



**Universidade de Brasília
Departamento de Botânica
Mestrado em Botânica**

**Variações sazonais no metabolismo de
carbono e relações hídricas em espécies
lenhosas do Cerrado de diferentes grupos
funcionais**

Mestrando: Murilo de Melo Peixoto

Professor Orientador: Augusto César Franco

Brasília – DF Maio 2007



**Universidade de Brasília
Departamento de Botânica
Mestrado em Botânica**

**Variações sazonais no metabolismo de carbono e
relações hídricas em espécies lenhosas do Cerrado
de diferentes grupos funcionais**

Dissertação submetida à Universidade de
Brasília como parte dos requisitos para
obtenção do grau de Mestre em Botânica.

Mestrando: Murilo de Melo Peixoto

Professor Orientador: Augusto César Franco

Brasília – DF Maio 2007

**Universidade de Brasília
Departamento de Botânica
Mestrado em Botânica**

**Variações sazonais no metabolismo de carbono e
relações hídricas em espécies lenhosas do Cerrado
de diferentes grupos funcionais**

Esta Dissertação foi julgada adequada para obtenção do Título de Mestre em Botânica, e aprovada em sua forma final pelo programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade de Brasília.

COMPOSIÇÃO DA BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Augusto César Franco – Presidente da banca

Prof. Dr. Mundayatan Haridasan

Profa. Dra. Eliane Stacciarini-Seraphin

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus tios Armando e Vera por todo apoio que me deram durante todo o tempo em Brasília, bem como ao Daniel, Gisele, Marcelo, Suzana e Oscar.

Agradeço aos meus pais pelo apoio, carinho, pelos conselhos, por eu estar aqui e chegar onde cheguei. Sem vocês eu não seria nada! Agradeço às minhas irmãs, Giovana e Renata, pela encheção de saco de cada dia (brincadeira, amo vocês)!

Agradeço à Professora Eliane Stacciarini Seraphin pela minha iniciação científica (e ao CNPq pela bolsa de PIBIC naquela oportunidade), por me ensinar a amar a Fisiologia Vegetal e por acreditar em mim sempre!

Agradeço ao Iriode, ou melhor, Dr. Iriode, “o cara” da secretaria por toda ajuda, pelas risadas e pela amizade. À Flavinha, que tanto ajudou nesse fim de curso.

Ao Marinho, por toda paciência e as horas gastas quebrando a cabeça com aquele IRGA. Ao Vando, que muito ajudou nas idas de campo. Ao Elias, pela ajuda no laboratório.

Agradeço a todos os meus colegas da turma de 2004 e 2005, em especial todos, sem citar nenhum nome, que me ajudaram muito principalmente no meu início “meio perdido” na UnB.

Agradeço à professora Lourdes Amaral, pelos ensinamentos e pelo estágio em docência. Ao Leonardo Noleto, pela ajuda nas pesquisas bibliográficas e no estágio em docência. Ao professor Sérgio, companheiro de laboratório que participou também do meu estágio em docência e me forneceu conselhos preciosos.

Agradeço muito ao professor Lúcio Vivaldi pela ajuda nas análises estatísticas.

Ao professor Mundayatan Haridassan que participou de todas as minhas bancas e ajudou a elaborar e conduzir todo meu projeto.

I am thankful to the professor and friend Fernando Miralles, coordinator of the “Biocomplexity” project and to NSF for the financial support through this project.

Ao amigo e professor Leonel Sternberg pelas análises de isótopos de carbono.

Ao Fred Takahashi e ao Jacques Phellype colegas de laboratório. À Renata Nunes pela ajuda no campo.

Ao Fabian Scholz e à Sandra Bucci pela ajuda no IBGE.

À RECOR pelo apoio logístico no campo. À Miriam, Zequiel e todos os funcionários dessa Reserva.

À CAPES pela bolsa de estudos e pelo apoio financeiro ao projeto juntamente com o CNPq. À Universidade de Brasília.

À Marina Scalon, meu braço direito durante toda minha pesquisa. Muito obrigado mesmo pela sua ajuda!

E um agradecimento mais do que especial ao professor Augusto Franco, pelos ensinamentos e por confiar em mim e ter me proporcionado essa oportunidade de ouro. Muito obrigado professor, pois apesar de todas as minhas falhas e limitações você sempre confiou em mim!

A Deus e a Nossa Senhora,

MUITO OBRIGADO!

AMÉM

ÍNDICE

Índice	iv
Índice de Tabelas e Figuras	vii
Resumo	1
Abstract	1
Introdução	2
Justificativa	6
Objetivos	6
Materiais e Métodos	7
Resultados e Discussão	11
Tabelas e Figuras	23
Bibliografia	33
Anexo 1 – Dados de todos os parâmetros em todas as épocas.	39
Anexo 2 – Tabela com as datas das perdas foliares e o tempo que as plantas permaneceram sem folhas nos anos de 2005 e 2006	44
Anexo 3 – Análises de variância	45

ÍNDICE DE TABELAS E FIGURAS

Tabela 1 - Espécies selecionadas para o estudo, separadas por grupos fenológicos. Na última coluna estão as siglas usadas para cada espécie no trabalho.	23
Tabela 2 - Estrutura e os graus de liberdade da Análise de Variância com medidas repetidas no tempo, utilizada para análise dos dados.	24
Figura 1 - Mapas de localização da Reserva Ecológica do IBGE. (adaptado - Reserva Ecológica do IBGE, website). A - Mapa do Distrito Federal com destaque para a APA-Gama Cabeça de Veado. B - APA-Gama Cabeça de Veado, composta pela Reserva Ecológica do Jardim Botânico, Fazenda Água Limpa-UnB e Reserva Ecológica do IBGE. C - Reserva Ecológica do IBGE. Pontilhado em vermelho destaca o local de estudo.	25
Figura 2 - Dados pluviométricos relativos aos anos de 2005 (com um total de 1651mm) e 2006 (com um total de 1667mm), fornecidos pela RECOR - IBGE, Brasília, DF.	26
Figura 3 - Período em que as plantas estudadas, que apresentaram alguma deciduidade da copa, ficaram sem folhas nos anos de 2005 e 2006.	27
Figura 4 - Variações sazonais de A_{max} (A), A_{massa} (B), g_s (C), SLA (D), EIUA (E), $\delta^{13}C$ (F), Ψ_{pd} (G) e Ψ_{md} (H). As letras minúsculas representam as diferenças detectadas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$), sendo que a letra "a" representa o maior valor do parâmetro.	28
Figura 5 - Valores médios anuais da assimilação de carbono em termos de área foliar (A), massa foliar (B), condutância estomática (C), área foliar específica (D), eficiência intrínseca (E) e integrada (F) no uso de água e potenciais hídricos pela manhã (G) e ao meio dia (H). As letras minúsculas representam as diferenças detectadas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$), sendo que a letra "a" representa o maior valor.	29
Figura 6 - Valores médios anuais, para cada espécie estudada, agrupadas por seus respectivos grupos fenológicos, dos parâmetros estudados.	30
Figura 7 - Variação sazonal dos parâmetros estudados, divididos nos três grupos fenológicos.	31
Figura 8 - Variações sazonais das espécies estudadas agrupadas de acordo com o grupo fenológico ao qual pertencem.	32

RESUMO

Nesse estudo foram analisadas as variações sazonais do metabolismo de carbono e relações hídricas em quinze espécies arbóreas do Cerrado. O estudo foi realizado ao longo de um ano e as espécies foram categorizadas em três grupos fenológicos, decíduas, brevidecíduas e sempreverdes, sendo cada grupo composto de cinco espécies. As sempreverdes apresentaram maiores valores de capacidade fotossintética (A_{\max}) que as decíduas, embora mantivessem um maior investimento em tecidos não fotossintetizantes enquanto que as decíduas obtiveram maiores valores de área foliar específica (SLA). Os valores de assimilação máxima de carbono por unidade de massa foliar (A_{massa}) se equipararam para ambos os grupos funcionais. Com a chegada da estação seca os valores de condutância estomática (g_s), A_{\max} , A_{massa} , SLA e dos potenciais hídricos diminuíram atingindo os valores mais baixos no auge da estação seca, em Julho-Agosto de 2006. As brevidecíduas mostraram para alguns dos parâmetros estudados (A_{\max} e potencial hídrico ao meio dia - ψ_{md}), ter um comportamento intermediário entre as sempreverdes e decíduas, mas para A_{massa} e SLA tiveram os maiores valores anuais e para Eficiência Integrada no Uso de Água (dada por $\delta^{13}\text{C}$) os menores valores. Apesar de encontrar diferenças entre os grupos para 6 dos 8 parâmetros estudados, apenas EIUA não apresentou diferenças entre as espécies dentro de cada grupo. Embora cada grupo apresente diferentes estratégias fisiológicas, essas estratégias convergem para um balanço hídrico e de assimilação de carbono, de modo que todas essas espécies se tornam competitivas no ambiente, permitindo a coexistência desses grupos na comunidade vegetal.

Palavras-chave: assimilação de carbono, fotossíntese, eficiência no uso de água, fenologia, sazonalidade, Savana.

ABSTRACT

Seasonal variations in carbon metabolism and water relations of deciduous, briefly-deciduous and evergreen species of Brazilian Cerrado were studied during one year period. Five woody species were measured in each phenological group. The evergreen species showed higher photosynthetic capacity (A_{\max}) than the

deciduous species and the greater investment in non-photosynthetic tissues while the deciduous species had higher values of specific leaf area (SLA). The values of maximum carbon assimilation per leaf mass unit (A_{mass}) were similar for both functional groups. Stomatal conductance (g_s), A_{max} , A_{mass} , SLA and water potentials values decreased with the arrival of the dry season. The lowest values were measured in July-August of 2006, at the peak of the dry period. The briefly-deciduous species showed an intermediate behavior for A_{max} and mid-day water potential (ψ_{md}), however they had the highest annual values of A_{mass} and SLA and the lowest values to Integrated Water Use Efficiency (given by $\delta^{13}\text{C}$). Even though differences between the groups were found for 6 out of the 8 parameters that were studied, only EIUA did not show any differences between the species inside each group. Although each group presented different physiological strategies, these strategies converge to a water and carbon assimilation balance, in a way that all the species become competitive in the Cerrado environment, allowing the coexistence of these phenological groups in the plant community.

Key words: Carbon assimilation, photosynthesis, water use efficiency, phenology, seasonality, Savanna.

INTRODUÇÃO

Existem pelo menos 1753 espécies de plantas lenhosas crescendo nas diferentes fisionomias do Cerrado (Castro, 1994) sob um regime de chuvas sazonal bem definido (Franco, 2004; Nix, 1983). Uma das características marcantes na fenologia das espécies arbustivas e arbóreas do Cerrado é que as diferentes espécies apresentam diferentes períodos e formas de decíduidade da copa, enquanto o rebrotamento foliar ocorre, para a maioria das espécies entre o final da estação seca e o início da estação chuvosa (Eiten, 1972, 1978; Ferri, 1944, 1955, 1961; Ferri & Coutinho, 1958; Franco, 2002b; Grisi, 1971a, b; Perez & Moraes, 1991).

De maneira geral, acredita-se que a coexistência de espécies arbóreas com comportamentos fenológicos distintos seria indicador de diferentes graus de profundidade do sistema radicular. Desta forma, as plantas decíduas teriam raízes mais superficiais e um forte controle da abertura estomática, enquanto as árvores

sempreverdes teriam um sistema radicular mais profundo, o que possibilitaria um suprimento de água suficiente para manter altos níveis de transpiração e de assimilação de carbono durante a estação seca (Goldstein et al., 1989). Entretanto, a comparação da composição isotópica do hidrogênio de amostras de água do xilema e amostras de água do solo coletadas em diferentes profundidades não sugerem uma diferenciação clara na profundidade da raiz entre espécies decíduas e sempreverdes no Cerrado (Jackson et al., 1999).

A ausência de um padrão claro na distribuição do sistema radicular não implica que espécies decíduas e sempre-verdes não se diferenciem em termos de suscetibilidade ao déficit hídrico. Uma hipótese, portanto, é que a perda das folhas das espécies decíduas e brevidecíduas se dêem pelo desequilíbrio entre o suprimento e a demanda de água na estação seca. Este desequilíbrio deve ocorrer pois nesta estação o suprimento de água nas camadas superficiais do solo cai drasticamente e a demanda transpiratória muitas vezes cresce devido ao aumento significativo do déficit de pressão de vapor do ar. Em um estudo do padrão fenológico de 49 espécies lenhosas (arbustos e árvores) em uma savana tropical no norte da Austrália, Williams et al (1997) verificou que a queda foliar em todas as espécies coincidia com os valores mínimos do potencial hídrico ao amanhecer (Ψ_{pd}), que refletem o potencial hídrico do solo em contato com as raízes da planta em questão. Neste trabalho, durante a estação seca, as árvores decíduas perderam suas folhas quando o potencial hídrico do solo (Ψ_{pd}) atingiu valores entre -0.5 e -1.0 MPa, enquanto as sempreverdes só perderam algumas folhas quando o potencial hídrico do solo atingiu valores entre -1.5 e -2.0 MPa (Williams et al., 1997).

A demanda evaporativa da atmosfera e a seca sazonal reduzem fortemente a capacidade de assimilação de carbono. Espécies lenhosas do cerrado regulam fortemente a abertura estomática, mesmo na época chuvosa e com isso reduzem a sua capacidade potencial de assimilação de carbono (Meinzer et al., 1999; Moraes & Prado, 1998). Além disso, os altos valores de irradiação solar e as altas temperaturas incrementam a fotorrespiração, que pode levar a perdas consideráveis de carbono pelas folhas, mesmo na época chuvosa (Franco & Luttge, 2002). Por outro lado, reduções na área foliar disponível devido a fatores bióticos e abióticos reduzem a capacidade de assimilação de carbono de espécies com copas perenes durante a

estação seca (Franco 1998). Assim sendo, a capacidade de assimilação de carbono durante todo o ano não implica necessariamente em uma maior produtividade em relação àquelas que apresentam algum grau de deciduidade da copa (Franco, 2002a).

É inegável dizer que as relações hídricas afetam diretamente a assimilação de carbono. Análises da eficiência no uso de água em plantas do Cerrado tem se tornado uma ferramenta interessante no estudo ecofisiológico neste bioma. A razão entre $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ em tecidos de amostras vegetais tem sido mostrado como um reflexo da Eficiência no Uso de Água em espécies de plantas nativas (Ehleringer et al., 1987; Ehleringer et al., 1986; Martin & Thorstenson, 1988; Rundel, 1995). As medidas dessa razão isotópica em folhas de plantas que têm a mesma fonte de CO_2 nos dá uma estimativa da eficiência integrada no uso de água (Ehleringer & Cooper, 1988; Franco et al., 2005; Meinzer et al., 1999). Tal razão pode ser expressa em relação à composição isotópica da rocha padrão de carbonato de belemnita, extraída da formação Peedee na Carolina do Sul, nos Estados Unidos, como sendo $\delta^{13}\text{C}$ (por mil) (Craig, 1957; Martin & Thorstenson, 1988), dada pela expressão $\delta^{13}\text{C} = \left(\frac{R_{sam}}{R_{std}} - 1 \right) \times 1000$ (Friedman & O'Neil, 1978). Meinzer et al (1990), estudando cinco diferentes genótipos de *Cofee arábica* L. obteve uma correlação entre Δ^1 e A/g_s de $r = 0,95$. Além disso, vários autores têm mostrado nos últimos anos que a razão isotópica do carbono reflete a EUA em plantas nativas.

De acordo com Lloyd & Farquhar (1994) pode-se esperar que as espécies decíduas devam ter uma estratégia menos eficiente de conservação de água por causa da curta extensão da vida foliar, enquanto as espécies sempreverdes devam ter uma estratégia mais conservativa para o uso de água. A razão entre a taxa de fotossíntese e a condutância estomática pode nos dar informações sobre a eficiência no uso de água (EUA). Entretanto, esta medida seria a eficiência no uso de água naquele momento (eficiência intrínseca no uso de água – EIUA), ao contrário das medidas de da razão isotópica de carbono 13 e 12 ($\delta^{13}\text{C}$), que nos fornece informações sazonais da EUA.

¹ Obtido a partir de $\Delta = \frac{(\delta^{13}\text{C}_{ar} - \delta^{13}\text{C}_{planta})}{(1 + \delta^{13}\text{C}_{planta})}$.

