sp. (Mata)	1.45 (0.36)	49.44 (10.80)	0.12 (0.02)	151.62 (70.08)	0.38 (0.08)	40.66 (6.68)	12.57 (3.90)	53.24 (8.85)	8.75 (1.57)	41.60 (41.69-41.51)	1.16 (1.14-1.18)
<i>Paspalum gardnerianum</i> Nees (Cerrado)-C4	0.64 (0.13)	12.77 (1.43)	0.15 (0.02)	131.68 (23.92)	0.41 (0.04)	29.45 (7.72)	13.64 (6.12)	43.09 (13.27)	8.21 (1.65)	45.02 (45.25-44.80)	0.76 (0.75-0.78)
<i>Paspalum plicatulum</i> Michx. (Cerrado) -C4	0.67 (0.17)	33.65 (10.30)	0.15 (0.01)	116.66 (11.11)	0.31 (0.03)	40.74 (6.56)	14.73 (6.39)	55.47 (11.76)	10.35 (1.63)	44.43 (44.48-44.38)	1.16 (1.16-1.16)
<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguelen (Cerrado) -C4	0.48 (0.08)	12.38 (3.65)	0.13 (0.01)	152.89 (24.72)	0.33 (0.05)	27.64 (4.32)	14.11 (5.22)	41.76 (9.02)	6.77 (0.61)	42.04 (41.92-42.16)	1.28 (1.28-1.29)
<i>Echinolaena inflexa</i> (Poir.) Chase (Cerrado) -C3	0.79 (0.09)	6.12 (0.91)	0.18 (0.02)	115.92 (23.87)	0.32 (0.10)	36.00 (6.09)	17.90 (5.52)	53.90 (10.58)	8.84 (1.21)	43.01 (43.04-42.98)	1.53 (1.54-1.53)
<i>Paspalum foliiforme</i> S.Denham (Cerrado) -C4	0.74 (0.16)	28.85 (9.28)	0.14 (0.02)	105.09 (28.05)	0.33 (0.06)	42.30 (6.52)	14.88 (5.44)	57.18 (10.65)	11.14 (1.41)	42.18 (42.32-42.05)	1.00 (1.00-1.00)
<i>Axonopus siccus</i> (Nees) Kuhlman. (Cerrado) -C4	0.49 (0.10)	83.07 (13.37)	0.25 (0.03)	57.20 (12.30)	0.38 (0.05)	39.74 (4.84)	5.73 (3.96)	45.47 (7.52)	9.18 (1.12)	43.80 (43.77-43.82)	0.66 (0.66-0.67)
<i>Aristida riparia</i> Trin. (Cerrado) -C4&C3	0.45 (0.08)	42.84 (14.96)	0.24 (0.03)	60.21 (5.13)	0.47 (0.03)	37.20 (7.22)	9.90 (4.99)	47.10 (11.44)	8.79 (1.34)	44.55 (44.60-44.51)	0.73 (0.70-0.75)
<i>Paspalum reduncum</i> Nees ex Steud. (Cerrado) -C4	0.97 (0.14)	8.66 (0.95)	0.15 (0.02)	140.51 (11.32)	0.31 (0.04)	32.63 (7.20)	9.27 (5.99)	41.91 (11.50)	9.02 (1.68)	43.47 (43.45-43.48)	0.85 (0.83-0.86)
<i>Trachypogon spicatus</i> (L.f.) Kuntze (Cerrado) -C4	0.64 (0.10)	13.40 (1.98)	0.15 (0.01)	88.35 (13.59)	0.46 (0.03)	34.43 (5.70)	7.76 (4.04)	42.19 (6.69)	8.49 (0.96)	45.88 (45.91-45.86)	0.81 (0.81-0.81)
<i>Aristida torta</i> (Nees) Kunth (Cerrado) -C4&C3	0.36 (0.05)	33.8 (10.07)	0.27 (0.03)	64.71 (8.86)	0.49 (0.04)	30.69 (6.89)	10.75 (6.41)	41.44 (12.10)	7.07 (1.58)	43.69 (43.59-43.79)	0.87 (0.87-0.87)
<i>Tristachya leiostachya</i> Nees (Cerrado) -C4	0.55 (0.11)	50.53 (9.57)	0.27 (0.03)	54.81 (13.81)	0.46 (0.06)	42.81 (8.75)	16.99 (6.85)	59.81 (10.24)	9.93 (1.51)	46.10 (46.03-46.16)	0.85 (0.84-0.85)

<i>Paspalum stellatum</i> Humb. & Bonpl. ex Flügge (Cerrado) -C4	0.55 (0.10)	17.90 (6.35)	0.20 (0.02)	91.36 (9.54)	0.37 (0.04)	30.24 (5.61)	16.91 (12.17)	47.15 (12.54)	7.51 (1.92)	42.18 (42.23-42.14)	0.87 (0.87-0.87)
<i>Paspalum polyphyllum</i> Nees (Cerrado) -C4	0.69 (0.11)	8.03 (1.31)	0.17 (0.02)	126.20 (42.55)	0.33 (0.07)	31.74 (4.77)	13.59 (4.00)	45.33 (7.37)	7.99 (0.90)	42.32 (42.39-42.26)	0.86 (0.86-0.86)
<i>Eragrostis polytricha</i> Nees (Cerrado) -C4	0.41 (0.09)	31.23 (6.40)	0.17 (0.02)	80.13 (8.82)	0.44 (0.03)	22.56 (4.45)	13.18 (5.51)	35.73 (9.88)	5.98 (1.06)	44.26 (44.27-44.26)	0.82 (0.82-0.82)

Anexo 2. Resultados do teste de Shapiro-Wilk para testar a normalidade dos dados.

Site	Width (cm)	Length (cm)	Thickness (mm)	SLA (cm ² .g ⁻¹)	LDMC (g)	ChlorA (ug/cm ²)	ChlorB (ug/cm ²)	Car (ug/cm ²)	ChlA+B (ug/cm ²)	C	N
Mata	<0.000	<0.000	0.003	<0.000	0.001	0.615	0.092	0.440	0.339	<0.000	<0.000
Cerrado	<0.000	<0.000	<0.000	0.000	0.038	0.516	<0.000	0.718	0.128	<0.000	<0.000