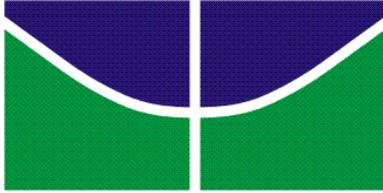


UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA
PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Grupos funcionais em plantas do cerrado *sensu stricto*: utilização de recursos hídricos, variabilidade e efeito filogenético em parâmetros estruturais e funcionais foliares

Davi Rodrigo Rossatto

Brasília, 02 de Dezembro de 2011



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

Grupos funcionais em plantas do cerrado *sensu stricto*: utilização de recursos hídricos, variabilidade e efeito filogenético em parâmetros estruturais e funcionais foliares

Tese de doutorado apresentada ao Departamento de Ecologia da Universidade de Brasília como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ecologia

Davi Rodrigo Rossatto

Orientador: Prof. Augusto César Franco, PhD.

Brasília, 02 de Dezembro de 2011

Trabalho realizado junto ao Departamento de Ecologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília com suporte financeiro do Conselho Nacional de Ciência e Tecnologia (CNPq).

Aprovado por:



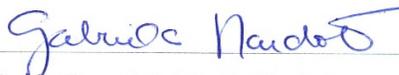
Prof. Augusto César Franco, PhD.

Orientador



Prof. Dr. José Pires Lemos Filho

Membro externo da Banca Examinadora



Profa. Dra. Gabriela B. Nardoto

Membro interno da Banca Examinadora



Prof. Dr. Eduardo Arcoverde de Mattos

Membro externo da Banca Examinadora



Prof. Dr. Raimundo P.B. Henriques

Membro interno da Banca Examinadora

Prof. Dr. John Du Vall Hay

Membro suplente da Banca Examinadora

Dedico

A todos os principais naturalistas que estudaram o cerrado: do passado e do presente. Aqui um admirador vos deixa uma pequena contribuição.

*“Beyond the horizon of the place we lived when we were young
In a world of magnets and miracles
Our thoughts strayed constantly and without boundary
The ringing of the division bell had begun
Along the Long Road and on down the Causeway
Do they still meet there by the Cut?
There was a ragged band that followed in our footsteps
Running before times took our dreams away
Leaving the myriad small creatures trying to tie us to the ground
To a life consumed by slow decay
The grass was greener
The light was brighter
When friends surrounded
The nights of wonder
Looking beyond the embers of bridges glowing behind us
To a glimpse of how green it was on the other side
Steps taken forwards but sleepwalking back again
Dragged by the force of some inner tide
At a higher altitude with flag unfurled
We reached the dizzy heights of that dreamed of world
Encumbered forever by desire and ambition
There's a hunger still unsatisfied
Our weary eyes still stray to the horizon
Though down this road we've been so many times
The grass was greener
The light was brighter
The taste was sweeter
The nights of wonder
With friends surrounded
The dawn mist glowing
The water flowing
The endless river
Forever and ever”*

High Hopes
Gilmour & Swanson

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente ao Prof. Augusto, por acreditar em mim e em minhas idéias, apostando na continuidade de uma parceria, a qual tenho certeza foi muito produtiva.

Agradeço ao CNPq pelo apoio financeiro concedido, tanto em âmbito nacional (processo 141624/2008-4), quanto internacional (processo 201565/2009-9), sem os quais 4 capítulos desta tese não seriam possíveis da maneira como estão apresentados.

Ao Prof. Leonel Sternberg, por ter me acolhido de forma esplêndida em sua casa em Coral Gables. Agradeço por todo apoio, discussões científicas, políticas, religiosas, mas principalmente pelas brincadeiras e gozações que estavam presentes diariamente no período em que realizei parte de meus estudos em Miami – USA. Também agradeço a sua esposa, Annick Sternberg, pela simpatia, amizade e carinho.

A Fernando Valladares (CCMA – CSIC) por me receber de forma muito alegre e acolhedora em seu laboratório, pelas oportunidades oferecidas a mim durante minha estadia em Madrid – Espanha, pelas idéias compartilhadas, discussões produtivas, incentivo e ao apoio nas discussões para realização dos capítulos 4, 5 e 6. Agradeço enormemente a oportunidade de poder trabalhar em seu laboratório e as oportunidades propiciadas para aprendizagem em laboratórios de seus colaboradores.

Ao Prof. Antonio Delgado por gentilmente ter me recebido em seu laboratório de Isótopos na Estação Experimental de Zaidin, em Granada – Espanha; pelo compartilhamento de idéias e opiniões a respeito da análise de dados de isótopos de água.

Ao Prof. Jordi Voltas (Universitat Lleida – Lleida - Catalunya) por me receber em seu laboratório e me propiciar a aprendizagem de uma técnica de extração de celulose para estudos de isótopo em madeira.

Ao Prof. Haridasan por novamente ter contribuído em vários aspectos dessa tese, cedendo seu laboratório para a realização das análises nutricionais, além de ter dado várias sugestões durante a formulação do projeto. Muito obrigado pela troca de idéias e pelos ensinamentos. Foi um prazer poder trabalhar ao lado de uma referência nos estudos de plantas do cerrado!

Ao Prof. José Pires Lemos Filho, que em uma conversa num restaurante em Brasília me fez pensar melhor e tomar a decisão de fazer parte de minha tese em Madrid.

Ao Prof. Eduardo Arcoverde pelas ótimas sugestões durante a defesa.

Ao Prof. Raimundo Henriques pelas sugestões e auxílio em algumas análises apresentadas nesta tese.

A minha amiga e colaboradora em estudos, Prof.^a Rosana Marta Kolb, por ter me auxiliado enormemente nos processos de obtenção dos cortes anatômicos, além de auxiliar no processo de descrição das espécies. Muito obrigado por essa ajuda e principalmente pela confiança em minhas idéias!

A minha amiga Profa. Lourdes pela amizade, apoio e pelas conversas agradáveis a respeito de política, ciência, religião, história, etc.

Ao amigo Marinho pelas conversas, brincadeiras, discussões sobre UnB, aeromodelismo, tecnologia e também por sempre me acolher bem em sua casa, com o famoso “churrasco de bode” e a pinga “só cai corno”.

A minha ilustríssima, querida amiga Marina Scalon pelas ajudas durante as aventuras no campo, além de todo o tempo “perdido” falando sobre nada, vendo vídeos do Inri Cristo ou do Tra-La-La no YOU TUBE, tomando café e falando mal dos outros!

A minha querida amiga Nádia pela companhia, conversas, almoços, cafés, encontros em restaurantes e todo o mais falando de ciência, política, universidade, cultura, viagens e uma miríade infinita de assuntos.

A minha querida amiga Érica pela companhia, conselhos, ajudas e todo o demais durante esses três anos de convivência!

A minha querida amiga Marina Neves Delgado pela ótima companhia em disciplinas, trabalhos e em momentos muito agradáveis ao longo desses 4 anos!