Alta demanda por água em plantas decíduas ocorre porque suas folhas possuem um menor tempo de vida, ou seja, o tempo recuperação do investimento na produção das folhas (*payback*) é menor. Sendo assim, a atividade fotossintética destas folhas deve ser maior o que resultaria em uma capacidade fotossintética mais alta que as espécies sempreverdes. Diferenças entre espécies arbóreas na atividade fotossintética é função do grau de abertura dos estômatos e da capacidade de carboxilação, que é afetado pela concentração de nutrientes nas folhas. Medidas da área foliar específica (SLA), juntamente com as medidas da capacidade fotossintética nos permitirão formular questões relativas ao balanço de carbono foliar, padrões fenológicos e alocação de nutrientes em plantas do cerrado. Baixos valores do SLA geralmente refletem mais investimento do N em compostos não fotossintéticos (Field & Mooney, 1986; Franco et al., 2005). Tendo em vista que as espécies decíduas possuem uma menor longevidade foliar, espera-se que as espécies deste grupo funcional invistam menos na produção de tecidos não fotossintéticos e produzam folhas com um maior SLA. De acordo com Franco et al (2005), existem diferenças entre as concentrações de N e P foliar entre as plantas decíduas e sempreverdes a qual é salientada durante a estação seca. Segundo este autor, as espécies decíduas também investem menos na produção de tecidos foliares não-fotossintetizantes, tendo folhas com um elevado SLA (proporção entre área e massa seca foliar), e mantêm uma elevada eficiência no uso de água.

Em seu trabalho, Franco et. al. (2005) sugerem que é possível que espécies de cerrado sempreverdes e decíduas não apresentem estratégias tão divergentes para o uso de água e o balanço de carbono foliar em resposta a seca sazonal. Um indício para isso seria a coexistência de espécies de ambos os grupos, não havendo um grupo de plantas competitivamente superior ao outro. Por outro lado é possível que existam diferentes estratégias fisiológicas para cada grupo funcional que convergem para um balanço hídrico e de assimilação de carbono semelhantes. Desta forma é esperado que exista variação sazonal da capacidade fotossintética máxima, eficiência no uso de água, produção de tecidos fotossintetizantes e déficit hídrico, sendo que as maiores variações são esperadas para as decíduas e as menores para as sempreverdes.

Visto que as espécies brevidecíduas também perdem totalmente suas folhas, porém por um curto período (geralmente inferior a 21 dias sem folhas), espera-se que todos os resultados encontrados para as espécies deste grupo fenológico sejam intermediário aos resultados encontrados para as espécies sempreverdes e decíduas.

JUSTIFICATIVA

As variações climáticas sazonais no Cerrado parecem moldar o fluxo de água e nutrientes bem como a estrutura das comunidades. Isto porque estas variações ambientais devem ter guiado a seleção e a adaptação da vegetação ao longo da evolução deste bioma.

Visto que queremos estudar o fluxo de carbono em plantas de cerrado, é inevitável um rigoroso acompanhamento sazonal pois as secas afetam a produtividade das plantas do cerrado, ou seja, age diretamente na capacidade de aquisição de carbono.

Assim, o estudo das interações entre a sazonalidade, a fenologia e a assimilação de carbono nas plantas são essenciais para a compreensão do funcionamento do ecossistema e da adaptação das plantas a este. Inclui-se aí que a verificação de um padrão de resposta adaptativo-fisiológico dentro de cada grupo funcional se torna uma ferramenta de grande ajuda na construção de modelos ecológicos de equilíbrio auto-sustentável que pode ser de grande valia para avaliar as possíveis mudanças temporais para este bioma em resposta a perturbações antrópicas e mudanças climáticas.

OBJETIVOS

Este estudo tem como objetivo comparar espécies arbóreas do Cerrado dos três grupos fenológicos característicos (sempreverdes, brevidecíduas e decíduas), através de medições bimestrais da sua fotossíntese máxima, condutância estomática, potencial hídrico ao amanhecer e ao meio dia, proporção entre área foliar e massa seca foliar (SLA) e da eficiência do uso de água.

Com isso buscamos:

- Verificar se existe um padrão fisiológico dentro de cada grupo funcional e se existem diferenças significativas entre cada grupo;
- Verificar o efeito das variações sazonais do clima no grau do metabolismo de carbono e relações hídricas desses grupos funcionais.

MATERIAIS E MÉTODOS

O estudo foi conduzido de novembro de 2005 até dezembro de 2006 na Reserva Ecológica do Roncador do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (RECOR/IBGE), localizada a 35 km ao sul da cidade de Brasília-DF, nas coordenadas 15°55' S e 47°51' W, a uma altitude média de 1.100 m. A RECOR conta com uma área protegida de 1.375,5 ha de cerrado, que correspondem a 13,5 % da Área de Proteção Ambiental Gama-Cabeça de Veado (Figura 1).

O clima da região é tropical, classificado como Aw (segundo a classificação de Köppen), com alternância de um período chuvoso no início e no fim do ano durante o verão e um período seco no meio do ano durante o inverno, sendo em geral, janeiro e julho os meses de pluviosidade máxima e mínima, respectivamente. Registros da estação meteorológica do IBGE disponíveis no site, coletados durante o período de 1975 a 1999 (Reserva-Ecológica-IBGE-RECOR(website)) indicam valores aproximados de temperatura e precipitação média anual de 22°C e 1.400 mm. A Figura 2 mostra os dados pluviométricos referentes ao ano de 2005 e 2006, onde para 2005 observou-se um total pluviométrico de 1651,8 mm e para 2006 um total de 1667,0 mm.

O local de estudo é uma savana sazonal formada por uma camada contínua de gramíneas perenes com camadas descontínuas de árvores e arbustos. A maioria das árvores e arbustos possuem uma copa desenvolvida, com galhos tortuosos e folhas escleromórficas. O solo é profundo, bem drenado e distrófico, sendo um latossolo fortemente ácido com alto teor de alumínio (Al^{3+}). (Reserva-Ecológica-IBGE-RECOR(website)). Nesse local foram divididas 15 parcelas onde está sendo conduzido um trabalho sobre os efeitos da adição e remoção de serrapilheira. Cada parcela tem 15 X 15 metros sendo que em cinco parcelas é

removida a serrapilheira, cinco é adicionada a serrapilheira e cinco parcelas são utilizadas como controle. Este estudo foi conduzido em três das parcelas de controle.

Embora existam diferenças conceituais entre diferentes autores, neste estudo considerou-se como sempreverdes as espécies que possuem uma copa fotossinteticamente ativa durante todo o ano, brevidecíduas as espécies que perdem totalmente suas folhas por um período igual ou inferior a 21 dias, e decíduas as espécies que cujas copas permanecem sem folhas por um período maior que 21 dias.

Para este estudo foram escolhidas 15 espécies de maior abundância na área de estudo de acordo com seu padrão fenológico (Franco et al., 2005; Silva-Júnior et al., 2005), sendo 5 delas sempreverdes, 5 brevidecíduas e 5 decíduas, conforme a Tabela 1. Foram marcadas 3 plantas de cada espécie, se mantendo uma distância mínima de 8 metros entre os indivíduos da mesma espécie, e que apresentassem tamanho uniforme (de aproximadamente 2 a 3 metros de altura). A idéia nesse estudo foi de se amostrar o maior número de espécies de cada grupo. Desta maneira, três indivíduos de cada espécie foram amostrados, perfazendo um total de 75 indivíduos. Em 2006, após notar um baixo vigor (talvez devido a uma patologia) em um indivíduo de *Aspidosperma tomentosum* e um de *Caryocar brasiliense* (plantas AT2 e CB3, respectivamente), estas foram trocadas por plantas próximas e do mesmo porte, sendo estas nomeadas de AT4 e CB4, respectivamente (Figura 3).

A confirmação do grupo funcional ao qual pertence cada espécie estudada foi realizada em um trabalho de fenologia, entre julho de 2005 e outubro de 2006. Para isso, foram feitas visitas em períodos de entre 6 a 10 dias à área em estudo, sendo anotada uma descrição do aspecto geral da planta com ênfase na composição da copa.

Os parâmetros fisiológicos foram analisados em intervalos de 2 a 3 meses entre o início de uma e o início da próxima série de coleta de dados. Assim, essas medidas se deram em outubro-novembro de 2005, fevereiro-março, abril-maio, julho-agosto e outubro-novembro de 2006, totalizando cinco períodos medições. Com isso foi possível amostrar um ciclo sazonal completo. Quando uma planta estava sem folhas no dia da medição dos parâmetros fisiológicos, esta medição era tomada na planta da mesma espécie mais próxima da planta em questão.

As medidas da capacidade máxima de fotossíntese e condutância estomática (g_s) foram obtidas por meio do IRGA LCA-4 e LCI, ambos fabricados pela ADC BioScientific Ltd. A capacidade fotossintética máxima (A_{max}) foi obtida acoplando-se ao LCA-4 ou LCI uma fonte de luz dicrômica (12v 20w) que lançou sobre a folha na câmara do aparelho $1260 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ de DFF (densidade de fótons na faixa fotossinteticamente ativa, de 400 a 700nm), o suficiente para saturar o aparato fotossintético (Franco & Luttge, 2002; Prado & Moraes, 1997). Estas medidas foram feitas em três folhas de cada planta, sempre evitando incluir a nervura principal da folha, com duas repetições nas mesmas folhas no mesmo dia, sendo as medidas realizadas sempre na parte da manhã, entre 8:00h e 11:30h. As medições iniciaram-se às 8:00h para garantir a abertura estomática, mas após a evaporação de orvalho depositado nas folhas. A repetição das medições se iniciava às 9:45h, imediatamente após o término da primeira medição. Até às 11:30h todas as medidas com o IRGA eram finalizadas visto que com a proximidade do meio dia, geralmente ocorre uma elevação da temperatura e o fechamento parcial ou total dos estômatos (Franco, 2002a).

Para as medidas de potencial hídrico ao amanhecer (Ψ_{pd}), foram usadas três folhas (ou ramos para plantas que apresentavam folhas compostas) de cada planta. As folhas eram coletadas às 6:30h, antes das medidas de trocas gasosas com o IRGA, colocadas em sacos plásticos tipo Zip Bag® sendo mantidas em recipiente térmico e levadas imediatamente para o laboratório da Reserva Ecológica do IBGE, onde eram realizadas as medidas do seu potencial hídrico por meio de uma bomba de pressão (PMS, Corvallis, OR). Para as medidas de potencial hídrico ao meio dia (Ψ_{md}), três folhas de cada planta eram coletadas às 12:00h (após as medidas de trocas gasosas) e levadas imediatamente para o laboratório citado acima, para medição do potencial hídrico destas por meio da mesma bomba de pressão usada para a medida de potencial hídrico das folhas coletadas ao amanhecer.

As folhas usadas para as medidas de potencial hídrico, ainda mantidas em recipiente térmico, eram em seguida levadas ao laboratório de Fisiologia Vegetal da Universidade de Brasília, onde foram feitas as medidas de área foliar. Logo após essas medidas, as folhas foram secas em uma estufa a 70° C por 72 horas e tiveram sua massa seca determinada para cálculo do SLA (área foliar específica, ou seja,

proporção entre área foliar e massa seca foliar). Em seguida as folhas foram trituradas e guardadas em ependorfs® devidamente identificados que posteriormente foram levados ao laboratório da Universidade de Miami para determinação da razão isotópica do carbono por meio de um Espectrômetro de Massa (Evergreen, Colo.). O CO₂ produzido a partir da combustão dessas amostras foi analisado e obtida a abundância relativa de ¹³C e ¹²C conforme descrito por Tieszen et al.(1979).

A partir dos dados obtidos de A_{max} e SLA obteve-se a capacidade fotossintética em termos de massa (A_{massa}), multiplicando-se A_{max} pelo SLA. A Eficiência Intrínseca no Uso de Água (EIUA) foi calculada pela razão A_{max}/g_s.

Os dados obtidos foram submetidos a uma Análise de Variância com Repetições no Tempo, para detectar as diferenças significativas existentes. A Tabela 2 mostra a estrutura dessa análise, bem como os graus de liberdade para cada fonte de variação. O pacote estatístico escolhido para a análise estatística foi o Minitab 14®. O grupo de comandos utilizado foi:

```
MTB > glm c6= grupo especie(grupo) planta(especie) época época*grupo
época*especie(grupo);
SUBC> random 'especie' 'planta';
SUBC> test grupo especie(grupo) / planta(especie);
SUBC> brief 2.
```

Note que para esta análise as fontes de variação “Grupo”, “Época” e “Época * Grupo” foram consideradas fixas e “Espécies(Grupo)” e “Época * Espécie(Grupo)” foram consideradas aleatórias (apesar de não ser necessário incluir nas instruções do programa que essa interação é aleatória, visto que já foi explicitado que um dos componentes é aleatório). Também “Plantas(Espécie(Grupo))” foi considerado aleatório sendo este o “Erro(a)”, que corrige a análise para as fontes “grupo” e “especie(grupo)”. Assim temos para “Grupo” os três diferentes grupos fenológicos (sempreverdes, brevidecíduas e decíduas); para “Espécie(grupo)” temos as 5 espécies dentro de cada um dos 3 grupos fenológicos (graus de Liberdade 4+4+4=12); para “Plantas(Espécie (Grupo))” temos as diferenças entre as 3 plantas de cada espécie (graus de liberdade (3-1)x 15 espécies=30) e essa diferença entre as plantas de mesma espécie é considerada uma fonte de erro; e “Época” que são as diferentes épocas em que foram feitas as medidas/coletas dos dados.

Onde foram detectadas diferenças significativas, foi aplicado o teste de Tukey ($p < 0,05$) (que estão disponíveis no pacote do Minitab 14®) a fim de se categorizar os parâmetros com essas diferenças.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A Figura 2 mostra o regime de chuvas de 2005 e 2006. Apesar de os dois anos apresentarem valores totais da precipitação anual bastante próximos (1651,8 mm para 2005 e 1667,0 para 2006) o período que vai de abril a outubro em 2005 foi muito mais seco (178,8mm) do que o mesmo período em 2006 (568,1 mm).

As espécies decíduas e brevidecíduas perderam e recompuseram suas folhas no final da estação seca e início da estação chuvosa, ou seja, entre agosto e outubro (Figura 3). Embora a troca foliar nas espécies que apresentam deciduidade da copa tenha acontecido aproximadamente na mesma época nos dois anos estudados, a maioria das espécies apresentou um tempo maior sem uma copa fotossinteticamente ativa em 2006. Como consequência, as medidas fisiológicas que deveriam ser feitas no fim da época seca, em setembro-outubro de 2006, foram atrasadas para outubro-novembro de 2006 pois em setembro somente as sempreverdes possuíam folhas verdes. As sempreverdes, embora possam ter trocado suas folhas em algum momento do ano, não ficaram em qualquer período completamente sem folhas.

A discussão a respeito do padrão fenológico de plantas do Cerrado ainda é uma questão bastante controversa, principalmente porque pesquisadores utilizam metodologias e conceitos diversos. Da mesma forma que nesse estudo, Franco et al (2005) e Rivera et al (2002) realizaram observações semanais da fenologia de várias espécies lenhosas do Cerrado. Para *Schefflera macrocarpa*, *Sclerolobium paniculatum*, *Vochysia elliptica*, *Ouratea hexasperma* (sempreverdes), *Dalbergia miscolobium* (brevidecídua), *Qualea grandiflora* e *Qualea parviflora* (decíduas) os resultados obtidos confirmam as observações feitas pelos autores acima. Para *Guapira noxia*, Rivera et al (2002) observou ausência de folhas na copa por períodos que variaram entre 22 e 43 dias em estudo realizado nos anos de 1997, 1998 e 2000. A Figura 3 mostra que para as plantas de *G. noxia* do presente estudo, o período de ausência de folhas na copa variou entre 36 e 66 dias, confirmando-as como decíduas.

Saraceno (2006) sugere que *Blepharocalyx salicifolius* e *Caryocar brasiliense* são espécies brevidecíduas, pois segundo a autora essas espécies apresentaram um período de no máximo 3 semanas sem folhas, que concorda com os resultados apresentados na Figura 3. Nossos resultados também são consistentes com os encontrados pela autora para *Qualea parviflora*, que permaneceu sem folhas por um período superior a 3 semanas, sendo uma espécie decídua, e *Ouratea hexasperma* que sempre manteve uma copa fotossinteticamente ativa, apesar de perder e produzir novas folhas simultaneamente no final da seca.

Scholz et al. (2002) citam *Schefflera macrocarpa*, *Sclerolobium paniculatum* e *Vochysia elliptica* como sempreverdes, *Byrsonima pachyphylla* e *Blepharocalyx salicifolius* como brevidecíduas e *Qualea parviflora* como decídua. Entretanto, os autores consideraram *Dalbergia miscolobium* como decídua e não brevidecídua. Porém os autores não revelam a fonte dessa informação.

Silva-Júnior et al (2005) descreve todas as espécies estudadas nesse trabalho e sugere uma classificação fenológica sem, no entanto, mencionar o tempo em que a planta fica sem copa fotossinteticamente ativa. No trabalho desse autor as espécies do Cerrado são somente classificadas como sempreverdes, semi-decíduas (que perde parcialmente as folhas da copa) e decíduas, não mostrando distinção entre as brevidecíduas e decíduas.