A minha amiga Klécia pelas conversas e devaneios intelectuais!

A Juliana Pfrimer pela companhia!

A todos os conhecidos e colegas que fiz nessas viagens ao exterior (Patrick Ellsworth, Hugo Romero-Saltos, Amartya Saha, Amy Davidson, Benjamin Jacurska, Oscar Godoy, David, Teresa Gimeno, Elena Granda, Elena Concepcion, Elena Beamonte, Sabrina Ruelles, Dona Glória Llena, Monica, Mara, Pillar, Raquel, Jesús e Anita) por compartilharem um pouco de sua cultura e suas visões de mundo. Nazdravie!!!

A todos os colegas de turma do doutorado, especialmente a José Sidney e Regina pela companhia nas disciplinas e conversas.

Aos amigos das turmas mais velhas do doutorado, Thamiel, Fabrício e Fred Taka (o doutor), pela amizade.

Ao pessoal do FUTECO (Jonas, Henrique, Fábio, Neander, Wesley, Rapahel Igor e outros) pelas ótimas horas de diversão compartilhadas em 2009.

As minhas amigas Giselle e Zan, que mesmo distantes sempre estiveram presentes.

Por último, não menos importante, a toda minha família por todo apoio para a minha formação! Muito obrigado!

Sumário

Resumo	x
Abstract	xi
Lista de Tabelasxii
Lista de Figuras	xiii
Introdução geral	17
Capítulo 1: “A profundidade do lençol freático ao longo de um gradiente de relevo restringe a captação de água e afeta a estrutura da vegetação lenhosa”	29
Capítulo 2: “A utilização de recursos hídricos em formas de crescimento co-existindo em um cerrado <i>sensu stricto</i> ”	47
Capítulo 3: “Anatomia ecológica foliar de diferentes formas de crescimento em um cerrado <i>sensu stricto</i> ”	65
Capítulo 4: “Formas de crescimento de um cerrado <i>sensu stricto</i> : trocas gasosas e teor nutricional foliar”	88
Capítulo 5: “A variação e a integração fenotípica das características funcionais foliares em plantas do cerrado”	105
Capítulo 6: “O efeito da filogenia em parâmetros funcionais foliares de espécies co-ocorrentes de um cerrado <i>sensu stricto</i> ”	120
Considerações finais	136
Anexo	137

Resumo

Este estudo teve por objetivo comparar os padrões de utilização dos recursos hídricos do solo, características estruturais, fisiológicas e nutricionais foliares de um conjunto representativo de espécies do cerrado *sensu stricto* pertencentes a diferentes famílias botânicas que foram agrupadas em grupos funcionais, de acordo com a forma de crescimento, aqui definidas como árvores, arbustos, subarbustos, ervas, gramíneas e palmeiras. O efeito filogenético nos atributos foliares selecionados também foi verificado. Além disso, foi verificado se fatores abióticos e bióticos afetam a estrutura da vegetação lenhosa ao longo de um gradiente topográfico. Os resultados demonstram uma grande diferença entre as formas de crescimento em termos de suas estratégias funcionais, incluindo diferenças nos padrões de captação de água, nas características estruturais e no balanço de carbono e nutricional de suas folhas. Árvores captam água das regiões mais profundas do solo, ervas das regiões intermediárias e gramíneas das regiões mais superficiais do solo. A profundidade do lençol freático afetou drasticamente os padrões de captação de água do solo em espécies lenhosas, afetando também a estrutura da vegetação. As gramíneas apresentaram folhas com altas taxas de fotossíntese, porém com baixa concentração nutricional. As formas mais lenhosas (árvores e arbustos) apresentaram folhas com características escleromórficas, com baixas concentrações foliares de nutrientes, apresentando taxas fotossintéticas intermediárias, enquanto as formas mais herbáceas (subarbustos e ervas) apresentaram folhas com caracteres mesomórficos, maior concentração foliar de nutrientes e baixos valores de fotossíntese. As palmeiras se diferenciaram por sua estrutura foliar escleromórfica, apresentando baixas concentrações de cálcio, magnésio e altas concentrações de potássio. Diferenças foram encontradas não somente nos valores dos parâmetros foliares estudados, como também no grau de variabilidade das características foliares e no grau de integração entre estas características. As características fisiológicas mais variáveis foram menos correlacionadas com as demais, independente da forma de crescimento. Considerando-se o conjunto das espécies foi possível demonstrar que as variáveis fisiológicas não foram influenciadas pelo grau de parentesco entre as espécies, no entanto características nutricionais são fortemente influenciadas pela filogenia. Os resultados demonstraram claras diferenças nos atributos foliares entre as formas de crescimento, mostrando uma equivalência nos atributos foliares entre espécies com mesma forma de crescimento.

Abstract

In this study it was compared the patterns of water use, structural and physiological leaf traits and leaf nutrients of a representative set of species of the cerrado *sensu stricto* belonging to different botanical families that were grouped into functional groups according to their growth form, here defined as trees, shrubs, subshrubs, herbs, grasses and palms. The phylogenetic effect on the selected leaf traits was also assessed. The effect of groundwater on vegetation structure and woody species water uptake was also verified. The results suggests that groundwater affect patterns of water uptake of wood vegetation and than are related with the vegetation structure. The growth forms differed substantially in patterns of water uptake, leaf structural characteristics, leaf carbon balance and nutritional status and also in phylogenetic and trait variation characteristics. Trees extracted water predominantly from the deeper regions of the soil profile, while herbs extracted water from intermediate soil layers, and grasses from the most superficial soil layers. In terms of physiological leaf characteristics, grasses possessed higher values of photosynthesis and low nutrient concentration in their leaves. Woody species (trees and shrubs) possessed sclerophyllous leaves with low nutrient concentrations, but maintaing intermediate photosynthetic rates. In contrast, herbs and sub-shrubs possessed mesomorphic leaves with high concentration of nutrients and low values of photosynthesis. Palms showed sclerophyll leaves with low calcium and magnesium concentrations, showing higher values of potassium concentration. Differences were found not only in the values of the studied traits, but also in the degree of variability and the degree of integration among leaf traits. Physiological traits that were more variable were less correlated with other traits for all of the studied growth forms. Considering all the species studied here, physiological traits were not affected by phylogeny, while leaf nutritional characteristics were strongly influenced by phylogeny. In conclusion, the different growth forms were clearly segregated in terms of leaf characteristics, suggesting functional equivalence among species that shared a similar growth form.

Lista de Tabelas

Introdução Geral

Tabela 1. Formas de crescimento e respectivas espécies utilizadas neste estudo.....	25
--	----

Capítulo 1

Tabela 1. Espécies e sua ocorrência ao longo dos segmentos de vegetação no gradiente topográfico estudado. A e B – cerrado <i>sensu stricto</i> , C e D – campo cerrado e E – campo sujo.....	33
--	----

Capítulo 2

Tabela 1. Espécies amostradas nas diferentes formas de crescimento. * Espécies amostradas apenas na estação chuvosa. Fenologia de árvores baseada em Franco et al. (2005) e Rossatto et al. (2009); para ervas e gramíneas baseada em observações em campo.....	51
--	----

Capítulo 3

Tabela 1 – Formas de crescimento e respectivas espécies utilizadas para o estudo anatômico.....	69
--	----

Tabela 2. Descrição dos caracteres anatômicos nos cortes transversais de folhas de diferentes formas de crescimento co-existindo em uma área de cerrado <i>sensu stricto</i> . Legenda: AD- Superfície da face Adaxial; AB – Superfície da face Abaxial; Fen. – Fenóis; Muc. – Mucilagem; Cris. – Cristais de cálcio; Escl. – Esclerênquima, Mes – Mesofilo, Hi- Hipoderme, Fv- Feixe vascular, EFV – Extensão da bainha do feixe vascular, - ausência de característica. Em EFV, Pare. = célula parenquimática, Esc. = célula esclerificada.....	75
--	----

Capítulo 4

Tabela 1. Teste para heterogeneidade de inclinações entre parâmetros funcionais foliares estudados para as diferentes formas de crescimento. As elevações são mostradas para cada forma de crescimento dado uma relação X vs. Y realizada no software SMATR. <i>P</i> representa significância das diferenças na inclinação. Letras semelhantes em uma mesma linha indicam semelhança na elevação.	91
--	----

Capítulo 6

Tabela 1 – Sinal filogenético nas características funcionais estudadas para espécies de uma comunidade de cerrado calculadas utilizando o módulo AOT no software Phylocom. Dados significantes são mostrados em negrito. Os resultados foram obtidos através de uma permutação de 20.000 vezes.....	127
--	-----

Tabela 2 – Fração da variância interespecífica total (r^2) que é explicada pela filogenia ou pelo grupo funcional. Os valores de r^2 foram calculados através dos dados das somas dos quadrados das ANOVA's realizadas, como explicitado nos métodos. Todos os valores das características foram transformados antes das análises (\log_{10}). Significância: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 129

Lista de Figuras

Introdução Geral

Figura 1 - Reserva Ecológica do IBGE em Brasília-DF (delimitada em vermelho). O "X" indica a área de cerrado *sensu stricto* onde a maior parte dos estudos foi realizada. (A reta negra indica o gradiente topográfico onde foram realizados os estudos de uso de água e balanço hídrico). Fonte: www.recor.org.br 22

Figura 2 - Exemplos dos hábitos (formas de crescimento) utilizados neste estudo. A – Árvore (*Styrax ferrugineus* Ness & Mart.); B – Arbusto (*Esenbeckia pulmila* Pohl.); C – Subarbusto (*Smilax campestris* Griseb.); D – Erva (*Cissampelos ovalifolia* DC.); E – Gramínea (*Aristida gibbosa* (Nees.) Kunth); F – Palmeira (*Butia leiospatha* (Mart.) Becc.) e G – Trepadeira (*Serjania lethalis* A.St.-Hil.)..... 24

Capítulo 1

Figura 1 - Assinaturas isotópicas de $\delta^2\text{H}$ e $\delta^{18}\text{O}$ da chuva, solos e água freática (A) e assinaturas de $\delta^2\text{H}$ e $\delta^{18}\text{O}$ para as amostras de plantas coletadas em diferentes posições do gradiente de relevo estudado (B). Regressão para a linha de água da chuva: $\delta^2\text{H} = 8.3\delta^{18}\text{O} + 6.33$, $r^2 = 0.993$ $P < 0.01$ 35

Figura 2 - Perfil das assinaturas de $\delta^2\text{H}$ e $\delta^{18}\text{O}$ para a água no solo (linhas), água freática (quadrado inferior) e valores médios para as assinaturas nos ramos (círculo superior) das comunidades lenhosas estudadas no gradiente topográfico estudado. A e B – Cerrado *sensu stricto*; C e D – Campo Cerrado e E – Campo Sujo. Profundidade máxima (durante a estação seca – linha tracejada) e mínima (durante a estação chuvosa – linha contínua) da água freática também é demonstrada. SE indica erro padrão das médias para as assinaturas isotópicas em cada segmento do gradiente ($n = 11-14$ espécies)..... 36

Figura 3 - Fração cumulativa de tomada de água nos diferentes pontos estudados (A-E) ao longo do gradiente de relevo. A e B – Cerrado *sensu stricto*; C e D – Campo cerrado e E – Campo Sujo. 38

Figura 4 - Relação entre profundidade da água freática e a fração de água superficial tomada por cada comunidade lenhosa estudada ao longo do gradiente topográfico. Letras indicam tipo de vegetação estudado: A e B – Cerrado *sensu stricto*; C e D – Campo Cerrado e E – Campo Sujo..... 38

Figura 5 - Parâmetros estruturais da vegetação lenhosa ao longo dos 5 pontos amostrados em um gradiente topográfico. A – Área basal; B – Densidade lenhosa; C – Altura media das Plantas; D – Diâmetro médio a 30 cm do solo; E – Riqueza de espécies e F – Diversidade

(índice de Shannon-Weiner). Letras diferentes indicam diferenças estatísticas de acordo com o teste de Tukey ($P < 0.05$). Barras verticais indicam o erro padrão da média ($n = 4$)..... 39

Figura 6 - Relações entre fração de tomada de água em solo profundo e os parâmetros estruturais da vegetação: A – Diâmetro das plantas; B – Altura média das plantas; C – Área basal e D – Densidade. Regressões lineares foram aplicadas aos dados, os valores de r^2 e P são apresentados. Barras horizontais indicam erro padrão das médias. 40

Capítulo 2

Figura 1 - Mudanças sazonais na pluviosidade (A) e na profundidade do lençol freático na área de estudo para o ano de 2009..... 50

Figura 2 - Potencial hídrico foliar ao (A) amanhecer (Ψ_{am}) e ao (B) meio dia (Ψ_{md}) para as diferentes formas de crescimento. Barras indicam erro padrão da média ($n=5-7$ para gramíneas e $n = 8$ para árvores e ervas). Letras diferentes indicam diferença estatística de acordo com o teste de Tukey ($P < 0.05$)..... 54

Figura 3 - Relações entre δ^2H e $\delta^{18}O$ para a água da chuva, do solo e plantas na estação seca (A) e chuvosa (B). (C) e (D) demonstram as mudanças nas assinaturas de $\delta^{18}O$ ao longo de um perfil de solo na estação seca e chuvosa, respectivamente. Também são apresentadas as assinaturas de $\delta^{18}O$ para a água freática e a média da assinatura de $\delta^{18}O$ para as chuvas ocorrentes na estação seca e estação chuvosa. Barras verticais e horizontais representam o erro padrão das médias (A e B, $n = 1-3$ indivíduos). Barras horizontais (C e D) indicam erro padrão da média para as três formas de crescimento, para assinatura da chuva e para cada profundidade de solo ($n = 15-18$ para chuva e $n = 3$ para formas de crescimento e profundidade de solo)..... 55