Em estudo realizado entre 1987 a 1991, Felfili et al (1999) observou que *Stryphnodendron adstringens* apresentava pelo menos 30% da copa coberta com folhas nos meses mais secos, o que seria uma planta sempreverde na classificação que foi adotada neste estudo. Assim como Felfili et al (1999), Lenza & Klink (2006) realizaram observações quinzenais. Entretanto, Lenza & Klink (2006) observaram que *S. adstringens* seria uma espécie Brevidecídua, de acordo com as observações apresentadas na Figura 3. Estes últimos autores notaram que alguns indivíduos de *S. adstringens* não apresentaram deciduidade completa. Provavelmente isso aconteceu porque as visitas quinzenais não foram suficientes para detectar períodos de deciduidade menores que 15 dias. Por esse mesmo motivo o autor classificou *B. salicifolius* como brevidecídua, mesmo sem ter alguma observação das plantas dessa espécie sem folha entre 2001 e 2003.

Além dessas, Lenza & Klink (2006) também trabalharam com a sempreverde *O. hexasperma* a brevidecídua *D. miscolobium* e as decíduas *K. coriacea* e *Q. grandiflora*. Contudo, Lenza & Klink classificaram *Q. grandiflora* como brevidecídua tendo encontrado em 2001, 2002 e 2003 as médias anuais de 6, 7 e 7 dias respectivamente sem folhas para as plantas desta espécie.

É importante salientar que apesar de existir variações na deciduidade da copa das plantas estudadas, o tempo de ausência de copa fotossinteticamente ativa nas plantas decíduas foi muito superior ao tempo mostrado pelas brevidecíduas (Figura 3). Assim, apesar de algumas brevidecíduas apresentarem deciduidade da copa por período ligeiramente superior a 21 dias no ano de 2006, estas espécies apresentaram um tempo de deciduidade bem menor que as decíduas.

Considerando-se o conjunto de espécies, a capacidade fotossintética máxima tanto em termos de área (A_{\max}) quanto em termos de massa foliar (A_{massa}) foi maior na estação chuvosa que na estação seca (Figura 4 - A e B). A variação de A_{\max} foi de $15,5 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ no auge da estação chuvosa para $5,6 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ no auge da estação seca enquanto que A_{massa} teve variações de $116 \mu\text{mol.kg}^{-1}.\text{s}^{-1}$ para $38 \mu\text{mol.kg}^{-1}.\text{s}^{-1}$ no mesmo período. As chuvas de Outubro de 2006 não refletiram de imediato na resposta fotossintética. Uma provável explicação para isso seria que a condutância estomática não aumentou consideravelmente com as primeiras chuvas, conforme será discutido abaixo. Em termos de valores médios anuais, A_{\max} foi maior para as sempreverdes ($11,0 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) do que para as decíduas ($9,1 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), sendo que as brevidecíduas ($9,9 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) não apresentaram diferenças significativas em relação aos dois outros grupos funcionais (Figura 5 – A). Por outro lado, Franco et al (2005) que comparou 5 espécies de plantas sempreverdes (sendo que 3 dessas espécies também foram usadas nesse estudo) com espécies que apresentavam alguma deciduidade da copa, sendo 3 espécies de plantas decíduas (todas estas também usadas aqui) combinadas com 2 espécies brevidecíduas (*D. miscolobium* e *Pterodon pubescens*), encontrou valores similares de A_{\max} para esses grupos.

De acordo com a Figura 7 – A as sempreverdes tiveram maior valor de A_{\max} no início da estação chuvosa ($16,2 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ em Nov-Dez 2005) e no final da estação seca ($6,9 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ em Jul-Ago 2006), sendo que não existiram diferenças significativas entre os grupos funcionais nas demais épocas. Mesmo assim foi em

Fev-Mar 2006 (pico da estação chuvosa) que todos os grupos tiveram os maiores valores de A_{\max} .

Os valores de A_{massa} parecem ter sido fortemente influenciados pelo SLA (visto este último parâmetro é um componente do primeiro). Prado & Moraes (1997) em um estudo com 20 espécies lenhosas de cerrado, encontraram uma estreita relação entre A_{massa} e SLA. Assim, como para o SLA, os maiores valores anuais de A_{massa} foram encontrados para as brevidecíduas ($89,1 \mu\text{mol.kg}^{-1}.\text{s}^{-1}$). As decíduas, com $67,7 \mu\text{mol.kg}^{-1}.\text{s}^{-1}$, não diferiram significativamente das sempreverdes, que tiveram $64,0 \mu\text{mol.kg}^{-1}.\text{s}^{-1}$ (Figura 5 – B e D). Segundo Franco et al (2005) as decíduas deveriam aumentar seu potencial de assimilação de carbono quando a água no solo não é um fator limitante, para compensar o tempo que ficaram sem folhas. Isso pode ser observado para as brevidecíduas em A_{massa} , porém não foi observado para as espécies decíduas. Diferenças significativas entre os grupos funcionais para A_{massa} só foram encontradas nos meses chuvosos, sendo que em todos eles as brevidecíduas tiveram maiores valores (Figura 7 - B). Vale observar que Franco et. al. (2005) combinou 3 espécies decíduas com 2 espécies brevidecíduas e comparou com 6 espécies sempreverdes. No presente trabalho, conseguimos separar três grupos funcionais, o que não foi possível em Franco et. al. (2005).

Os resultados obtidos contradizem as hipóteses inicialmente propostas pois em momento algum do ano as decíduas tiveram maior capacidade de assimilação de carbono que as sempreverdes. No período chuvoso as brevidecíduas superaram as sempreverdes com relação à capacidade de assimilação de carbono em termos de massa foliar (Figura 7 - B). Talvez num estudo envolvendo área ou massa foliar total de cada planta possamos verificar se as decíduas compensariam esse menor valor fotossintético aumentando número de folhas fotossinteticamente ativas durante o período chuvoso, para compensar (payback) o período que estão sem folhas.

Os dados de condutância estomática (g_s) (Figura 4 – C) mostram que os estômatos parecem ter um retardo na sua resposta ao retorno das chuvas, pois mesmo com as chuvas de fim de ano, a g_s permaneceu baixa, só se elevando no auge da estação chuvosa (Fev-Mar 2006). Outra possibilidade é a de que no início da estação chuvosa a demanda evaporativa da atmosfera ainda esteja alta, influenciando na abertura dos estômatos (Franco, 1998; Franco, 2004; Franco & Luttge, 2002; Meinzer

et al., 1999). A variação sazonal da g_s implica em dizer que a transpiração também comportou como tal (Johnson et al., 1983; Mattos et al., 1997; Moraes et al., 1989; Perez & Moraes, 1991; Prado et al., 2004). Entretanto, Meinzer et al (1999) concluiu em seu trabalho que as diferenças sazonais da transpiração em nível da copa não foram significativas, embora existisse uma forte limitação da abertura dos estômatos quando se tratava da transpiração máxima diurna e da transpiração total diária nas épocas seca e chuvosa. Esta diminuição na g_s durante a estação seca em todos os grupos funcionais (Figura 7 – C) é uma resposta a um grande aumento do déficit de saturação do ar (Bucci et al., 2005). Portanto, ao final de um ano, não foram detectadas diferenças significativas entre os grupos funcionais com relação à g_s (Figura 5 – C) visto que todos os grupos funcionais apresentam a mesma resposta em g_s às variações do déficit de saturação do ar (Bucci et al., 2005).

Todavia, a estatística dos dados encontrados em Out-Nov 2006 (no início do período chuvoso) mostram que as brevidecíduas tiveram maior valor para condutância estomática que as decíduas e as sempreverdes não apresentaram diferenças significativas entre os outros grupos (Figura 7 – C). Para todas as outras épocas o teste de Tukey com $p < 0,05$ não detectou diferenças significativas entre os grupos fenológicos para este parâmetro. Mesmo assim, todos os grupos apresentaram comportamento sazonal, tendo seus maiores valores no auge da estação chuvosa ($620,0 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e os menores valores no auge da estação seca ($127,4 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Alguns autores (Borchert, 1994a, b; Borchert et al., 2002; Sobrado & Ehleringer, 1997, entre outros) sugerem que as espécies de plantas decíduas (e brevidecíduas) possuem um fraco controle estomático o que causaria sua perda foliar. Os resultados apresentados na Figura 5 - C indicam que os três grupos funcionais mostraram um forte controle da abertura estomática em resposta ao déficit hídrico sazonal (não existem diferenças significativas entre os grupos fenológicos), independente da deciduidade da sua copa. Vale ressaltar que folhas senescentes perdem parcial ou totalmente o controle estomático (Meinzer et al., 1999). Assim, o estudo indica que não seria a transpiração excessiva pela ausência de controle estomático que levaria a deciduidade nestes dois grupos fenológicos.

Um reflexo da variação sazonal na g_s está na Eficiência Intrínseca do Uso de Água (EIUA) que foi maior no início das chuvas ($0,063 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1}$

H₂O em Nov-Dez 2005 e 0,059 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ em Out-Nov 2006), quando os valores da g_s permaneceram baixos (Figura 4 – E). A EIUA caiu drasticamente no pico da estação chuvosa (0,028 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$), quando os estômatos deixaram de ter uma forte regulação de sua abertura devido à alta disponibilidade de água (baixo déficit de pressão de vapor atmosférico) e foi aumentando à medida que a estação seca se aproxima. Entretanto, os resultados da Eficiência Integrada no Uso de Água, dados pela razão isotópica do carbono ($\delta^{13}\text{C}$) (Figura 4 - F) não acompanharam o resultado de EIUA. Os maiores valores de $\delta^{13}\text{C}$ foram obtidos nos meses de Nov-Dez-2005 (-28,1‰) e Out-Nov-2006 (-28,4‰) que corresponde à época em que a maioria das espécies apresentavam folhas adultas recentemente produzidas, pois a maior parte das folhas foram produzidas em setembro. Isso indica que a medida que as folhas de espécies que apresentam deciduidade da copa ficam velhas, a eficiência integrada no uso de água diminui (Figura 7 - F).

Com relação às sempreverdes (Figura 7 – E) os valores de $\delta^{13}\text{C}$ não mostraram muita variação, com uma média de -28,67‰ ao longo de todas as épocas. Por outro lado, as decíduas e brevidecíduas tiveram uma variação sazonal, sendo os maiores encontrados na estação chuvosa (-27,1‰ para as decíduas e -28,5‰ para as brevidecíduas em Nov-Dez 2005) e os menores valores no auge da estação seca (-28,3‰ e -29,8‰ respectivamente em Jul-Ago 2006), que é quando suas folhas se encontram mais velhas (senescentes). Este resultado contradiz o que foi observado por Mattos et al.(1997) em onze das treze espécies de Cerrado no sudeste brasileiro, onde a Eficiência Integrada no Uso de Água aumentou na estação seca (maior $\delta^{13}\text{C}$ e menor Δ) (Figura 4 - F).

Com relação aos dados gerais para os grupos funcionais observou-se que as sempreverdes (com 0,054 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$) apresentaram a EIUA (Figura 5 - E) maior que as decíduas (0,046 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$). Entretanto o $\delta^{13}\text{C}$ (Figura 5 - F) foi maior para as decíduas no geral (-27,65‰). Segundo Loyd & Farquhar (1994) as espécies sempreverdes devem ter uma estratégia de conservação de água mais eficiente que as decíduas. Isso é verdade pela manhã, quando foi medido A_{max} e g_s que compõem o EIUA. Além disso, podemos ver que na Figura 7 – E a única diferença significativa detectada entre os grupos funcionais para EIUA se deu na estação seca, sendo que as sempreverdes tiveram os maiores valores que os

demais grupos. As plantas decíduas tiveram seus maiores valores de EIUA no fim da estação seca e no início das estações chuvosas, bem como as espécies sempreverdes. Já as espécies brevidecíduas só tiveram seus maiores valores de EIUA no início das estações chuvosas.

As previsões de Loyd & Farquhar (1994) não foram corroboradas para a Eficiência Integrada no Uso de Água desse estudo, dada por $\delta^{13}\text{C}$, visto que para todas as épocas estudadas as decíduas tiveram os maiores valores de $\delta^{13}\text{C}$, enquanto as brevidecíduas os menores valores. As sempreverdes não apresentaram diferenças significativas de seus valores de $\delta^{13}\text{C}$ para as brevidecíduas em qualquer época exceto no final da estação seca (Jul-Ago 2006) quando tiveram valores significativamente iguais ao das decíduas e, portanto, maiores que das brevidecíduas (Figura 7 – F).

De qualquer maneira, observa-se uma contradição entre os valores de Eficiência Intrínseca no Uso de Água e Eficiência Integrada no Uso de Água. Dessa forma pode-se concluir que ou a EUA acumulado ao longo dos dias é discrepante da EUA pela manhã (quando foram feitas as medidas de trocas gasosas) ou o $\delta^{13}\text{C}$ não está refletindo os valores da Eficiência Integrada no Uso de Água. Porém, quando desconsideramos as sempreverdes, os resultados da EUA Intrínseca e Integrada se equiparam, com exceção na época de Jul-Ago 2005, onde a EUA Intrínseca aumenta e a Integrada diminui.

A maioria das espécies sempreverdes estão em constante troca foliar. Dessa forma fica difícil saber a idade das suas folhas. Já as decíduas e brevidecíduas apresentam uma época específica em que trocam todas as suas folhas. Assim sabemos que nas espécies desses grupos todas as folhas apresentam praticamente o mesmo tempo de vida e sua longevidade é inferior a um ano. O estudo da razão isotópica de carbono nos dá o registro de carbono acumulado ao longo da vida da folha. Como as folhas da maioria das espécies sempreverdes estão em constante renovação, pode-se tomar numa amostragem folhas com diversos tempos de vida. Por isso ao longo do ano não se vê diferença entre o registro isotópico desse grupo. Já as espécies que apresentam deciduidade e que trocam todas as suas folhas no fim da estação seca, mostram o registro do carbono assimilado e acumulado desde o surgimento das folhas até o dia da coleta das amostras. Por isso, quando desconsideramos as sempreverdes, a EUA Intrínseca e Integrada se equiparam.

Os valores dos potenciais hídricos também seguiram o ritmo sazonal (Figura 4 – G e H), tendo seus valores menos negativos na estação chuvosa (-0,33 MPa para Ψ_{pd} e -1,56 MPa para Ψ_{md} em Out-Nov 2006) e os valores mais negativos na estação seca (-0,62 MPa para Ψ_{pd} e -2,30 MPa para Ψ_{md} em Jul-Ago 2005). As brevidecíduas foram as únicas a terem seu ψ_{pd} mais negativo já no início da estação seca (Abr-Mai 2006) que não diferiu significativamente dos valores no auge da seca (-0,64 MPa nas duas épocas em questão) (Figura 7 – G), enquanto os outros dois grupos apresentaram seu ψ_{pd} mais negativo no auge da estação seca (-0,62 MPa para as sempreverdes e decíduas). Meinzer et al. (1999) relataram diferenças no ψ_{pd} em plantas de Cerrado de 0,1 a 0,25 MPa da época chuvosa para a época seca. De acordo com a Figura 4 – G os valores médios de ψ_{pd} aumentaram de -0,62 MPa em Jul-Ago 2006 para -0,33 MPa nos meses chuvosos, o que dá uma diferença de 0,3 MPa. Os valores normalmente encontrados para plantas de Cerrado na estação chuvosa é de -0,1 a -0,3 MPa e, na estação seca, de -0,3 a -0,8 MPa para ψ_{pd} (Bucci et al., 2004a; Franco, 1998; Franco, 2002b; Mattos, 1998; Mattos et al., 1997). Já para ψ_{md} na estação chuvosa os valores variam de -1,0 a -3,0 MPa e na estação seca de -2,0 a -4,0 MPa (Bucci et al., 2004a; Franco, 1998; Franco, 2002b; Perez & Moraes, 1991). Segundo Perez & Moraes (1991) durante a seca no Cerrado ocorre significativa diminuição nos teores de água do ar e do solo o que leva a uma diminuição acentuada nos valores do conteúdo relativo de água, potencial hídrico, potencial osmótico que podem ser acompanhados de valores muito baixos de g_s (o que concorda com a tese de que existem alterações sazonais na condutância estomática, mencionada acima). Note que o potencial hídrico ao meio dia (ψ_{md}) no auge da estação chuvosa (-1,80 MPa em Fev-Mar 2006) é menor que no início da estação chuvosa (-1,62 MPa em Nov-Dez 2005 e -1,56 MPa em Out-Nov 2006) (Figura 4 – H). Isso pode ser um reflexo de uma menor regulação da abertura estomática nesta época devido a maior disponibilidade de água e menores déficits de pressão de vapor atmosférico (em conformidade com o discutido acima para g_s) onde a planta que se encontra com suas reservas túrgidas no início do dia (ψ_{pd}), e deixa de controlar tão rigidamente a perda de água até o meio dia. Essa variação sazonal dos valores de potenciais hídricos já era esperada como foi relatada por vários autores (Bucci et al., 2005; Cardinot, 1998; Maia, 1999; Naves, 2000).