Figura 4 - Profundidade média de tomada de água para as formas de crescimento na estação seca (A) e estação chuvosa (B). Barras horizontais indicam desvio padrão da média. Desvio padrão da média indica intervalos que representam 47,45% de captação de água para cada forma de crescimento..... 57

Figura 5 - Relação entre a profundidade média de tomada de água e o potencial hídrico ao amanhecer na estação seca (A) e na estação chuvosa (B). Barras verticais e horizontais indicam erro padrão da média ($n = 1-3$ indivíduos)..... 57

Capítulo 3

Figura 1 – Diversidade estrutural das lâminas foliares das diferentes espécies estudadas em um cerrado *sensu stricto*. A – *Schefflera macrocarpa*; B – *Syagrus flexuosa*; C – *Duguetia furfuracea*; D – *Sinningia allagophylla*; E – *Aristolochia galeata*; F – *Sclerolobium paniculatum*; G – *Cyrtopodium eugenii*; H – *Tocoyena formosa* e I – *Bauhinia pulchella*. Legenda: Cu – cutícula; Epi – Epiderme; Hi – Hipoderme; PP – Parênquima paliçádico; Pl – Parênquima lacunoso; Tt- tricoma tector; Ebv – Extensão da bainha do feixe vascular; H – mesofilo homogêneo; ES – estômato. Setas indicam presença de compostos fenólicos em B; canais secretores em E; células do esclerênquima na extensão da bainha em F e cristais de cálcio em H.71

Figura 2 – Detalhe das epidermes da face adaxial das espécies estudadas. A – *Schefflera macrocarpa*; B – *Vochysia thyrsoidea*; C – *Baccharis salzmanii*; D – *Duguetia furfuracea*; E – *Bauhinia pulchella*; F – *Tocoyena formosa*; G – *Chresta sparocephala*; H – *Cyrtopodium eugenii*; I – *Aristolochia galeata*; J – *Passiflora clathrata*; K – *Allagoptera campestris*; L – *Syagrus flexuosa*. Barras representam 50 μm . Cu = cutícula, Ep = Epiderme, Hi = Hipoderme, Epm = epiderme múltipla. Seta indica presença de compostos fenólicos nas células da epiderme..... 72

Figura 3 – Detalhe das células do parênquima paliçádico de algumas das espécies estudadas. A – *Schefflera macrocarpa*; B – *Vochysia thyrsoidea*; C – *Baccharis salzmanii*; D – *Duguetia furfuracea*; E – *Aristolochia galeata*; F – *Passiflora clathrata*; G – *Bauhinia pulchella*; H – *Cyrtopodium eugenii*; I – *Tocoyena formosa*; J – *Syagrus flexuosa*..... 73

Figura 4 – Detalhe das epidermes da face abaxial mostrando os estômatos no mesmo nível das células da epiderme. A – *Syagrus flexuosa*; B – *Chresta sparocephala*; C – *Leandra erostrata*; D – *Guapira noxia*; E – *Solanum lycocarpum*; F – *Aristolochia galeata*..... 73

Figura 5 – Investimento em tecidos foliares das diferentes formas de crescimento estudadas. Letras indicam diferenças estatísticas de acordo com o teste de Fisher LSD ($\alpha = 0.05$). Linha horizontal indica grupos homogêneos de acordo com o teste de Fisher LSD ($\alpha = 0.05$). Regressão indica aumento no investimento da estrutura de acordo com maior lignificação externa da forma de crescimento..... 78

Figura 6 – Relação linear entre área foliar específica (AFE) das formas de crescimento e sua espessura foliar. Barras verticais e horizontais indicam o erro padrão (n = 11 para ervas e subarbustos; n = 10 para árvores e arbustos; n = 5 para palmeiras)..... 79

Figura 7 - Ordenação para as espécies de diferentes formas de crescimento utilizando os parâmetros anatômicos qualitativos e quantitativos analisados..... 80

Figura 8 – Comparação da anatomia foliar entre algumas espécies lenhosas (à esquerda) e herbáceas (à direita) de uma mesma família. Nota-se o alto investimento de cutícula (Cu), quantidade de fibras (Fi), mesofilo mais compacto, presença de compostos fenólicos (setas) e tricomas (T) nas espécies mais lenhosas. Bignoniaceae: *Zeyheria montana* (arbusto) VS *Jacaranda ulei* (Erva); Melastomataceae: *Miconia fallax* (arbusto) VS *Leandra erostrata* (erva); Malvaceae: *Eriotheca pubescens* (árvore) VS *Pelteia polymorpha* (erva)..... 84

Capítulo 4

Figura 1 - O efeito dos grupos funcionais de forma de crescimento nas características foliares de trocas gasosas. Barras verticais indicam erro padrão (n = 5 para palmeiras, n = 11 para ervas e sub-arbustos e n = 10 para as demais formas de crescimento). Letras diferentes demonstram diferenças de acordo com o teste de Tukey HSD ($P < 0.05$). A_{area} : assimilação máxima em base de área; gs: condutância estomática; Resp: respiração foliar; AFE: área foliar específica; A_{massa} : assimilação máxima em base de massa seca foliar; EIUA: eficiência do uso de água..... 94

Figura 2 - O efeito dos grupos funcionais de forma de crescimento nos nutrientes foliares. Barras verticais indicam erro padrão (n = 5 para palmeiras, n = 11 para ervas e sub-arbustos

e $n = 10$ para as demais formas de crescimento). Letras diferentes demonstram diferenças de acordo com o teste de Tukey HSD ($P < 0.05$)..... 95

Figura 3 - Relações bivariadas lineares para as principais características funcionais foliares estudadas nas diferentes formas de crescimento. Pontos foram omitidos para melhor visualização das relações e das diferenças para as relações entre as formas de crescimento..... 96

Figura 4. Distribuição de espécies das diferentes formas de crescimento para a primeira e segunda coordenadas..... 98

Capítulo 5

Figura 1 - (A) A variação nos atributos funcionais foliares (VAF) e (B) o número médio de correlações significativas encontrado para cada atributo, considerando o conjunto de 57 espécies. Barras horizontais indicam grupos homogêneos de acordo com o teste de Tukey ($P < 0,05$). Barras verticais demonstram erro padrão ($n = 57$)..... 111

Figura 2 - A variação no conjunto de atributos foliares das formas de crescimento (A) e o número médio de correlações significativas entre atributos para cada forma de crescimento estudada (B). Barras horizontais indicam grupos homogêneos de acordo com o teste de Tukey ($P < 0,05$). Barras verticais indicam o erro padrão ($n = 5$ para palmeira, $n = 11$ para ervas e subarbustos, $n = 10$ para demais formas de crescimento)..... 112

Figura 3 - Relação entre a variação do atributo funcional (VAF) e o número de correlações significativas entre os atributos. Cada ponto representa um atributo funcional..... 113

Figura 4. Relações entre a variação de atributo funcional (VAF) e o número de correlações significativas entre atributos. Cada ponto representa um atributo funcional..... 114

Capítulo 6

Figura 1. Composição filogenética da área de cerrado *sensu stricto* amostrada. A árvore filogenética foi obtida utilizando o software Phylomatic 2.0, considerando-se a filogenia das angiospermas proposta por APG III (2009). A barra na parte de baixo representa o tamanho dos ramos (em milhões de anos)..... 123

Figura 2 – Relações entre os contrastes filogenéticos independente (PIC) para as características funcionais estudadas; A_{max} = fotossíntese máxima em base de área ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); g_s = condutância estomática ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); D_{resp} = respiração foliar ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); A_{massa} = fotossíntese em base de massa ($\mu\text{mol Kg}^{-1} \text{s}^{-1}$); AFE area foliar específica ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$); N = concentração de nitrogênio (mg.kg^{-1}); P = concentração de fósforo (mg.kg^{-1}); Ca = concentração de cálcio (mg.kg^{-1}); Mg = concentração de magnésio (mg.kg^{-1})..... 128

INTRODUÇÃO GERAL

A grande abrangência regional do bioma Cerrado permite com que este esteja submetido a diferenças de clima, relevo e solos, apresentando assim uma ampla gama de formações vegetacionais (Oliveira-Filho & Ratter 2002). Segundo o modelo de fisionomias proposto por Coutinho (1978), modificado por Ribeiro & Walter (2008), em muitos locais do bioma Cerrado é possível encontrar formações campestres, caracterizadas principalmente pela dominância de gramíneas e por espécies herbáceas (Filgueiras 2002); formações savânicas constituídas por um estrato herbáceo bem desenvolvido e um estrato lenhoso esparso e as formações florestais, onde o componente arbóreo é bem desenvolvido, apresentando grande diversidade de espécies (Oliveira-Filho & Ratter 2002).

Dentre as formações savânicas encontradas no bioma destaca-se o cerrado *sensu stricto*, composto por um estrato herbáceo dominante e um estrato lenhoso esparsamente distribuído (Ribeiro & Walter 2008). O cerrado *sensu stricto* é a fisionomia mais amplamente distribuída pelo domínio do Cerrado (Ratter et al. 2003), sendo caracterizada pela abundância de espécies arbóreas, com diferentes graus de decíduidade da copa, e por um estrato herbáceo rico em diferentes formas de crescimento, as quais normalmente são compostas por espécies de ervas, palmeiras, subarbustos e gramíneas (Eiten 1972).

A flora do cerrado *sensu stricto* é extremamente diversa; estimativas recentes sugerem uma riqueza total de aproximadamente 1855 espécies para essa formação, das quais 1632 espécies, ou 85% do total, compreenderiam espécies de porte herbáceo (Walter 2006). Muitos estudos têm indicado a grande proporção de espécies herbáceas em relação a espécies de porte lenhoso nas formações savânicas do Cerrado: Felfili et al. (1994) estimaram uma proporção de 3:1; compilações recentes têm mostrado um valor ainda maior, de 7 espécies herbáceas para cada espécie arbórea (Walter 2006). Esse valor é o mesmo encontrado quando se considera o cerrado *sensu lato* (incluindo todas as fisionomias) (Walter 2006).

Apesar de o componente herbáceo ser dominante, tanto floristicamente como estruturalmente, principalmente em formações campestres e savânicas (Felfili et al. 1994, Mendonça et al. 2008, Walter 2006), sua flora tem sido pouco estudada nos aspectos da composição florística (Araújo et al. 2002, Munhoz & Felfili 2006a, Rossatto et al. 2008), nos aspectos fitossociológicos (Munhoz & Felfili 2006b) e com respeito às propriedades funcionais. Estudos mais aprofundados sobre características ecofisiológicas são escassos para este componente do cerrado *sensu stricto*, porém encontrados para espécies deste porte em algumas savanas de outras partes do mundo, onde são realizados estudos principalmente

abordando o componente graminoso (Sarmiento 1984, Reich et al. 2003, Simioni et al. 2004).

A distribuição do cerrado *sensu stricto* é dependente de fatores como a frequência do fogo, a disponibilidade de nutrientes e das propriedades físicas do solo, incluindo a topografia, além da demanda evaporativa e da precipitação sazonal (Eiten 1972). O cerrado *sensu stricto* é uma fisionomia normalmente encontrada nos platôs, tendo muitas vezes o gradiente topográfico uma grande influência na composição florística e estruturação das fisionomias (Eiten 1972, Silberbauer-Gottsberger & Eiten 1987). A variação destas fisionomias devido à variação no relevo está relacionada principalmente com propriedades físicas do mesmo, como a presença de concreções e principalmente com o regime hídrico de drenagem (Eiten 1972, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006).

As formações vegetacionais do bioma Cerrado estão sujeitas a uma sazonalidade pluviométrica; sendo o verão (outubro a abril) quente e chuvoso e o inverno (maio-setembro) frio e seco. Além desta sazonalidade, o Cerrado é caracterizado pela baixa disponibilidade nutricional no solo (Goodland & Pollard 1973) e pela presença freqüente de fogo (Coutinho 1978); sendo estes estresses marcantes na determinação das fisionomias e da composição florística. Segundo Franco (2002), o sucesso de uma espécie vegetal encontrada num ambiente altamente sazonal depende, principalmente, da capacidade desta em manter um balanço hídrico adequado durante o período da seca, minimizando assim os efeitos que os déficits hídricos possam causar no balanço de carbono.

Na literatura encontram-se estudos relacionados às adaptações das espécies vegetais aos fatores determinantes do Cerrado, como os de padrões funcionais foliares, relacionados às trocas gasosas (Prado & Moraes 1997; Franco 1998, Prado et al. 2004; Franco et al. 2005), aos padrões de fenologia, incluindo duração de vida foliar (Damascos et al. 2005; Lenza & Klink 2006), aos aspectos nutricionais foliares (Haridasan 2000, Bustamante et al. 2004; Araújo & Haridasan 2007; Carvalho et al. 2007), das relações hídricas (Meizner et al. 1999; Scholz et al. 2002; Bucci et al. 2004; Bucci et al. 2005, Goldstein et al., 2008) e a respeito da anatomia foliar (Bieras & Sajo 2009).