Ainda para ψ_{pd} (Figura 5 - G), não houve diferenças significantes entre nenhum dos grupos funcionais ao longo do ano. Isso porque no início da manhã as plantas se encontram reidratadas, devido a pouca perda de água no período noturno, o que permite a recomposição do balanço hídrico. Embora se por um lado várias plantas do cerrado apresentem transpiração noturna e em diferentes magnitudes (Bucci et al., 2004b) o que pode alterar sua reidratação durante a noite, por outro existem plantas do Cerrado que fazem uma redistribuição hidráulica pelas raízes laterais, geralmente durante a noite (Moreira et al., 2003; Scholz et al., 2002). Com isso poderia ocorrer certa homogeneidade na disponibilidade de água e recomposição hídrica durante a noite, mesmo para plantas com raízes superficiais. Também, Prado et al. (2004) sugere que não existe relação entre fenologia foliar, status hídrico foliar durante a manhã e trocas gasosas durante o ano (porém como vimos acima existem diferenças significativas tanto para A_{max} quanto para A_{massa}). Mesmo assim, a Figura 7 – G mostra que no início da estação seca (Abr-Mai 2006) as brevidecíduas tiveram valores de ψ_{pd} mais negativos que as plantas dos demais grupos, o que mostra que este grupo parece ser afetado pela seca mais rapidamente.

Os valores de ψ_{md} (Figura 5 - H) apresentam o padrão inverso de A_{max} , sendo que para as sempreverdes esses valores são mais negativos, pois perderam mais água durante a manhã fazendo trocas gasosas para assimilação do carbono, e as decíduas menos negativas. Abrams & Mostoller (1995) encontraram uma correlação negativa entre A_{massa} e ψ_{md} . Entretanto, nossos dados não apresentaram correlações bastante significativas nem entre A_{massa} e ψ_{md} , nem entre A_{max} e ψ_{md} . As brevidecíduas parecem ter um comportamento intermediário neste parâmetro, não apresentando diferenças significativas para os dois outros grupos funcionais. Em Nov-Dez 2005 (Figura 7 – H) as sempreverdes tiveram o ψ_{md} mais negativo que as decíduas da mesma forma que para a mesma época o inverso aconteceu com A_{max} . As brevidecíduas tiveram valores de ψ_{md} significativamente iguais às sempreverdes na época em questão, porém valores maiores na época seguinte (Fev-Mar 2006) e foram significativamente iguais às decíduas. Durante a estação seca não houve diferenças significativas entre os valores de ψ_{md} para nenhum dos grupos funcionais, mostrando que enquanto as folhas das decíduas e brevidecíduas entravam em senescência e abscisão as sempreverdes controlavam melhor a abertura estomática ou tinham um

mecanismo mais eficiente de absorção de água e perda parcial de folhas (Franco, 1998). Assim pode ser observado que durante a estação seca os valores de ψ_{md} e g_s não mostraram diferenças significativas entre os grupos, mas as sempreverdes tiveram maior valor de A_{max} em Jul-Ago 2006 (auge da estação seca), quando as folhas das decíduas e brevidecíduas entravam em senescência, perdendo parte do controle estomático e não tendo em contrapartida grande assimilação de carbono. No início da estação chuvosa esta diferença no ψ_{md} passou a existir, tendo, as decíduas os maiores valores.

Assim como observado por vários autores (Abrams & Mostoller, 1995; Franco et al., 2005; Prado & Moraes, 1997; Takashima et al., 2004) o SLA mostrou ter uma forte relação com a assimilação de carbono (A_{massa}), concentração de nitrogênio foliar (de acordo com os resultados encontrados por Araújo (2006)) e, conseqüentemente, produção de tecidos fotossintetizantes. Desta forma o SLA é menor entre o início e o meio da estação seca, quando as folhas ficam senescentes e passam a translocar N, aumentando no final da estação seca que é quando ocorre a brotação de novas folhas (Barros & Caldas, 1980; Paulilo & Felipe, 1992; Prado & Moraes, 1997; Rizzo et al., 1971; Warming, 1908). Os maiores valores de SLA são encontrados na estação chuvosa, com $9,05 \text{ m}^2.\text{kg}^{-1}$ em Out-Nov 2006 (Figura 4 - D), que é justamente quando as folhas já estão maduras, com maior concentração de nitrogênio (Araújo, 2006) e maior capacidade de assimilar carbono. De acordo com Araújo (2006), que estudou os padrões nutricionais das folhas das mesmas plantas que esse estudo, nas mesmas épocas de coleta, as espécies decíduas tiveram maior concentração de nitrogênio, e as sempreverdes as menores, sendo que as brevidecíduas tiveram valores intermediários. Ainda segundo a autora, as espécies decíduas mostraram as maiores concentrações de N durante o início da estação chuvosa, época em que as folhas encontram-se recentemente maduras e suas concentrações decresceram até o fim da estação chuvosa e começo da próxima estação seca, quando se inicia o processo de senescência e translocação desse nutriente.

A Figura 7 - D mostra que durante todo período de estudo as brevidecíduas tiveram maior SLA, sendo que em Out-Nov 2006 as decíduas tiveram valores semelhantes a estas ($10,31 \text{ m}^2.\text{kg}^{-1}$ para as brevidecíduas e $9,93 \text{ m}^2.\text{kg}^{-1}$ para

as decíduas). Além disso, mostra que durante todo o ano o SLA para as sempreverdes foi o mais baixo. Portanto, nota-se que para todos os grupos funcionais, os maiores valores de SLA foram dados em Out-Nov 2006, na estação chuvosa ($6,90 \text{ m}^2.\text{kg}^{-1}$ para as sempreverdes e os valores já citados acima para as brevidecíduas e decíduas) e os menores na estação seca (principalmente no início dessa estação com $8,38 \text{ m}^2.\text{kg}^{-1}$ para as brevidecíduas, $6,78 \text{ m}^2.\text{kg}^{-1}$ para as decíduas e $5,56 \text{ m}^2.\text{kg}^{-1}$ para as sempreverdes, embora o menor valor para essas últimas tenha sido encontrado em Nov-Dez 2005 como sendo $5,12 \text{ m}^2.\text{kg}^{-1}$).

Takashima et al (2004) sugere que as espécies que possuem folhas com maior período de vida, possuem maior massa foliar por área (menor SLA) e menor capacidade fotossintética. Embora para SLA as brevidecíduas apresentem um valor surpreendentemente alto, a sugestão do autor se encaixa no comportamento das sempreverdes e das decíduas (Figura 5 - D e Figura 7 - D). Já com relação à capacidade fotossintética o que temos contradiz o autor, pois para capacidade fotossintética em termos de área foliar (Figura 5 - A) as sempreverdes obtiveram maior valor e para capacidade fotossintética em termos de massa foliar (Figura 5 - B), não existe diferença entre as sempreverdes e as decíduas.

Terashima et al (1995) observou que em espécies sempreverdes e decíduas de *Quercus* a espessura da folha era similar, enquanto a espessura da parede celular das células do mesófilo era maior nas sempreverdes que nas decíduas. Assim esse menor SLA nas sempreverdes é atribuído a uma maior densidade foliar resultado de uma maior espessura da parede celular. As variações na espessura da parede celular deve ter produzido uma forte correlação entre SLA e alocação de nitrogênio para proteínas SDS-insolúveis (Takashima et al., 2004). Assim, menor SLA contribui para proteção das folhas, visto que a presença de uma parede celular mais espessa é muito importante para folhas com longo período de vida (Coley et al., 1985; Reich et al., 1991; Takashima et al., 2004; Wright & Cannon, 2001). Por outro lado, as decíduas devem investir seu Nitrogênio em tecidos fotossintetizantes (Franco et al., 2005).

Embora formulada a hipótese de que a queda das folhas nas espécies que apresentam deciduidade da copa se dê pelo desequilíbrio entre o suprimento e a demanda de água, Wright & Cornejo (1990), num estudo em que irrigaram plantas

decíduas durante a estação seca observaram que tal irrigação obteve pouco impacto nos padrões de queda foliar. Isto mostra que as folhas das plantas dessas espécies foram produzidas para ter um curto período de vida, independente do estresse hídrico.

As sempreverdes tiveram maiores valores anuais para A_{\max} e EIUA, e menores valores em ψ_{md} e SLA. Para A_{massa} as decíduas e sempreverdes não tiveram diferenças significativas e para $\delta^{13}\text{C}$ as sempreverdes tiveram valores intermediários entre as decíduas e as brevidecíduas. As brevidecíduas tiveram resultados gerais maiores para A_{massa} e SLA e menores para $\delta^{13}\text{C}$ e EIUA ao lado das decíduas. Para A_{\max} não houve diferenças significativas entre as brevidecíduas e os outros dois grupos. Por fim, as decíduas tiveram os menores valores em A_{\max} , A_{massa} (junto com as sempreverdes) e EIUA (ao lado das brevidecíduas). Além disso, apresentaram valores intermediários para SLA e maiores valores para $\delta^{13}\text{C}$ e ψ_{md} .

Também, o estudo confirma as variações sazonais de todos os parâmetros estudados, embora não tenha ficado claro que um grupo fenológico apresentou mais variações que outro grupo ao longo do ciclo sazonal. Durante a seca a assimilação de carbono diminuiu, bem como a condutância estomática, SLA, os potenciais hídricos e $\delta^{13}\text{C}$ (neste último a exceção foi para as sempreverdes que se mantiveram estáveis durante todo o ano). Já o EIUA aumentou durante a seca. Ao contrário do que se previa, nenhum dos grupos apresentaram maior déficit hídrico que outro grupo na seca, visto que os valores de ψ_{pd} não apresentaram diferenças significativas entre os grupos fenológicos no pico da estação seca, bem como os valores de ψ_{md} .

Apesar da análise de variância ter mostrado diferenças significativas entre os grupos para A_{\max} , A_{massa} , SLA, EIUA, $\delta^{13}\text{C}$ e Ψ_{md} , somente em EIUA não houve diferença significativa entre as espécies dentro de cada grupo (Figura 6). Apesar de existir esta variabilidade dentro de cada grupo, no geral cada um dos três grupos funcionais parece ter seu próprio padrão adaptativo-fisiológico, ou seja, os grupos mostraram diferenças significativas em 6 dos 8 parâmetros fisiológicos estudados. Os dois únicos parâmetros que não apresentaram diferenças entre os grupos foi g_s e ψ_{pd} . Estas diferenças estão provavelmente relacionadas com o padrão fenológico, visto que as folhas são responsáveis pela assimilação de carbono e pela maior parte da perda de água.

TABELAS E FIGURAS

Tabela 1 - Espécies selecionadas para o estudo, separadas por grupos fenológicos. Na última coluna estão as siglas usadas para cada espécie no trabalho.

<i>Espécies</i>	<i>Siglas</i>
Decíduas	
<i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart. (Apocynaceae)	AT
<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lundell (Nyctaginaceae)	GN
<i>Kielmeyera coriacea</i> (Spreng.) Mart. (Clusiaceae)	KC
<i>Qualea grandiflora</i> Mart. (Vochysiaceae)	QG
<i>Qualea parviflora</i> Mart. (Vochysiaceae)	QP
Brevidecíduas	
<i>Byrsonima pachyphylla</i> A. Juss. (Malpigiaceae)	BC
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Humb., Bompl. & Kunth) O. Berg (Myrtaceae)	BS
<i>Caryocar brasiliense</i> A. St.-Hill. (Caryocaraceae)	CB
<i>Dalbergia miscolobium</i> Benth. (Leguminosae)	DM
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville (Leguminosae)	SA
Sempreverdes	
<i>Miconia pohliana</i> Cogn. (Melastomataceae)	MP
<i>Ouratea hexasperma</i> (A. St.-Hill.) Baill. (Ochnaceae)	OH
<i>Schefflera macrocarpa</i> (Cham. & Schlttdl) Frodin (Araliaceae)	SM
<i>Sclerolobium paniculatum</i> Vogel (Leguminosae)	SP
<i>Vochysia elliptica</i> Mart. (Vochysiaceae)	VE

Tabela 2 - Estrutura e os graus de liberdade da Análise de Variância com medidas repetidas no tempo, utilizada para análise dos dados.

<i>Fonte de Variação</i>	<i>Graus de Liberdade</i>
Grupo Fenológico	2
Espécies(Grupo Fenológico)	12
Erro (a)	30
Época	4
Época x Grupo	8
Época x Espécie(Grupo)	48
Erro (b)	120
Total	224

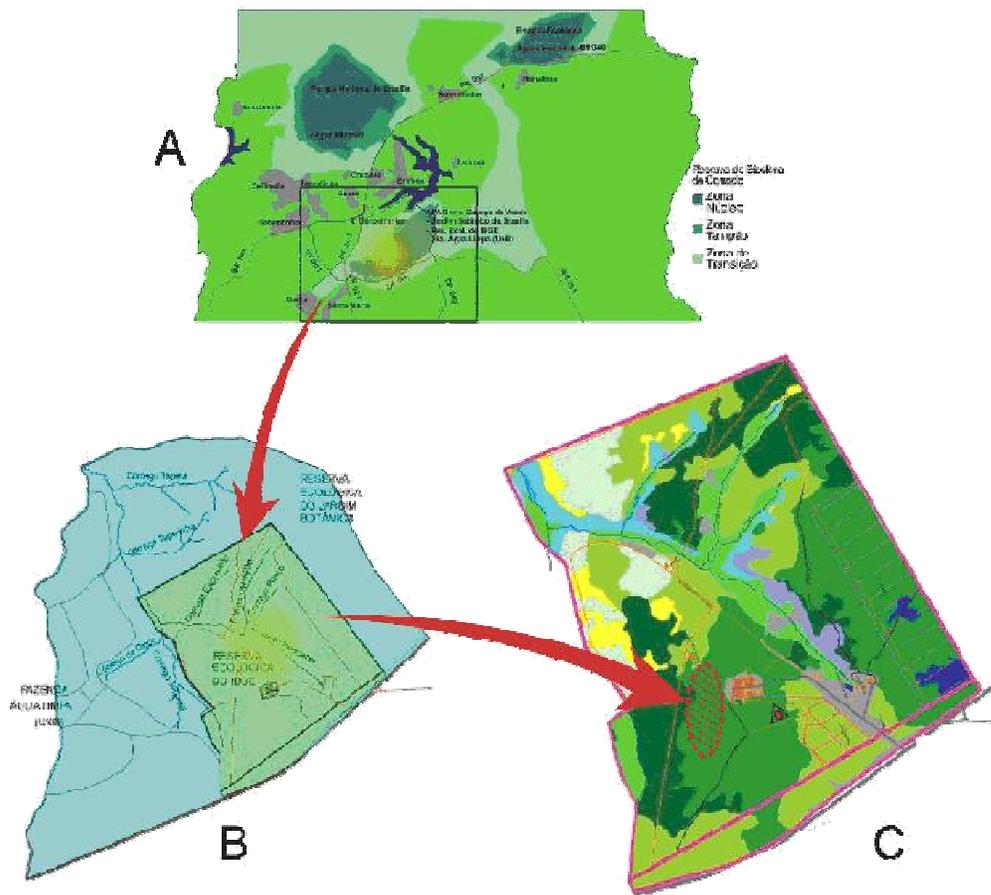


Figura 1 - Mapas de localização da Reserva Ecológica do IBGE. (adaptado - Reserva Ecológica do IBGE, website). A – Mapa do Distrito Federal com destaque para a APA-Gama Cabeça de Veado. B – APA-Gama Cabeça de Veado, composta pela Reserva Ecológica do Jardim Botânico, Fazenda Água Limpa-UNB e Reserva Ecológica do IBGE. C – Reserva Ecológica do IBGE. Pontilhado em vermelho destaca o local de estudo.

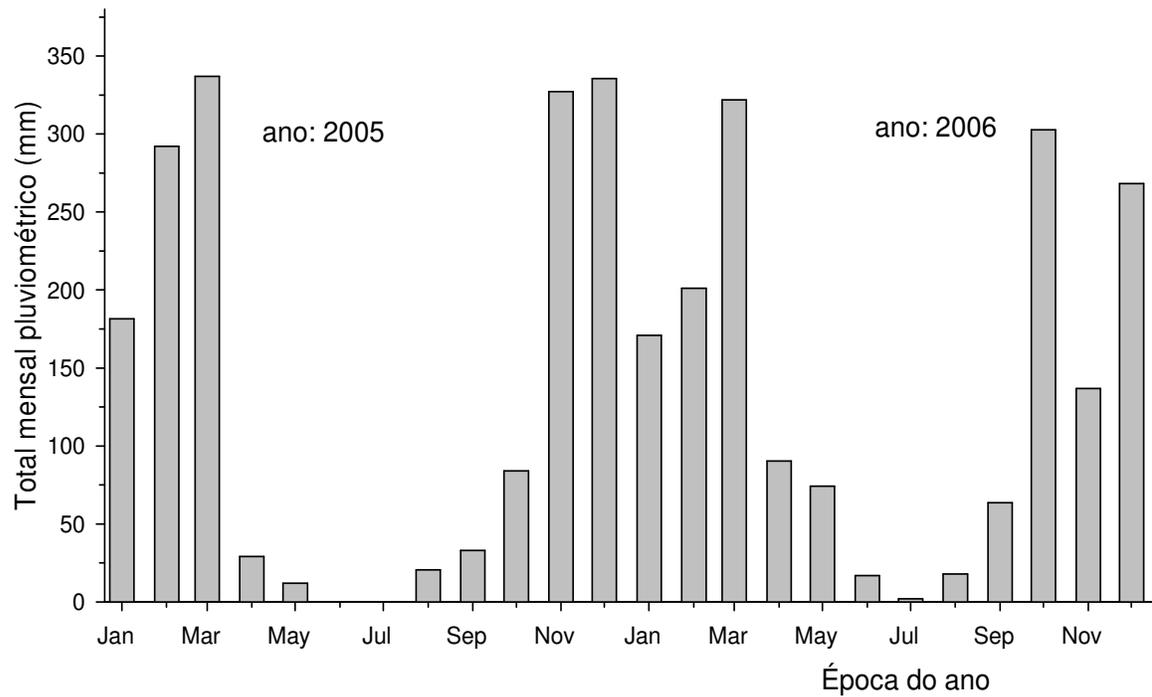


Figura 2 - Dados pluviométricos relativos aos anos de 2005 (com um total de 1651mm) e 2006 (com um total de 1667mm), fornecidos pela RECOR - IBGE, Brasília, DF.