Diferentemente do estrato lenhoso, constituído por árvores e alguns arbustos, onde se é conhecido que as formas de crescimento apresentam uma duração perene e três grupos fenológicos característicos (decíduas, brevi-decíduas e sempre verdes), que apresentam certo grau de diferenciação quanto a uso de recursos (Franco et al. 2005), o estrato herbáceo é caracterizado por uma variedade de formas de crescimento (hábitos que as plantas adotam durante o seu crescimento (Rowe & Speck 2005)), em que se destacam ervas, subarbustos,

gramíneas, palmeiras e trepadeiras; com uma variedade de estratégias fenológicas (Sarmiento 1984), que podem estar ligadas a diferentes estratégias adaptativas no uso de recursos (Reich et al. 2003).

Na maior parte das savanas neotropicais o estrato herbáceo é bem desenvolvido, tendo grande importância devido ao seu papel na regulação de processos fundamentais para este ecossistema, como a rebrota após a passagem de fogo, o balanço de água, a produtividade e a ciclagem de nutrientes (Sarmiento 1984). A presença de um estrato herbáceo bem desenvolvido, em conjunto com um estrato arbóreo também desenvolvido sugere que estes poderiam competir pelos recursos bióticos e abióticos para investimento em suas estruturas vegetativas e reprodutivas, influenciando assim a comunidade vegetal (Sarmiento & Monasterio 1983).

Evidências indicam que certas espécies de ambientes savânicos apresentam raízes em regiões profundas do solo, sendo de fato a sobrevivência de algumas espécies em ambientes sazonais completamente dependentes da habilidade das plantas em retirar água das regiões mais profundas do solo (Canadell et al. 1996). No Cerrado e em outras savanas do mundo (Dodd et al. 1998) é proposto que os componentes herbáceo e arbóreo competem por recursos hídricos das camadas mais superficiais do solo, enquanto as plantas arbóreas têm uma grande proporção de raízes nas camadas mais profundas, retirando significativamente mais água nestas camadas (Jackson et al. 2000). As espécies arbóreas do cerrado *sensu stricto* tendem a apresentar uma grande variação de tipos de sistemas radiculares, incluindo sistemas dimórficos (raiz pivotante central profunda e raízes laterais superficiais), raízes profundas e até mesmo plantas com sistemas mais superficiais (Scholz et al. 2008). Essa variação nas características radiculares demonstra que as espécies lenhosas do cerrado são capazes de captar água não só das regiões mais profundas, mas também das regiões superficiais (Rawitscher 1948, Jackson et al. 1999, Goldstein et al. 2008). As espécies herbáceas e algumas arbustivas tendem a apresentar sistemas radiculares superficiais, o que causa a morte da parte aérea destas formas de crescimento durante o período da seca (Sarmiento & Monasterio 1983). Assim o modelo de competição superficial parece ocorrer no cerrado, entretanto mais estudos são necessários para a correta compreensão e entendimento deste modelo, já que os dados obtidos até o presente momento indicam que as relações na utilização dos recursos hídricos no cerrado são mais complexas do que se previa (Goldstein et al. 2008).

Tem havido grande interesse em análises nas variações funcionais foliares, sejam estruturais ou funcionais, onde estudos têm focado suas análises em diversos níveis de

escala, estudando desde espécies individuais, até comunidades de plantas e padrões globais entre os diferentes tipos de vegetação (Wright et al. 2004). Esses estudos normalmente têm utilizado diversas perspectivas, entretanto dando ênfase na diversidade funcional dos sistemas (Reich et al. 2003). Há uma tendência natural de se classificar diferentes formas de crescimento em grupos funcionais *a priori*, onde esses grupos são classificados e definidos por características biológicas discretas e mensuráveis (Reich et al. 2003, Santiago & Wright 2007). Diferentes formas de crescimento podem apresentar diferenças em seus padrões de assimilação de carbono, suas concentrações de nutrientes e de processos de tomada de água, os quais são importantes para a adaptação do organismo vegetal (Santiago & Wright 2007, Niklas et al. 2007). As folhas são os principais órgãos influenciadores de diversos processos como crescimento e reprodução, atuando até mesmo nos processos de estruturação e dinâmica dos ecossistemas (Niklas et al. 2007), assim o estudo dos valores das características funcionais de suas folhas e das relações entre estas variáveis têm-se mostrado de grande importância para o entendimento dos processos de adaptação das espécies e grupos funcionais em seus ambientes naturais (Niklas et al. 2007).

O interesse sobre parâmetros funcionais em comunidades ou espécies vegetais tem levantado uma série de questões relacionadas não só a descrição destes parâmetros, mas também sobre a o efeito que a filogenia exerce sobre estes (Garland Jr et al. 1991, Freckleton 2000). Comunidades muito diversas podem ter relações similares ou por convergência adaptativa aos ambientes em que residem ou por que seus ancestrais mais recentes já apresentavam essa característica (Webb 2000). O efeito filogenético nas características ecológicas tem sido discutido desde a década de 80 e tem sido uma ferramenta importante para a compreensão se as características estruturais e funcionais das plantas são determinadas por convergência adaptativa ou são afetadas majoritariamente pela história filogenética dos taxa em estudo (Freckleton et al. 2002 ; Kraft et al. 2007; O'Connor et al. 2007).

Objetivo Geral

Este estudo tem por objetivo testar se características estruturais e funcionais foliares, no que diz respeito ao balanço hídrico, fluxo de carbono e nutrição foliar, divergem entre diferentes formas de crescimento (hábitos), que são encontradas co-ocorrendo em um cerrado *sensu stricto*. Também foi testado se as características funcionais selecionadas apresentavam diferentes graus de variabilidade e se são influenciadas por um efeito filogenético. Para este fim utilizou-se uma série de abordagens da ecologia funcional,

ecologia filogenética e ecologia evolutiva. Além disto, foi examinado se processos abióticos e bióticos afetam a estrutura da vegetação lenhosa ao longo de um gradiente topográfico em áreas de Cerrado, que reflete um gradiente de profundidade do lençol freático.

Hipótese geral

Espera-se que plantas com mesma morfologia externa (hábito) apresentem características funcionais similares independente da história filogenética das espécies. Entretanto estes padrões irão divergir entre as diferentes formas de crescimento estudadas. Essas diferenças seriam encontradas não só para características ligadas aos processos de manutenção do balanço hídrico, nutricional e de carbono, mas também para parâmetros relacionados a estratégias estruturais foliares.

Metodologia Geral

Área de estudo: A Reserva Ecológica do IBGE (Recor), distante cerca de 35 km do centro de Brasília-DF (Figura 1), localizada na intersecção das coordenadas geográficas 15°56'S e 47°52'W, abrange cerca de 1.300 hectares de cerrado *sensu lato*. Apresenta um clima sazonal com uma estação seca compreendida entre os meses de maio e setembro e uma estação chuvosa, entre outubro e abril. A média anual de precipitação é de 1.463mm. As médias de temperaturas máximas oscilam em torno de 27°C, enquanto as mínimas oscilam entre 15,4°C. O relevo da reserva é plano e ondulado, sendo os solos bem profundos, drenados, latossolos distróficos fortemente ácidos, com alto conteúdo de alumínio. A umidade relativa do ar está em torno de 80% durante a estação chuvosa e cai para 55% durante a estação seca, quando a umidade relativa mínima diária atinge valores tão baixos como 15%. A cobertura vegetal da Reserva apresenta as diversas fisionomias encontradas tipicamente no bioma cerrado: campo limpo, campo sujo, cerrado *sensu stricto*, cerradão e mata de galeria (Oliveira & Ratter 2002). A reserva é uma das poucas unidades de conservação de cerrado em que se conhece a história do fogo ao longo de mais de 30 anos.

A área de estudo principal (Figura 1) compreende uma área conservada de cerrado *sensu stricto*. Nesta área foram realizados os estudos descritos nos capítulos 3,4,5 e 6. Os estudos de relações hídricas, que fazem parte dos capítulos 1 e 2 foram realizados numa área de gradiente de relevo, onde se encontra uma variação de fisionomias de cerrado mais denso para cerrado mais ralo conforme se avança gradiente abaixo (maiores detalhes no capítulo 1).

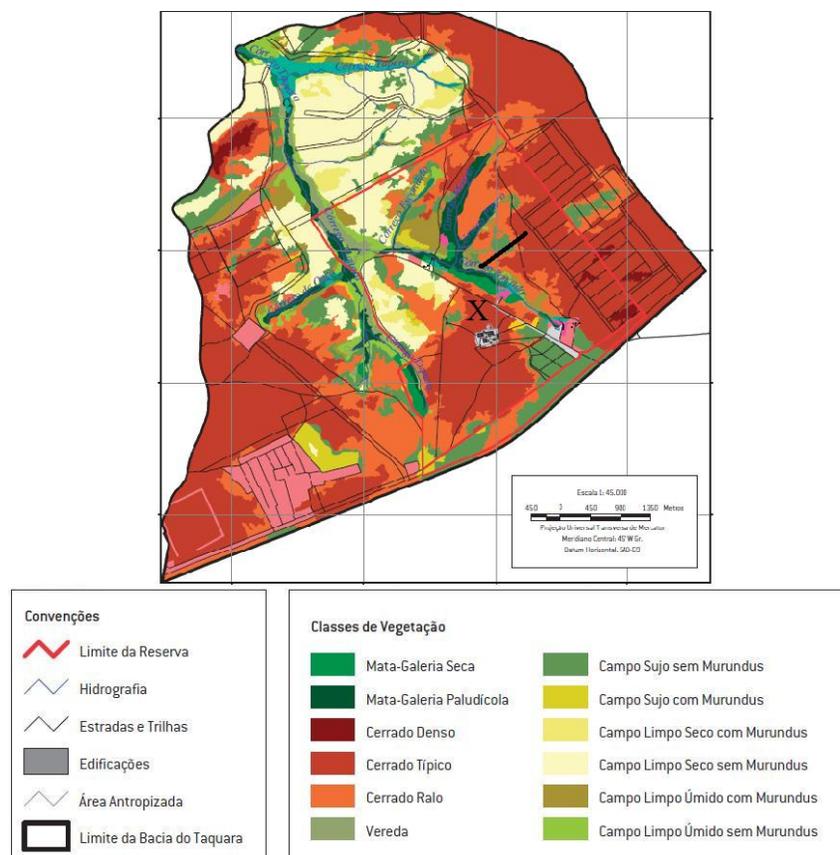


Figura 1. Reserva Ecológica do IBGE em Brasília-DF (delimitada em vermelho). O “X” indica a área de cerrado *sensu stricto* onde a maior parte dos estudos foi realizada. (A reta negra indica o gradiente topográfico onde foram realizados os estudos de uso de água e balanço hídrico). Fonte: www.recor.org.br

Seleção das espécies de acordo com a forma de crescimento: Segundo Eiten (1972) há no cerrado uma intergradação entre árvores e arbustos, entre arbustos e subarbustos e entre arbustos e ervas, de forma que a definição das formas de crescimento é um tanto quanto confusa e subjetiva, podendo grande parte dos indivíduos ser classificado em mais de três categorias ao mesmo tempo. Warming (1908) já atentara para esse problema, discutindo o fato de que essa era uma questão subjetiva. Desta maneira, para minimizar este problema este trabalho adota o hábito das plantas, denominado também de formas de crescimento (ver (Rowe & Speck (2005))). A definição das formas de crescimento adotada neste trabalho seguiu definições publicadas por Clements (1920), modificada posteriormente por Dansereau (1951), utilizando algumas caracterizações próprias utilizados para as plantas do Cerrado (Eiten 1972, 1991), sempre baseadas nos órgãos aéreos, pois se os órgãos

subterrâneos forem levados em questão praticamente todas as formas de crescimento do cerrado são lenhosas (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006).

Para se chegar a este conjunto de formas de crescimento, foram feitas extensas observações na área de estudo, onde foi verificado se indivíduos de uma mesma espécie, na área de estudo escolhida, apresentavam formas de crescimento muito diferentes entre si. As gramíneas e palmeiras, apesar de serem caracterizados muitas vezes como ervas e arbustos (Eiten 1972; Batalha & Martins 2004), respectivamente, foram consideradas como grupos distintos devido as suas características estruturais e fisiológicas próprias, advindas principalmente do fato de pertencerem a um grupo filogeneticamente distinto, as Monocotiledôneas (Judd et al. 2009). Desta forma este trabalho adota as seguintes definições:

Árvore: Vegetal lenhoso com altura acima de 2 metros possuindo um tronco geralmente definido. Apresenta ramos com crescimento secundário.

Arbusto: Vegetal variando entre 1 a 3 metros de altura, resistente e lenhoso no caule, possui geralmente mais de um caule sem tronco predominante, ramificando-se próximo ou desde a base. Apresenta também crescimento secundário em seus ramos.

Subarbusto: Vegetal com altura geralmente inferior a 1 m, apresentando caule fracamente lenhoso na base, muitas vezes apresentando mais de um caule aéreo, porém apresentando ramos herbáceos.

Erva: Vegetal que possui um pequeno porte (até 40 cm), com um pequeno ramo aéreo pouco ou não suberizado, raramente apresentando mais de um ramo aéreo.

Gramínea: Vegetal que se apresenta com hábito totalmente herbáceo, caules com nós marcados de secção transversal circular a elíptica, sendo sólidos ou ocos. Apresenta folhas com bainha, lígula e lâmina com nervação paralela.

Palmeira: Vegetal com um ou mais caules cilíndricos não ramificados na forma de estipe, portando folhas pinadas, apresentando porte e altura variáveis.

Trepadeira: planta herbácea ou lenhosa, com ramos longos, delgados e flexíveis ou com gavinhas, que cresce geralmente apoiada sobre plantas eretas lenhosas

Na figura 2 algumas espécies das formas de crescimento adotadas são apresentadas.