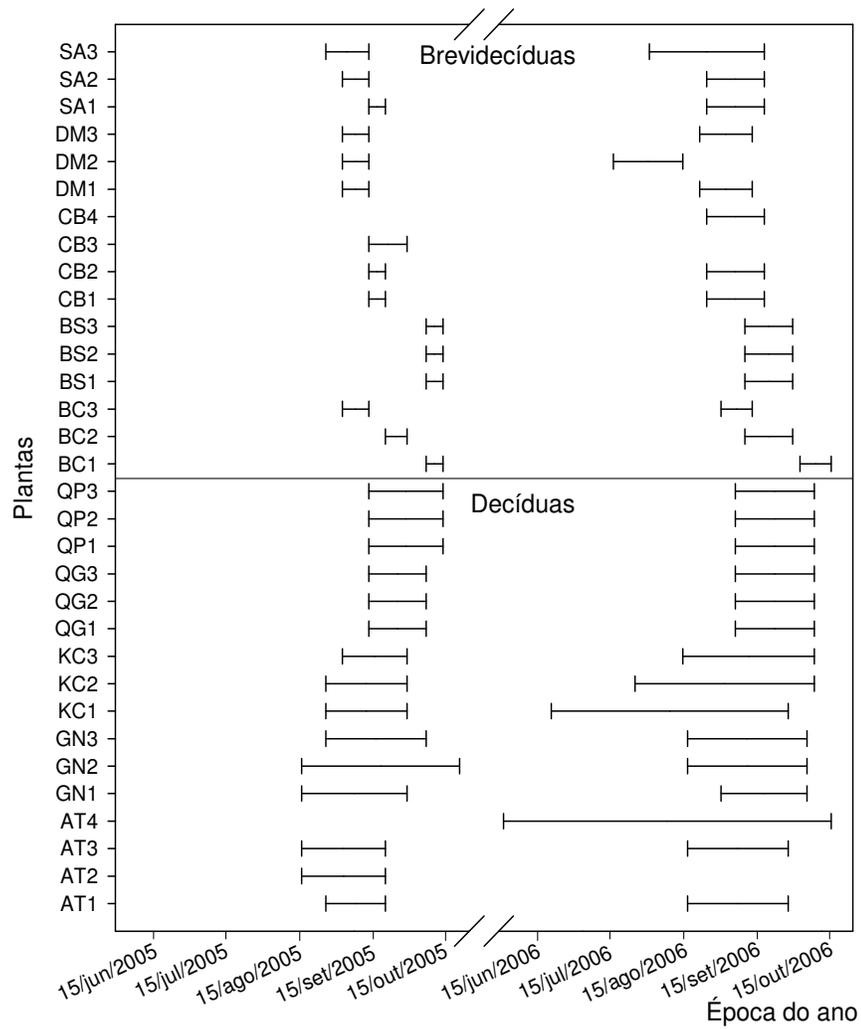


Figura 3 – Período em que as plantas estudadas, que apresentaram alguma deciduidade da copa, ficaram sem folhas nos anos de 2005 e 2006.

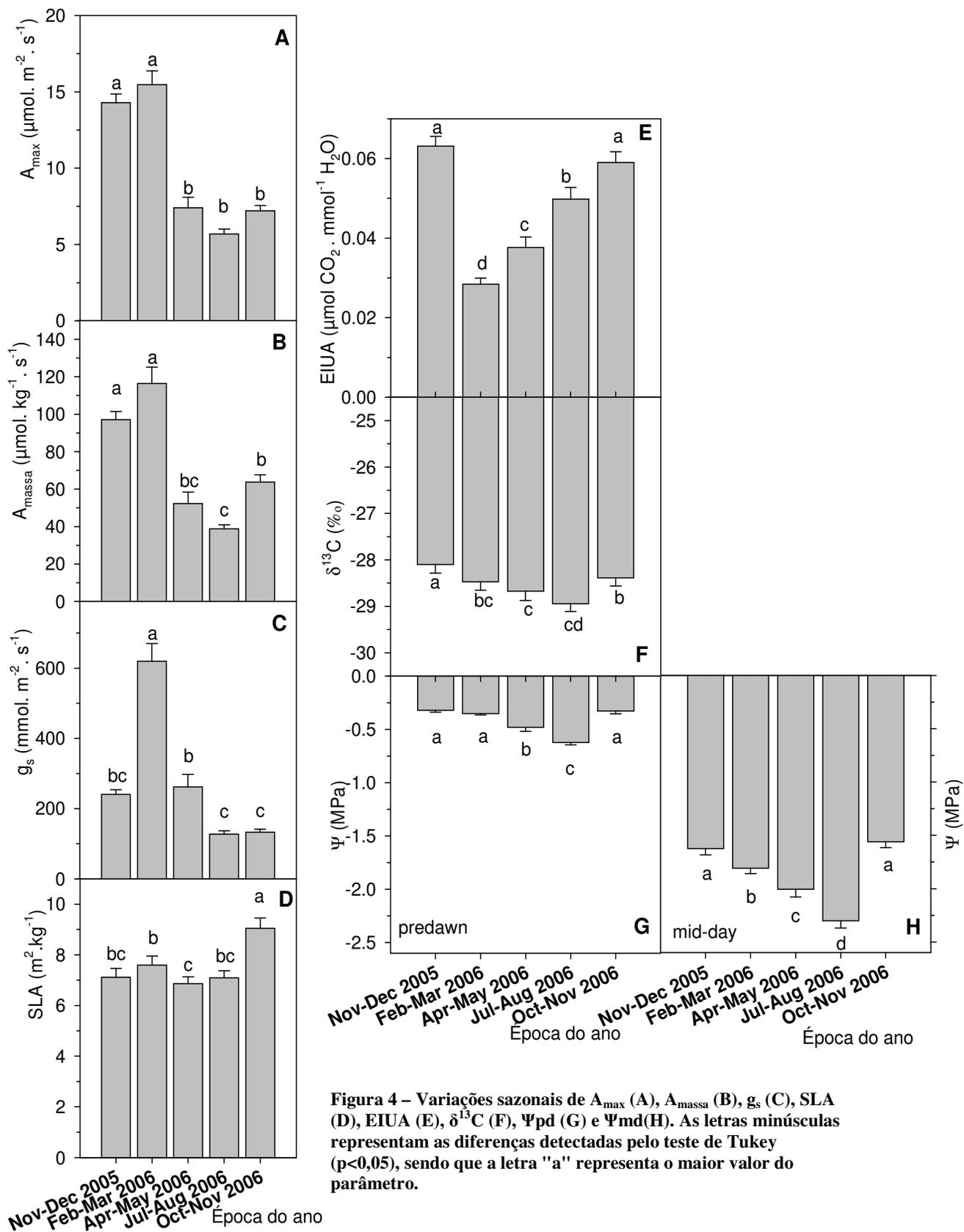


Figura 4 – Variações sazonais de A_{max} (A), A_{massa} (B), g_s (C), SLA (D), EIUA (E), $\delta^{13}\text{C}$ (F), Ψ_{pd} (G) e Ψ_{md} (H). As letras minúsculas representam as diferenças detectadas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$), sendo que a letra "a" representa o maior valor do parâmetro.

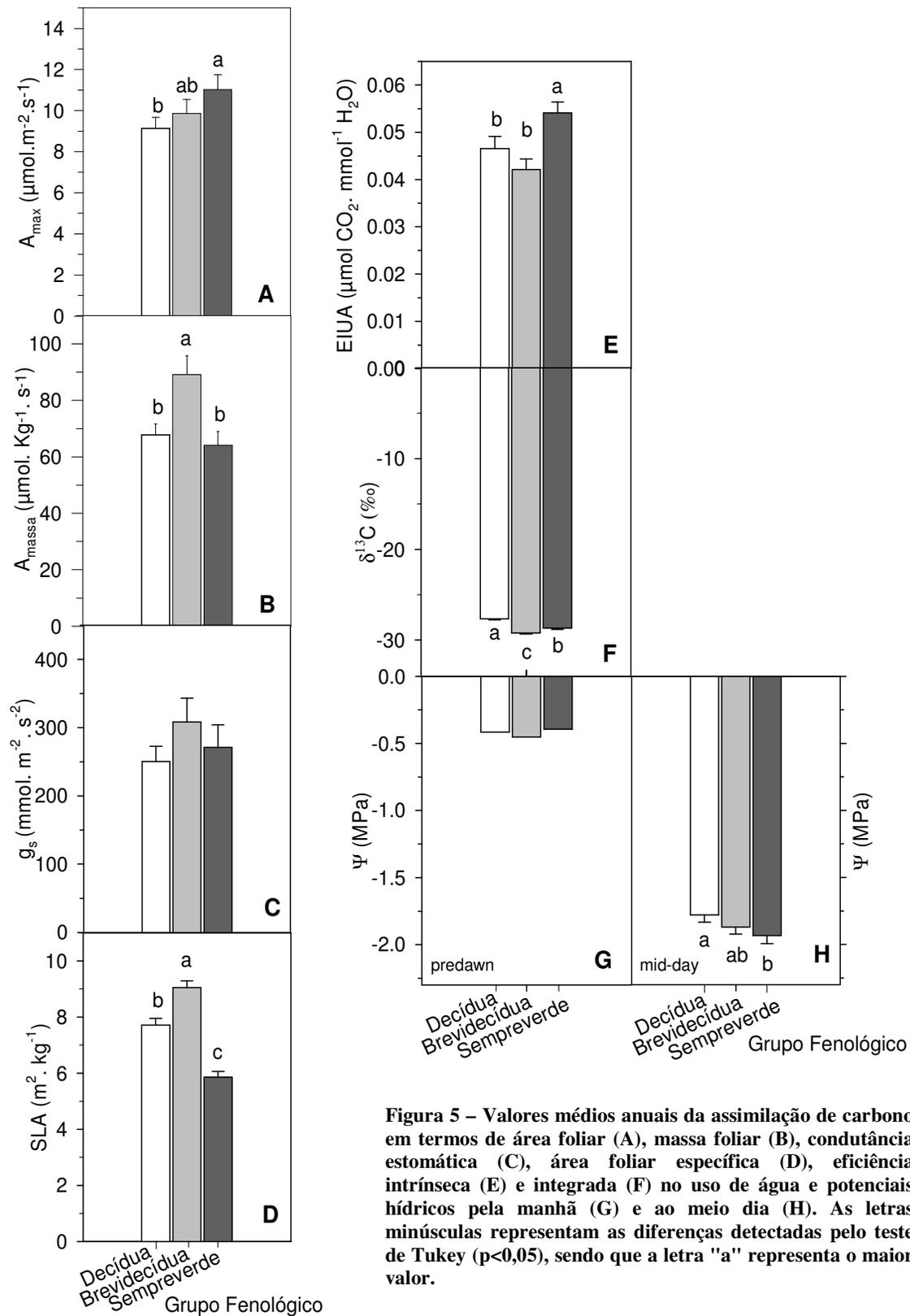


Figura 5 – Valores médios anuais da assimilação de carbono em termos de área foliar (A), massa foliar (B), condutância estomática (C), área foliar específica (D), eficiência intrínseca (E) e integrada (F) no uso de água e potenciais hídricos pela manhã (G) e ao meio dia (H). As letras minúsculas representam as diferenças detectadas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$), sendo que a letra "a" representa o maior valor.

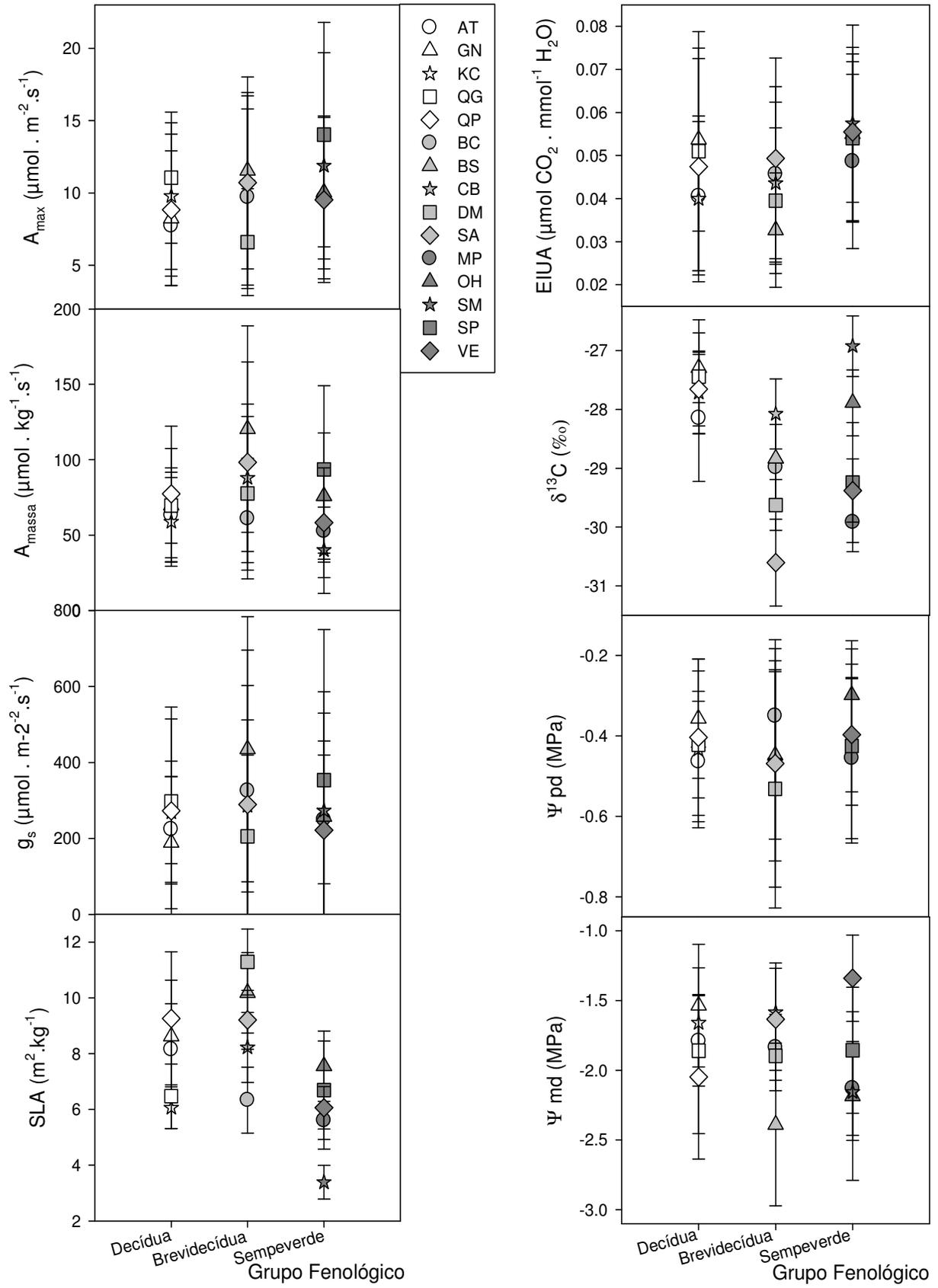


Figura 6 - Valores médios anuais, para cada espécie estudada, agrupadas por seus respectivos grupos fenológicos, dos parâmetros estudados.

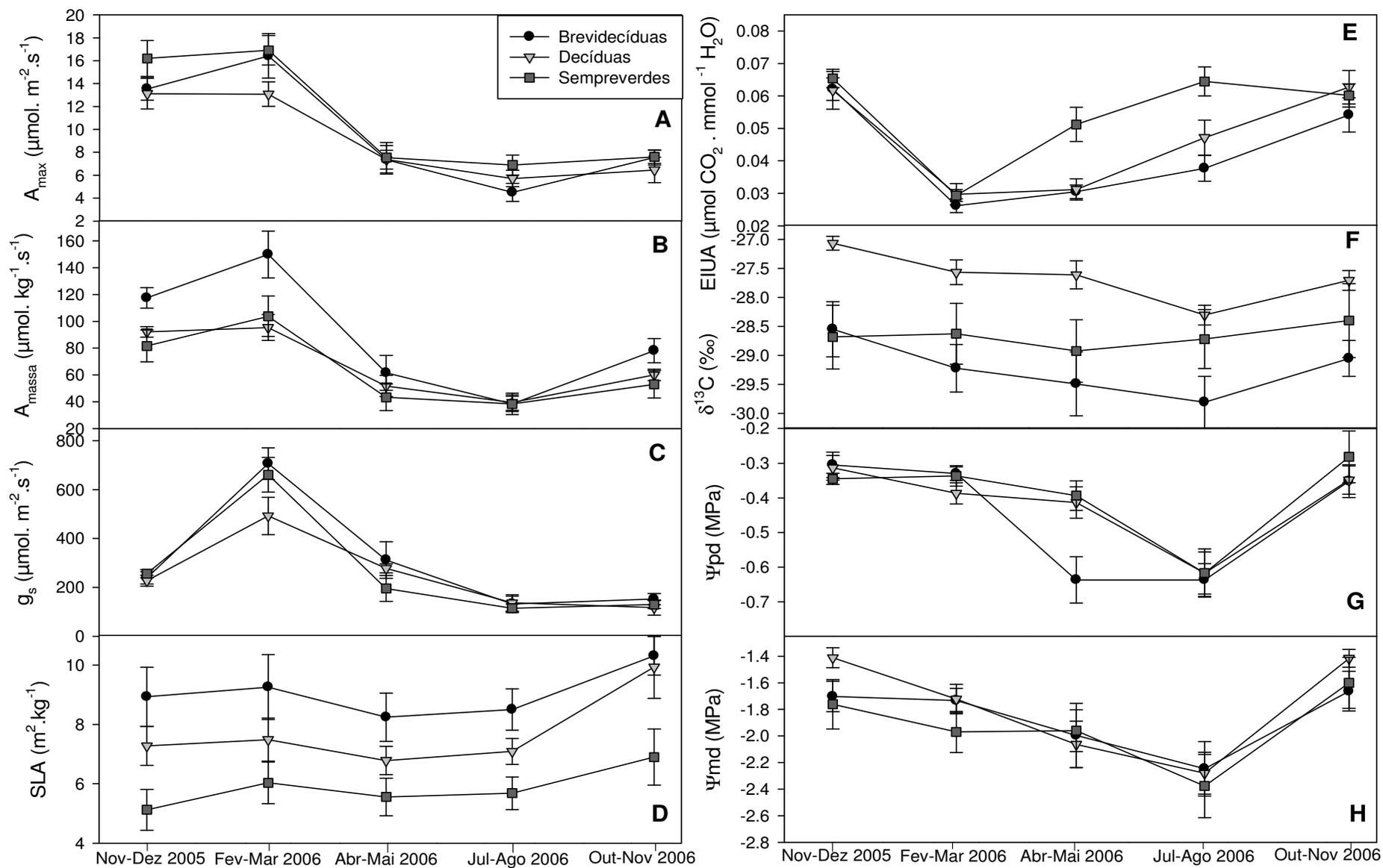


Figura 7 - Variação sazonal dos parâmetros estudados, divididos nos três grupos fenológicos.

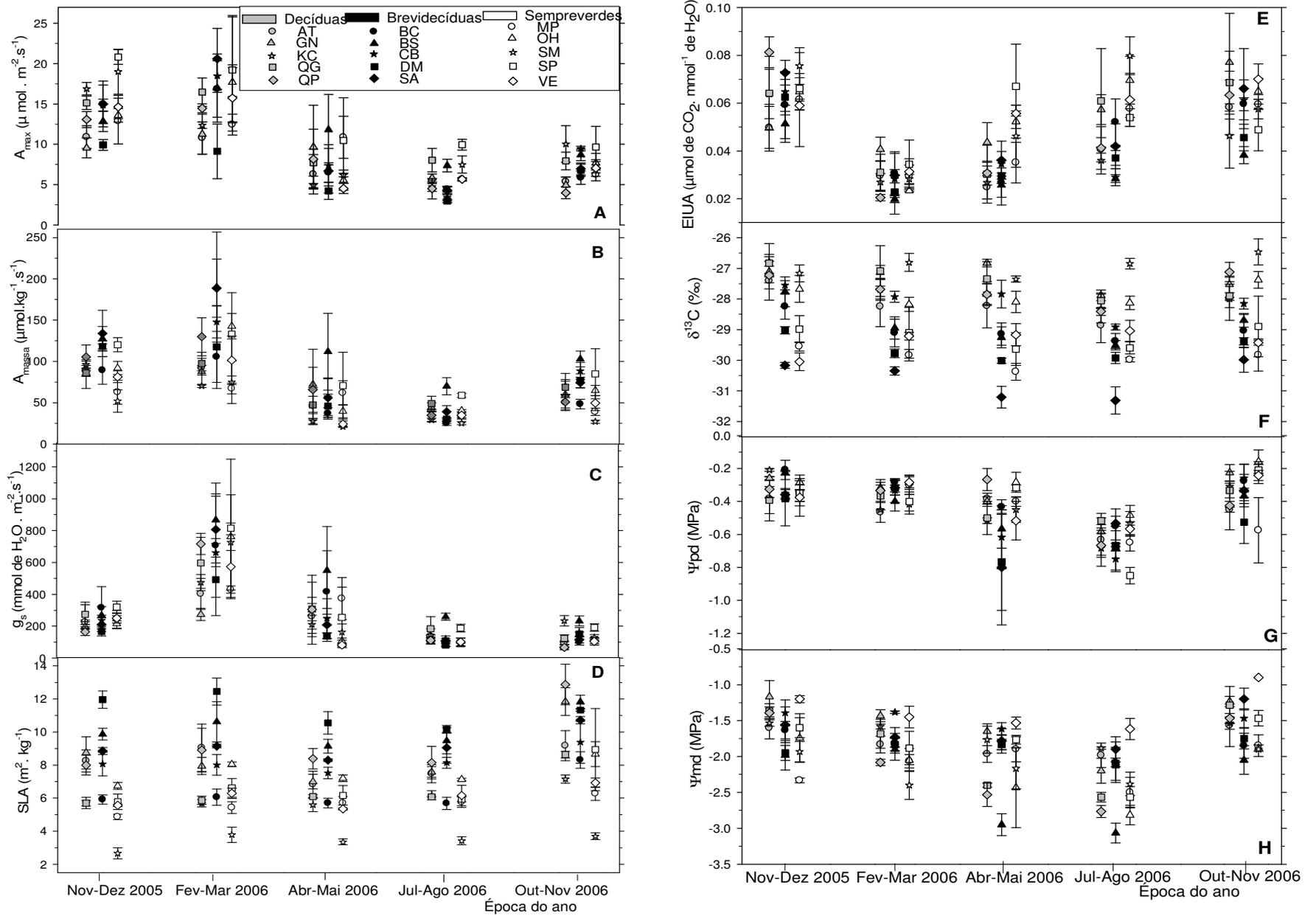


Figura 8– Variações sazonais das espécies estudadas agrupadas de acordo com o grupo fenológico ao qual pertencem.

BIBLIOGRAFIA

Abrams MD, Mostoller SA (1995) Gas-Exchange, Leaf Structure And Nitrogen In Contrasting Successional Tree Species Growing In Open And Understory Sites During A Drought. *Tree Physiology* 15: 361-370

Araújo JF (2006) Padrões nutricionais de espécies lenhosas do cerrado. Departamento de Ecologia, vol Masters Thesis. Universidade de Brasília, Brasília, p 67p

Barros LAG, Caldas LS (1980) Accompanying of phenological events in five genera of Cerrado. *Brasil Floresta* 42: 7-14

Borchert R (1994a) Soil And Stem Water Storage Determine Phenology And Distribution Of Tropical Dry Forest Trees. *Ecology* 75: 1437-1449

Borchert R (1994b) Water Status And Development Of Tropical Trees During Seasonal Drought Trees-Structure and Function 8: 115-125

Borchert R, Rivera G, Hagnauer W (2002) Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica* 34: 27-39

Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC, Campanello P, Scholz FG (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-Structure and Function* 19: 296-304

Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Scholz FG, Franco AC, Bustamante M (2004a) Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology* 24: 891-899

Bucci SJ, Scholz FG, Goldstein G, Meinzer FC, Hinojosa JA, Hoffmann WA, Franco AC (2004b) Processes preventing nocturnal equilibration between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species. *Tree Physiology* 24: 1119-1127

Cardinot GK (1998) Efeitos de diferentes regimes de queimas nos padrões de rebrotamento de *Kielmeyera coriacea* Mart. e *Roupala montana* Aubl., duas espécies típicas do cerrado. Departamento de Botânica, vol Masters thesis. Universidade de Brasília, Brasília.

Castro AAJF (1994) Comparação florística-geográfica (Brasil) e fitossociológica (Piauí –São Paulo) de amostras de Cerrado., vol PhD Thesis. UNICAMP, Campinas, SP

Coley PD, Bryant JP, Chapin FS (1985) Resource Availability And Plant Antiherbivore Defense. *Science* 230: 895-899

Craig H (1957) Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 12: 133-149

Ehleringer JR, Comstock JP, Cooper TA (1987) Leaf-twig carbon isotope ratio differences in photosynthetic-twig desert shrubs. *Oecologia* 71: 318-320

Ehleringer JR, Cooper TA (1988) Correlations between Carbon Isotope Ratio and Microhabitat in Desert Plants. *Oecologia* 76: 562-566

Ehleringer JR, Field CB, Lin Z, Kuo C (1986) Leaf carbon isotope and mineral composition in subtropical plants along an irradiance cline. *Oecologia* 70: 520-526

Eiten G (1972) Cerrado Vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38: 201-&

Eiten G (1978) Delimitation of Cerrado Concept. *Vegetatio* 36: 169-178

Felfili JM, Silva-Junior MC, Dias BJ, Rezende AV (1999) Estudo fenológico de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville no cerrado sensu stricto da Fazenda Água Limpa no Distrito Federal, Brasil. *Rev. bras. Bot.* 22

Ferri MG (1944) Transpiração de plantas permanentes dos cerrados. *Bol. Fac. Filos.Ciências Letras Universidade de São Paulo, Botânica.* 4: 161-224.

Ferri MG (1955) Contribuição ao conhecimento da ecologia do cerrado e da caatinga. *Bol. Fac. Filos.Ciências Letras Universidade de São Paulo, Botânica.* 12: 1-170

Ferri MG (1961) Problems of water relations of some Brazilian vegetation types, with special considerations of the concepts of xeromorphy and xerophytism. *Plant water relationships in arid and semi-arid conditions*, vol 191-197. UNESCO, Paris

Ferri MG, Coutinho LM (1958) Contribuição ao conhecimento da ecologia de cerrado. Estudo comparativo da economia d'água de sua vegetação em Emas (SP), Campo Grande (MG) e Goiânia (GO). *Bol. Fac. Filos.Ciências Letras Universidade de São Paulo, Botânica.* 15: 103-150

Field C, Mooney H (1986) The photosynthesis–nitrogen relationship in wild plants. In: Givnish TJ (ed) *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 25-55

Franco AC (1998) Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, an evergreen savanna species. *Plant Ecology* V136: 69-76

Franco AC (2002a) *Ecofisiologia de plantas do cerrado*. XIV Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo. Unesp.

Franco AC (2002b) *Ecophysiology of woody plants*. In: Oliveira P, Marquis R (eds) *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. Columbia University Press, New York, pp 178–197

Franco AC (2004) *Estratégias Funcionais de Plantas Lenhosas das Savanas do Brasil Central: Relação ao Déficit Hídrico e ao Regime Luminoso*. In: Cabrera HM (ed) *Fisiología Ecológica en Plantas - Mecanismos y Respuestas a Estrés en los Ecosistemas*. EUV, Valparaiso (Chile), pp 173-188.

Franco AC, Bustamante M, Caldas LS, Goldstein G, Meinzer FC, Kozovits AR, Rundel P, Vera TRC (2005) Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees - Structure and Function* V19: 326-335

Franco AC, Luttge U (2002) Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Oecologia* 131: 356-365

Friedman I, O'Neil JR (1978) *Isotopes in nature*. Handbook of Geochemistry

Goldstein G, Rada F, Rundel P, Azocar A, Orozco A (1989) Gas-Exchange and Water Relations of Evergreen and Deciduous Tropical Savanna Trees. *Annales Des Sciences Forestieres* 46: S448-S453

Grisi BM (1971a) *Contribuição ao conhecimento de ecologia vegetal do cerrado. Balanço hídrico de dois espécimes de Ouratea spectabilis (Mart) Engl*. In: Ferri MG (ed) *III Simpósio sobre o Cerrado*. Editora Edgard Blücher, EDUSP, São Paulo

Grisi BM (1971b) *Estudos comparativos do balanço hídrico de Ouratea spectabilis (Mart) Engl em diferentes condições ecológicas*. Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, vol Master's Degree Thesis. Universidade de São Paulo, São Paulo, SP

Jackson PC, Meinzer FC, Bustamante M, Goldstein G, Franco A, Rundel PW, Caldas L, Iglar E, Causin F (1999) Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiology* 19: 717-724

Johnson C, Franco AC, Caldas LS (1983) Fotossíntese e resistência foliar em espécies nativas do cerrado: Metodologia e resultados preliminares. Rev. bras. Bot. 6: 91-97

Lenza E, Klink CA (2006) Phenological behavior of woody species in a "cerrado" *sensu stricto* of Brasília, DF. Rev. bras. Bot. 29: 627-638

Lloyd J, Farquhar GD (1994) C-13 Discrimination During CO₂ Assimilation by the Terrestrial Biosphere. Oecologia 99: 201-215

Maia JMF (1999) Variações sazonais das relações fotossintéticas, hídricas e crescimento de *Caryocar brasiliense* e *Rapanea guianensis* em um cerrado *sensu stricto*., vol Masters Thesis. Universidade de Brasília, Brasília.

Martin B, Thorstenson YR (1988) Stable Carbon Isotope Composition ($\delta^{13}C$), Water Use Efficiency, and Biomass Productivity of *Lycopersicon esculentum*, *Lycopersicon pennellii*, and the F1 Hybrid. Plant Physiol. 88: 213-217

Mattos EA (1998) Perspectives in comparative ecophysiology of some Brazilian vegetation types: leaf CO₂ and H₂O exchange, chlorophyll a fluorescence and carbon isotope discrimination. In: Scarano FR, Franco AC (eds) Ecophysiological Strategies of Xerophytic and Amphibious Plants in the Neotropics. Series Oecologia Brasiliensis., vol 4. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, pp 1-22

Mattos EA, Reinert F, Moraes J (1997) Comparison of carbon isotope discrimination and CO₂ and H₂O exchange between the dry and the wet season in leaves of several cerrado woody species. Rev. Bras. Fisiol. Vegetal 9: 77-82

Meinzer FC, Goldstein G, Franco AC, Bustamante M, Iglar E, Jackson P, Caldas L, Rundel PW (1999) Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. Functional Ecology 13: 273-282

Meinzer FC, Goldstein G, Grantz DA (1990) Carbon Isotope Discrimination in Coffee Genotypes Grown under Limited Water-Supply. Plant Physiol. 92: 130-135

Moraes JAPV, Perez SCJGA, Carvalho-Jr. LF (1989) Curso diário do potencial de água e resistência estomática em plantas de cerradão. Ann. Missou. Botanic. Gard, vol 27, pp 13-23

Moraes JAPV, Prado CHBA (1998) Photosynthesis and water relations in cerrado vegetation. In: Scarano FR, Franco AC (eds) Ecophysiological Strategies of Xerophytic and Amphibious Plants in the Neotropics. Series Oecologia Brasiliensis, vol 4. Universidade Federal do Rio de Janeiro., Rio de Janeiro, pp 45-63

Moreira MZ, Scholz FG, Bucci SJ, Sternberg LS, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC (2003) Hydraulic lift in a neotropical savanna. *Functional Ecology* 17: 573-581

Naves CC (2000) Relações hídricas e fotossíntese de duas espécies frutíferas do cerrado., vol Masters Thesis. Universidade de Brasília, Brasília.

Nix HA (1983) Climate in tropical savanna. In: Bourliere F (ed) *Ecosystems of the world, tropical savanna*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, Netherlands, pp 37-72

Paulilo MT, Felipe GM (1992) Growing of Leaves in Trees of *Qualea grandiflora*. *Rev. bras. Bot.* 15: 85-93

Perez SCJGA, Moraes JAPV (1991) Determinações de potencial hídrico, condutância estomática e potencial osmótico em espécies dos estratos arbóreo, arbustivo e herbáceo de um Cerradão. *Rev. Bras. Fisiol. Vegetal* 3: 27-37

Prado C, Moraes J (1997) Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica* 33: 103-112

Prado CHBA, Wenhui Z, Cardoza-Rojas MH, Souza GM (2004) Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. *Braz. J. Plant Physiol.* 16: 7-16

Reich PB, Uhl C, Walters MB, Ellsworth DS (1991) Leaf Life-Span As A Determinant Of Leaf Structure And Function Among 23 Amazonian Tree Species. *Oecologia* 86: 16-24

Reserva-Ecológica-IBGE-RECOR(website) <http://www.recor.org.br>. Accessed in March, 30th of 2007

Rivera G, Elliott S, Caldas LS, Nicolossi G, Coradin VTR, Borchert R (2002) Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. *Trees-Structure and Function* 16: 445-456

Rizzo JA, Centeno AJ, Santos-Lonsa J, Filgueiras TS (1971) Data survey in Cerrado and in deciduous tropical forest in middle west plateau. In: Ferri MG (ed) *III Simpósio Sobre o Cerrado*. Editora Edgar Blucher, São Paulo, pp 103-110

Rundel PW (1995) Stable Isotopes in Ecological Research. *Ecology* 76: 1683-1684

Saraceno MI (2006) Efeitos da Fertilização a Longo Prazo no Metabolismo Fotossintético, nas Características Foliare e no Crescimento em Árvores do Cerrado. Departamento de Ecologia, vol Masters Thesis. Universidade de Brasília, Brasília, p 65

Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC (2002) Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees. *Tree Physiology* 22: 603-612

Silva-Júnior MC, Santos GC, Nogueira PE, Munhoz CBR, Ramos AE (2005) 100 árvores do cerrado: guia de campo. Ed. Rede de Sementes do Cerrado, Brasília

Sobrado MA, Ehleringer JR (1997) Leaf carbon isotope ratios from a tropical dry forest in Venezuela. *Flora* 192: 121-124

Takashima T, Hikosaka K, Hirose T (2004) Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant Cell and Environment* 27: 1047-1054

Terashima I, Ishibashi M, Ono K, Hikosaka K (1995) Three resistances to CO₂ diffusion: leaf-surface water, intercellular spaces and mesophyll cells. In: Mathis P (ed) *Photosynthesis: from Light to Biosphere*, vol V. Kluwer Academic Press, Dordrecht, The Netherlands., pp 537-542

Tieszen LL, Hein D, Qvortrup SA, Troughton JH, Imbamba SK (1979) Use of $\delta^{13}C$ values to determine vegetation selectivity in East African herbivores. *Oecologia* 37: 351-359

Warming E (1908) Lagoa Santa. Imprensa Oficial do Estado de Minas Gerais., Belo Horizonte.

Williams RJ, Myers BA, Muller WJ, Duff GA, Eamus D (1997) Leaf phenology of woody species in a North Australian tropical savanna. *Ecology* 78: 2542-2558

Wright IJ, Cannon K (2001) Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. *Functional Ecology* 15: 351-359

Wright SJ, Cornejo FH (1990) Seasonal Drought And Leaf Fall In A Tropical Forest. *Ecology* 71: 1165-1175

ANEXO 1 – DADOS DE TODOS OS PARÂMETROS EM TODAS AS ÉPOCAS.

época	A_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	g_s ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Ψ_{pd} (MPa)	Ψ_{md} (MPa)	SLA (m^2/kg)	A_{massa} ($\mu\text{mol.kg}^{-1} \text{s}^{-1}$)	EIUA ($\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$)	C13(‰)
Brevecídias								
<i>Byrsonima pachyphylla</i>								
1	10.24	133.33	-0.23	-1.80	5.71	58.48	0.08	-27.86
1	18.04	573.33	-0.30	-1.40	6.45	116.42	0.03	-27.80
1	16.62	240.00	-0.10	-1.70	5.59	92.84	0.07	-29.07
2	12.14	460.00	-0.30	-1.90	5.60	68.00	0.03	-28.22
2	23.69	1348.33	-0.25	-1.55	7.04	166.86	0.02	-29.46
2	14.77	308.33	-0.30	-2.00	5.54	81.78	0.05	-29.66
3	8.94	930.00	-0.35	-1.95	5.61	50.21	0.01	-28.48
3	5.47	196.67	-0.50	-1.60	6.24	34.17	0.03	-29.22
3	5.08	120.00	-0.45	-1.85	5.24	26.62	0.04	-29.74
4	3.79	76.67	-0.50	-2.20	5.84	22.14	0.05	-28.89
4	4.78	130.00	-0.40	-2.05	6.22	29.69	0.04	-29.56
4	4.67	66.67	-0.75	-2.00	4.97	23.22	0.07	-29.67
5	5.15	86.67	-0.28	-2.05	7.75	39.92	0.06	-28.48
5	4.93	76.67	-0.10	-1.50	9.30	45.86	0.06	-28.53
5	7.52	136.67	-0.45	-2.00	7.90	59.36	0.06	-30.12
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>								
1	13.22	360.00	-0.23	-2.30	10.52	139.12	0.04	-28.40
1	14.85	273.33	-0.20	-2.05	9.77	145.15	0.05	-28.08
1	10.51	166.67	-0.25	-1.60	9.31	97.77	0.06	-26.81
2	9.57	526.67	-0.30	-1.60	8.93	85.47	0.02	-29.44
2	17.15	761.67	-0.40	-2.00	9.95	170.60	0.02	-29.17
2	24.19	1310.00	-0.50	-2.10	12.98	313.85	0.02	-28.23
3	8.74	386.67	-0.45	-2.65	8.76	76.60	0.02	-29.56
3	20.43	1086.67	-0.45	-3.05	9.98	203.92	0.02	-29.63
3	6.31	176.67	-0.80	-3.15	8.67	54.68	0.04	-28.57
4	8.09	296.67	-0.55	-2.80	8.17	66.09	0.03	-29.80
4	8.21	260.00	-0.55	-3.25	10.92	89.63	0.03	-29.45
4	5.79	220.00	-0.95	-3.15	9.33	54.05	0.03	-29.28
5	10.10	283.33	-0.28	-1.85	11.97	120.94	0.04	-28.95
5	7.98	236.67	-0.43	-2.45	12.44	99.26	0.03	-28.89
5	8.01	176.67	-0.40	-1.85	11.05	88.45	0.05	-28.25
<i>Caryocar brasiliense</i>								
1	13.67	240.00	-0.35	-1.75	8.85	120.91	0.06	-27.84
1	14.63	180.00	-0.40	-1.23	8.72	127.61	0.08	-27.44
1	16.28	290.00	-0.30	-1.20	6.63	107.86	0.06	-27.37
2	14.65	485.00	-0.45	-1.40	8.65	126.68	0.03	-28.27
2	21.57	730.00	-0.35	-1.40	8.63	186.25	0.03	-27.83
2	19.24	770.00	-0.20	-1.35	6.75	129.95	0.02	-27.68
3	12.53	496.67	-0.45	-1.65	8.18	102.58	0.03	-28.33
3	5.17	120.00	-1.00	-1.45	7.04	36.39	0.04	-26.94
3	4.48	126.67	-0.40	-1.75	7.34	32.87	0.04	-28.24

4	2.60	106.67	-0.60	-2.60	8.66	22.53	0.02	-29.10
4	3.61	100.00	-0.80	-1.75	8.23	29.72	0.04	-28.85
4	4.11	155.00	-0.85	-1.85	7.54	30.98	0.03	-28.80
5	9.05	140.00	-0.43	-1.45	11.87	107.41	0.06	-28.33
5	9.36	126.67	-0.15	-1.70	7.74	72.48	0.07	-28.32
5	10.01	220.00	-0.20	-1.25	8.54	85.44	0.05	-27.80
<i>Dalbergia miscolobium</i>								
1	11.04	210.00	-0.15	-1.80	11.00	121.44	0.05	-28.85
1	8.72	113.33	-0.30	-2.15	12.82	111.80	0.08	-28.96
1	10.04	173.33	-0.70	-1.90	12.06	121.16	0.06	-29.25
2	8.37	203.33	-0.40	-1.80	11.13	93.20	0.04	-29.66
2	3.67	335.00	-0.25	-2.00	12.28	45.04	0.01	-30.06
2	15.36	940.00	-0.30	-1.70	13.93	214.03	0.02	-29.61
3	3.07	120.00	-0.55	-1.85	9.38	28.84	0.03	-29.84
3	3.27	120.00	-0.40	-1.95	10.53	34.38	0.03	-30.09
3	6.36	176.67	-1.35	-1.70	11.75	74.79	0.04	-30.10
4	3.01	70.00	-0.70	-2.10	9.75	29.34	0.04	-29.83
4	2.61	80.00	-0.60	-1.70	10.55	27.58	0.03	-29.67
4	3.32	93.33	-0.70	-2.55	10.19	33.80	0.04	-30.28
5	5.41	153.33	-0.53	-2.00	11.43	61.89	0.04	-29.62
5	6.88	126.67	-0.30	-1.50	11.34	78.09	0.05	-29.31
5	8.02	170.00	-0.75	-1.75	11.21	89.91	0.05	-29.22
<i>Stryphnodendron adstringens</i>								
1	19.57	256.67	-0.30	-1.70	9.24	180.84	0.08	-30.03
1	9.80	123.33	-0.40	-1.90	8.53	83.66	0.08	-30.13
1	15.63	250.00	-0.38	-1.08	8.77	137.01	0.06	-30.35
2	15.25	945.00	-0.30	-1.65	9.27	141.38	0.02	-30.58
2	18.68	395.00	-0.40	-2.00	8.94	167.01	0.05	-30.12
2	27.89	1080.00	-0.25	-1.55	9.24	257.62	0.03	-30.34
3	12.15	413.33	-0.45	-1.45	8.36	101.58	0.03	-31.90
3	4.85	93.33	-0.45	-2.00	8.14	39.46	0.05	-30.80
3	3.14	116.67	-1.50	-1.90	8.40	26.40	0.03	-30.91
4	5.03	86.67	-0.60	-1.70	10.66	53.58	0.06	-32.14
4	4.54	106.67	-0.55	-2.25	7.41	33.66	0.04	-30.62
4	3.29	130.00	-0.45	-1.75	9.08	29.87	0.03	-31.17
5	6.17	153.33	-0.20	-1.50	10.72	66.08	0.04	-30.42
5	8.45	86.67	-0.53	-1.10	10.34	87.32	0.10	-29.17
5	6.26	103.33	-0.28	-1.00	11.09	69.41	0.06	-30.36
Deciduas								
<i>Aspidosperma tomentosum</i>								
1	10.18	243.33	-0.23	-1.50	9.31	94.82	0.04	-28.43
1	8.90	233.33	-0.65	-1.40	8.44	75.09	0.04	-27.53
1	13.61	196.67	-0.28	-1.90	7.01	95.41	0.07	-26.25
2	9.19	505.00	-0.50	-1.65	9.30	85.51	0.02	-29.22
2	8.37	206.67	-0.55	-1.80	11.39	95.30	0.04	-28.53
2	14.75	495.00	-0.35	-2.05	6.44	94.98	0.03	-26.98
3	10.98	350.00	-0.35	-2.15	8.25	90.58	0.03	-29.06
3	2.77	100.00	-0.45	-2.00	6.71	18.62	0.03	-28.81
3	5.10	333.33	-0.35	-1.75	5.54	28.25	0.02	-26.81
4	5.29	153.33	-0.45	-1.65	8.04	42.54	0.03	-29.22
4	4.96	136.67	-0.75	-2.10	8.01	39.78	0.04	-29.60

4	6.08	120.00	-0.70	-2.20	6.38	38.77	0.05	-27.78
5	6.46	80.00	-0.48	-1.70	10.35	66.81	0.08	-29.25
5	5.15	116.67	-0.43	-2.00	9.77	50.31	0.04	-27.90
5	4.49	90.00	-0.45	-1.00	7.39	33.21	0.05	-26.81
<i>Guapira noxia</i>								
1	7.09	200.00	-0.25	-0.85	8.08	57.28	0.04	-28.20
1	10.95	166.67	-0.25	-1.05	10.65	116.63	0.07	-26.34
1	10.62	220.00	-0.28	-1.60	7.49	79.59	0.05	-26.78
2	7.07	196.67	-0.30	-1.35	8.96	63.29	0.04	-27.58
2	15.60	306.67	-0.30	-1.35	7.57	118.06	0.05	-26.87
2	11.15	316.00	-0.35	-1.60	7.30	81.40	0.04	-26.94
3	3.81	76.67	-0.45	-1.70	6.44	24.53	0.05	-26.97
3	19.99	736.67	-0.35	-1.45	7.87	157.20	0.03	-26.93
3	5.21	96.67	-0.40	-1.80	6.70	34.91	0.05	-26.59
4	6.07	119.78	-0.50	-2.50	7.56	45.89	0.05	-28.14
4	6.53	126.67	-0.75	-1.90	8.16	53.28	0.05	-27.95
4	4.88	70.00	-0.50	-2.20	7.02	34.27	0.07	-27.56
5	6.78	60.00	-0.33	-1.10	13.46	91.29	0.11	-27.68
5	4.82	63.33	-0.18	-1.25	10.68	51.53	0.08	-27.01
5	3.23	76.67	-0.18	-1.35	11.38	36.79	0.04	-27.89
<i>Kielmeyera coriacea</i>								
1	15.56	223.33	-0.23	-1.45	6.35	98.88	0.07	-27.04
1	16.91	386.67	-0.20	-1.55	5.21	88.15	0.04	-26.77
1	18.22	233.33	-0.20	-1.60	5.56	101.29	0.08	-26.51
2	11.55	560.00	-0.45	-1.55	6.00	69.32	0.02	-28.26
2	12.79	476.67	-0.45	-1.55	5.26	67.29	0.03	-27.16
2	12.80	385.00	-0.45	-1.65	5.79	74.06	0.03	-27.63
3	4.57	323.33	-0.50	-1.75	4.83	22.10	0.01	-28.55
3	4.72	166.67	-0.50	-2.10	5.73	27.04	0.03	-27.35
3	5.42	143.33	-0.55	-1.45	6.22	33.72	0.04	-27.52
4	5.57	223.33	-0.55	-1.90	5.95	33.10	0.02	-29.22
4	3.68	93.33	-0.60	-1.85	6.72	24.72	0.04	-28.07
4	4.94	113.33	-0.90	-1.90	5.85	28.90	0.04	-27.64
5	5.69	290.00	-0.40	-1.50	7.62	43.38	0.02	-28.07
5	13.32	236.67	-0.13	-1.40	7.02	93.59	0.06	-27.90
5	11.11	176.67	-0.40	-1.70	6.80	75.57	0.06	-28.01
<i>Qualea grandiflora</i>								
1	14.94	420.00	-0.28	-1.20	5.89	88.03	0.04	-27.73
1	13.85	156.67	-0.35	-1.55	5.84	80.82	0.09	-25.59
1	16.66	243.33	-0.55	-1.35	5.35	89.07	0.07	-27.17
2	13.98	565.00	-0.45	-1.35	5.91	82.58	0.02	-28.33
2	15.58	338.33	-0.45	-2.05	5.43	84.55	0.05	-25.51
2	19.86	888.33	-0.20	-1.65	6.28	124.70	0.02	-27.41
3	4.44	356.67	-0.40	-2.40	5.94	26.41	0.01	-28.07
3	9.99	403.33	-0.40	-2.35	6.06	60.56	0.02	-26.24
3	8.74	163.33	-0.70	-2.45	6.30	55.05	0.05	-27.72
4	9.04	306.67	-0.50	-2.50	6.02	54.46	0.03	-28.48
4	5.15	50.00	-0.45	-2.70	6.06	31.21	0.10	-27.63
4	9.92	196.67	-0.60	-2.50	6.15	60.97	0.05	-28.07
5	6.67	153.33	-0.25	-1.00	8.99	59.92	0.04	-27.76
5	7.07	80.00	-0.35	-1.05	8.29	58.58	0.09	-27.32

5	10.10	136.67	-0.40	-1.80	8.64	87.25	0.07	-28.62
<i>Qualea parviflora</i>								
1	11.13	120.00	-0.40	-1.35	7.31	81.29	0.09	-27.20
1	14.29	176.67	-0.35	-1.28	9.17	131.08	0.08	-27.14
1	13.83	196.67	-0.23	-1.55	7.52	103.94	0.07	-27.33
2	14.37	626.67	-0.40	-2.00	6.66	95.67	0.02	-27.06
2	15.47	845.00	-0.40	-2.10	11.22	173.52	0.02	-27.69
2	13.59	676.67	-0.20	-2.15	8.85	120.24	0.02	-28.30
3	15.58	646.67	-0.40	-2.30	7.70	120.01	0.02	-27.19
3	4.30	156.67	-0.20	-2.45	9.62	41.38	0.03	-28.42
3	4.59	113.33	-0.20	-2.85	7.84	36.00	0.04	-27.95
4	6.90	153.33	-0.65	-2.85	7.11	49.03	0.04	-28.23
4	2.59	106.67	-0.80	-2.60	10.12	26.22	0.02	-28.66
4	3.99	73.33	-0.55	-2.85	7.22	28.83	0.05	-28.33
5	2.94	36.67	-0.20	-1.40	15.00	44.15	0.08	-26.54
5	3.63	80.00	-0.70	-1.40	10.74	39.03	0.05	-27.18
5	5.36	83.33	-0.38	-1.60	12.87	69.03	0.06	-27.63
Sempreverdes								
<i>Miconia pohliana</i>								
1	8.01	353.33	-0.40	-2.40	5.04	40.37	0.02	-29.44
1	12.81	170.00	-0.40	-2.30	4.53	57.98	0.08	-29.85
1	17.85	206.67	-0.25	-2.30	5.02	89.64	0.09	-29.36
2	10.46	448.33	-0.40	-2.00	6.07	63.44	0.02	-30.05
2	12.02	455.00	-0.30	-1.95	4.85	58.32	0.03	-29.99
2	14.87	385.00	-0.20	-2.25	5.36	79.64	0.04	-29.46
3	12.74	493.33	-0.40	-2.10	6.37	81.16	0.03	-30.89
3	14.17	516.67	-0.45	-2.05	5.03	71.24	0.03	-29.94
3	5.73	110.00	-0.35	-1.55	5.73	32.84	0.05	-30.29
4	5.67	110.00	-0.60	-2.20	6.25	35.44	0.05	-29.87
4	5.35	93.33	-0.60	-2.40	5.17	27.69	0.06	-30.12
4	5.99	93.33	-0.75	-2.90	5.85	35.07	0.06	-29.95
5	5.48	93.33	-0.95	-2.00	7.05	38.65	0.06	-30.88
5	5.51	86.67	-0.50	-2.00	5.69	31.32	0.06	-29.36
5	7.68	136.67	-0.28	-1.55	6.08	46.69	0.06	-29.25
<i>Ouratea hexasperma</i>								
1	14.02	280.00	-0.35	-1.10	6.59	92.46	0.05	-26.93
1	14.80	196.67	-0.20	-2.25	7.13	105.57	0.08	-27.64
1	11.98	173.33	-0.30	-1.88	6.48	77.70	0.07	-28.44
2	20.91	911.67	-0.35	-2.10	8.21	171.75	0.02	-27.71
2	17.49	760.00	-0.25	-2.30	7.79	136.27	0.02	-28.36
2	14.74	613.33	-0.25	-1.75	8.14	119.95	0.02	-28.46
3	3.99	103.33	-0.40	-2.75	7.59	30.25	0.04	-27.91
3	4.68	76.67	-0.25	-3.20	7.08	33.11	0.06	-27.61
3	8.01	140.00	-0.20	-1.35	6.94	55.60	0.06	-28.77
4	5.67	63.33	-0.60	-2.90	7.25	41.14	0.09	-28.09
4	5.98	100.00	-0.45	-3.00	6.99	41.83	0.06	-27.77
4	5.34	90.00	-0.40	-2.55	7.14	38.12	0.06	-28.52
5	9.01	133.33	-0.08	-1.90	8.28	74.59	0.07	-27.61
5	5.29	96.67	-0.30	-1.95	10.12	53.49	0.05	-26.84
5	8.72	120.00	-0.10	-1.80	7.59	66.16	0.07	-27.68

<i>Schefflera macrocarpa</i>								
1	16.33	256.67	-0.40	-1.65	2.79	45.54	0.06	-26.62
1	16.12	220.00	-0.40	-2.10	2.03	32.65	0.07	-27.34
1	24.57	273.33	-0.30	-2.05	3.18	78.04	0.09	-27.53
2	16.43	553.33	-0.50	-2.00	4.61	75.71	0.03	-26.64
2	9.74	318.00	-0.30	-2.60	3.03	29.50	0.03	-26.40
2	31.98	1306.67	-0.45	-2.60	3.72	119.00	0.02	-27.37
3	6.60	140.00	-0.55	-2.40	3.16	20.88	0.05	-27.55
3	5.91	86.67	-0.50	-1.60	3.72	21.96	0.07	-27.29
3	6.04	260.00	-0.30	-2.50	3.20	19.30	0.02	-27.21
4	9.62	150.00	-0.55	-2.70	2.98	28.65	0.06	-27.08
4	6.29	70.00	-0.40	-2.15	3.52	22.14	0.09	-26.94
4	6.55	76.67	-0.65	-2.30	3.79	24.79	0.09	-26.52
5	8.06	163.33	-0.25	-1.90	3.30	26.56	0.05	-26.46
5	6.34	103.33	-0.33	-1.90	3.82	24.18	0.06	-25.73
5	7.63	123.33	-0.10	-1.90	3.99	30.47	0.06	-27.20
<i>Sclerolobium paniculatum</i>								
1	22.58	393.33	-0.25	-1.70	5.14	115.98	0.06	-29.63
1	20.40	296.67	-0.50	-1.78	6.69	136.48	0.07	-29.18
1	19.53	270.00	-0.30	-1.33	5.53	108.09	0.07	-28.15
2	25.01	715.00	-0.30	-1.50	6.29	157.35	0.03	-30.16
2	26.57	1611.67	-0.40	-1.85	7.73	205.50	0.02	-29.68
2	6.13	118.33	-0.50	-2.30	5.83	35.75	0.05	-27.47
3	20.82	633.33	-0.35	-1.65	7.19	149.66	0.03	-30.65
3	7.25	95.00	-0.30	-1.85	6.16	44.64	0.08	-29.42
3	3.37	36.67	-0.30	-1.80	5.16	17.39	0.09	-28.84
4	10.04	193.33	-0.75	-2.85	5.86	58.88	0.05	-29.96
4	11.08	226.67	-0.90	-2.35	5.70	63.14	0.05	-29.30
4	8.75	143.33	-0.90	-2.50	6.26	54.81	0.06	-29.53
5	4.96	143.33	-0.18	-1.55	7.43	36.87	0.03	-26.93
5	13.79	213.33	-0.28	-1.25	5.59	77.06	0.06	-30.04
5	10.23	216.67	-0.18	-1.60	13.79	141.10	0.05	-29.72
<i>Vochysia elliptica</i>								
1	14.72	260.00	-0.60	-1.15	5.53	81.35	0.06	-30.25
1	12.12	193.33	-0.23	-1.30	5.70	69.09	0.06	-29.48
1	17.08	296.67	-0.30	-1.15	5.48	93.59	0.06	-30.42
2	19.71	701.67	-0.30	-1.75	6.78	133.73	0.03	-29.08
2	7.53	180.00	-0.35	-1.30	5.72	43.09	0.04	-29.10
2	20.00	837.50	-0.20	-1.30	6.38	127.56	0.02	-29.47
3	5.54	96.67	-0.55	-1.70	5.48	30.35	0.06	-28.51
3	4.65	86.67	-0.30	-1.45	5.26	24.44	0.05	-29.24
3	3.36	60.00	-0.70	-1.45	5.31	17.86	0.06	-29.75
4	5.71	76.67	-0.55	-1.55	6.88	39.27	0.07	-28.53
4	5.40	76.67	-0.65	-1.40	6.67	36.01	0.07	-28.90
4	5.90	150.00	-0.50	-1.90	4.93	29.09	0.04	-29.69
5	7.76	100.00	-0.30	-0.90	7.02	54.41	0.08	-29.56
5	5.02	66.67	-0.23	-0.90	6.40	32.11	0.08	-29.28
5	8.39	146.67	-0.20	-0.90	7.38	61.87	0.06	-29.44

**ANEXO 2 – TABELA COM AS DATAS DAS PERDAS FOLIARES
E O TEMPO QUE AS PLANTAS PERMANECERAM SEM FOLHAS
NOS ANOS DE 2005 E 2006**

Espécies estudadas que apresentaram deciduidade da copa, divididas pelo grupo funcional (decídua e brevidecídua), com os dados coletados de fenologia para 2005 e 2006. O número de dias que as plantas permanecem sem folhas está em valores aproximados devido às visitas serem semanais.

<i>Espécies</i>	<i>2005</i>				<i>2006</i>			
	Planta	Perda de folhas	Brotação	Nº de dias sem folhas	Planta	Perda de folhas	Brotação	Nº de dias sem folhas
Decíduas								
<i>A. tomentosum</i>	AT1	26/08	20/09	27	AT1	17/08	28/09	42
	AT2	16/08	20/09	35	AT4	01/06	16/10	136
	AT3	16/08	20/09	35	AT3	17/08	28/09	42
<i>G. noxia</i>	GN1	16/08	29/09	44	GN1	31/08	06/10	36
	GN2	16/08	21/10	66	GN2	17/08	06/10	50
	GN3	26/08	07/10	42	GN3	17/08	06/10	50
<i>K. coriacea</i>	KC1	26/08	29/09	34	KC1	21/06	28/09	99
	KC2	26/08	29/09	34	KC2	26/07	09/10	74
	KC3	02/09	29/09	27	KC3	15/08	09/10	59
<i>Q. grandiflora</i>	QG1	13/09	07/10	24	QG1	06/09	09/10	35
	QG2	13/09	07/10	24	QG2	06/09	09/10	35
	QG3	13/09	07/10	24	QG3	06/09	09/10	35
<i>Q. parviflora</i>	QP1	13/09	14/10	31	QP1	06/09	09/10	35
	QP2	13/09	14/10	31	QP2	06/09	09/10	35
	QP3	13/09	14/10	31	QP3	06/09	09/10	35
Brevidecíduas								
<i>B. pachyphylla</i>	BC1	07/10	14/10	7	BC1	03/10	16/10	13
	BC2	20/09	29/09	9	BC2	10/09	30/09	20
	BC3	02/09	13/09	11	BC3	31/08	13/09	13
<i>B. salicifolius</i>	BS1	07/10	14/10	7	BS1	10/09	30/09	20
	BS2	07/10	14/10	7	BS2	10/09	30/09	20
	BS3	07/10	14/10	7	BS3	10/09	30/09	20
<i>C. brasiliense</i>	CB1	13/09	20/09	7	CB1	25/08	18/09	24
	CB2	13/09	20/09	7	CB2	25/08	18/09	24
	CB3	13/09	29/09	16	CB4	25/08	18/09	24
<i>D. miscolobium</i>	DM1	02/09	13/09	11	DM1	22/08	13/09	22
	DM2	02/09	13/09	11	DM2	17/07	15/08	28
	DM3	02/09	13/09	11	DM3	22/08	13/09	22
<i>S. adstringens</i>	SA1	13/09	20/09	7	SA1	25/08	18/09	24
	SA2	02/09	13/09	11	SA2	25/08	18/09	24
	SA3	26/08	13/09	18	SA3	01/08	18/09	48

ANEXO 3 – ANÁLISES DE VARIÂNCIA

Analysis of Variance for **A_{max}**, using Adjusted SS for Tests

Source	DF	Seq SS	Adj SS	Adj MS	F	P
Grupo	2	67,51	30,00	19,95	3,38	0,047*
Espécie(Grupo)	12	45,99	30,00	19,95	2,31	0,031*
Error (a)	30	598,36	598,36	19,95		
época	4	3657,31	3657,31	914,33	71,34	0,000*
Grupo*época	8	135,00	135,00	16,88	1,32	0,258
época*Espécie(Grupo)	48	615,23	615,23	12,82	0,94	0,592
Error (b)	120	1641,77	1641,77	13,68		
Total	224	7334,60				

S = 3,69884 R-Sq = 77,62% R-Sq(adj) = 58,22%

Analysis of Variance for **g_s**, using Adjusted SS for Tests

Source	DF	Seq SS	Adj SS	Adj MS	F	P
Grupo	2	0,06445	30,00	0,04336	1,49	0,242
Espécie(Grupo)	12	0,05638	30,00	0,04336	1,30	0,269
Error (a)	30	1,30082	1,30082	0,04336		
época	4	7,30539	7,30539	1,82635	84,17	0,000*
Grupo*época	8	0,37905	0,37905	0,04738	2,18	0,045*
época*Espécie(Grupo)	48	1,04158	1,04158	0,02170	0,55	0,990
Error (b)	120	4,73833	4,73833	0,03949		
Total	224	15,57063				

S = 0,198711 R-Sq = 69,57% R-Sq(adj) = 43,20%

Analysis of Variance for **Ψ pd**, using Adjusted SS for Tests

Source	DF	Seq SS	Adj SS	Adj MS	F	P
Grupo	2	0,06310	30,00	0,03903	1,62	0,215
Espécie(Grupo)	12	0,04654	30,00	0,03903	1,19	0,332
Error (a)	30	1,17075	1,17075	0,03903		
época	4	3,06938	3,06938	0,76734	30,16	0,000*
Grupo*época	8	0,51416	0,51416	0,06427	2,53	0,022*
época*Espécie(Grupo)	48	1,22105	1,22105	0,02544	1,12	0,302
Error (b)	120	2,71717	2,71717	0,02264		
Total	224	9,37724				

S = 0,150476 R-Sq = 71,02% R-Sq(adj) = 45,91%

Analysis of Variance for **Ψ md**, using Adjusted SS for Tests

Source	DF	Seq SS	Adj SS	Adj MS	F	P
Grupo	2	0,45234	30,00	0,11033	4,10	0,027*
Espécie(Grupo)	12	1,33823	30,00	0,11033	12,13	0,000*
Error (a)	30	3,30975	3,30975	0,11033		
época	4	16,36496	16,36496	4,09124	27,19	0,000*
Grupo*época	8	1,44641	1,44641	0,18080	1,20	0,318
época*Espécie(Grupo)	48	7,22147	7,22147	0,15045	2,05	0,001*
Error (b)	120	8,81317	8,81317	0,07344		
Total	224	54,11921				

S = 0,271004 R-Sq = 83,72% R-Sq(adj) = 69,60%

Analysis of Variance for **SLA**, using Adjusted SS for Tests

Source	DF	Seq SS	Adj SS	Adj MS	F	P
Grupo	2	19235,0	30,00	196,4	97,93	0,000*
Espécie(Grupo)	12	3982,6	30,00	196,4	20,28	0,000*
Error (a)	30	5892,4	5892,4	196,4		
época	4	14062,0	14062,0	3515,5	28,32	0,000*
Grupo*época	8	2143,5	2143,5	267,9	2,16	0,048*
época*Espécie(Grupo)	48	5957,6	5957,6	124,1	1,24	0,178
Error (b)	120	12049,9	12049,9	100,4		
Total	224	126367,2				

S = 10,0208 R-Sq = 90,46% R-Sq(adj) = 82,20%

Analysis of Variance for **A_{massa}**, using Adjusted SS for Tests

Source	DF	Seq SS	Adj SS	Adj MS	F	P
Grupo	2	0,013698	30,00	0,001164	11,77	0,000*
Espécie(Grupo)	12	0,004917	30,00	0,001164	4,23	0,001*
Error (a)	30	0,034909	0,034909	0,001164		
época	4	0,186502	0,186502	0,046625	73,62	0,000*
Grupo*época	8	0,016131	0,016131	0,002016	3,18	0,006*
época*Espécie(Grupo)	48	0,030401	0,030401	0,000633	0,56	0,988
Error (b)	120	0,135912	0,135912	0,001133		
Total	224	0,490249				

S = 0,0336541 R-Sq = 72,28% R-Sq(adj) = 48,25%

Analysis of Variance for **EIUA**, using Adjusted SS for Tests

Source	DF	Seq SS	Adj SS	Adj MS	F	P
Grupo	2	2756,7	30,00	448,5	6,15	0,006*
Espécie(Grupo)	12	446,6	30,00	448,5	1,00	0,476
Error (a)	30	13456,0	13456,0	448,5		
época	4	37870,3	37870,3	9467,6	47,63	0,000*
Grupo*época	8	4983,4	4983,4	622,9	3,13	0,006*
época*Espécie(Grupo)	48	9542,0	9542,0	198,8	1,08	0,363
Error (b)	120	22108,3	22108,3	184,2		
Total	224	98832,4				

S = 13,5733 R-Sq = 77,63% R-Sq(adj) = 58,24%

Analysis of Variance for **δ¹³C**, using Adjusted SS for Tests

Source	DF	Seq SS	Adj SS	Adj MS	F	P
Grupo	2	47,7704	30,00	1,3174	36,26	0,000*
Espécie(Grupo)	12	12,5419	30,00	1,3174	9,52	0,000*
Error (a)	30	39,5224	39,5224	1,3174		
época	4	18,0096	18,0096	4,5024	16,18	0,000*
Grupo*época	8	9,2783	9,2783	1,1598	4,17	0,001*
época*Espécie(Grupo)	48	13,3549	13,3549	0,2782	1,19	0,219
Error (b)	120	27,9710	27,9710	0,2331		
Total	224	354,1797				

S = 0,482796 R-Sq = 92,10% R-Sq(adj) = 85,26%