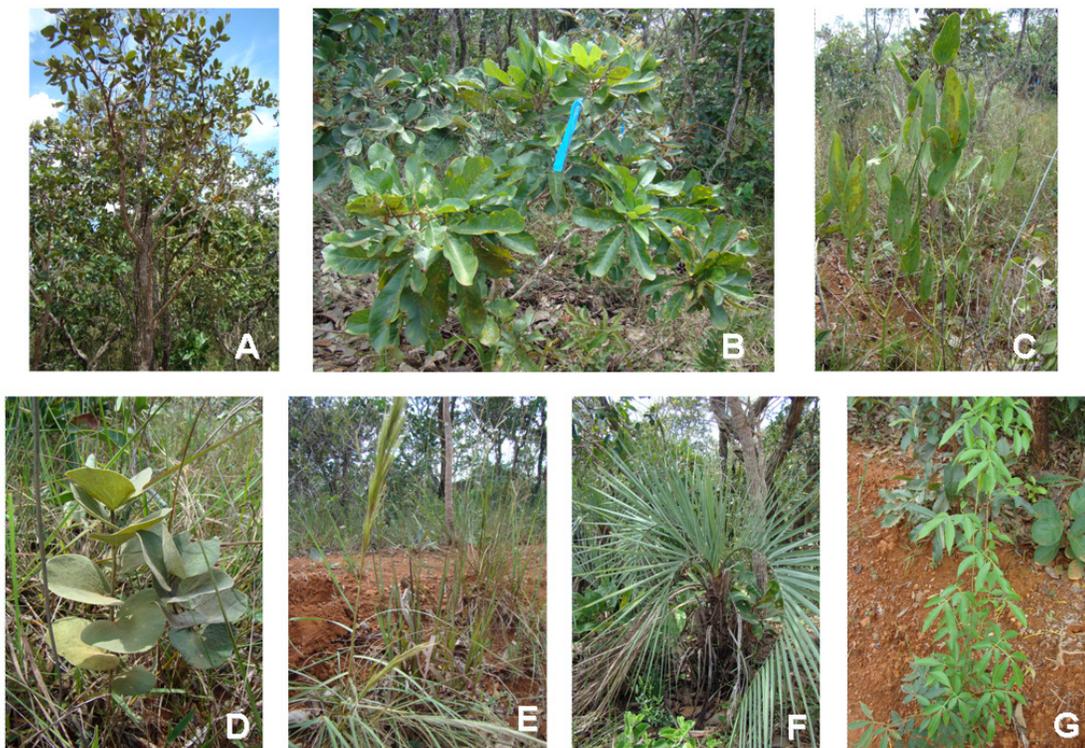


Figura 2. Exemplos dos hábitos (formas de crescimento) utilizados neste estudo. A – Árvore (*Styrax ferrugineus* Ness & Mart.); B – Arbusto (*Esenbeckia pulmila* Pohl.); C – Subarbusto (*Smilax campestris* Griseb.); D – Erva (*Cissampelos ovalifolia* DC.); E – Gramínea (*Aristida gibbosa* (Nees.) Kunth); F – Palmeira (*Butia leiospatha* (Mart.) Becc.) e G – Trepadeira (*Serjania lethalis* A.St.-Hil.).

A seleção de espécies foi variável de acordo com a disponibilidade das mesmas em cada local de estudo e em função dos objetivos específicos de cada estudo. De uma maneira geral foram utilizadas as espécies apresentadas na Tabela 1. Em casos específicos, como nos capítulos 1, 2 e 3, diferentes espécies foram utilizadas para cada forma de crescimento. Nestes casos, tabelas adicionais são apresentadas demonstrando quais espécies foram utilizadas em cada estudo específico.

Tabela 1. Formas de crescimento e respectivas espécies utilizadas neste estudo.

<i>Forma de crescimento</i>	<i>Família</i>	<i>Forma de crescimento</i>	<i>Família</i>
Árvores		Arbustos	
<i>Schefflera macrocarpa</i> (Cham. & Schlecht.) Frodin	Araliaceae	<i>Baccharis salzmannii</i> DC.	Asteraceae
<i>Eremanthus glomerulatus</i> Less.	Asteraceae	<i>Zeyheria montana</i> Mart.	Bignoniaceae
<i>Solanum lycocarpum</i> A.St.-Hil.	Solanaceae	<i>Tocoyena formosa</i> K.Schum.	Rubiaceae
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K.Schum.) A.Robyns	Malvaceae	<i>Esenbeckia pulmila</i> Pohl.	Rutaceae
<i>Sclerolobium paniculatum</i> Vogel.	Fabaceae	<i>Byrsonima subterranea</i> Brade & Markgr.	Malpighiaceae
<i>Byrsonima verbascifolia</i> Rich. ex Juss.	Malpighiaceae	<i>Protium ovatum</i> Engl.	Rutaceae
<i>Vochysia thyrsoidea</i> Pohl	Vochysiaceae	<i>Miconia fallax</i> DC.	Melastomataceae
<i>Roupala montana</i> Aubl.	Proteaceae	<i>Davilla elliptica</i> A.St.-Hil.	Dileniaceae
<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lund.	Nyctaginaceae	<i>Vellozia flavicans</i> Mart. ex J.H.Schult	Velloziaceae
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	Annonaceae	<i>Duguetia furfuracea</i> (A.St.-Hil.) Saff.	Annonaceae
Sub-arbustos		Ervas	
<i>Vernonia sp.</i>	Asteraceae	<i>Chresta sphaerocephala</i> DC.	Asteraceae
<i>Sabicea brasiliensis</i> Wernham	Rubiaceae	<i>Sinningia elatior</i> (Kunth) Chautems	Gesneriaceae
<i>Arrabidaea brachypoda</i> (DC.) Bur.	Bignoniaceae	<i>Erythroxylum campestre</i> A.St.-Hil.	Erythroxylaceae
<i>Anacardium humile</i> A.St.-Hil.	Anacardiaceae	<i>Leandra erostrata</i> (DC.) Cogn.	Melastomataceae
<i>Maprounea brasiliensis</i> A.St.-Hil.	Euphorbiaceae	<i>Pelteia polymorpha</i> (A.St.-Hil.) Krap._& Crist	Malvaceae
<i>Calliandra dysantha</i> Benth.	Fabaceae	<i>Chamaecrista orbiculata</i> (Benth.) H.S. & Barneby	Fabaceae
<i>Chamaecrista desvauxii</i> H.S. Irwin & Barneby	Fabaceae	<i>Myrcia linearifolia</i> Cambess.	Myrtaceae
<i>Mimosa pseudoradula</i> Glaz. ex Barneby	Fabaceae	<i>Croton goyazensis</i> Müll. Arg.	Euphorbiaceae
<i>Kielmeyera abdita</i> Saddi.	Clusiaceae	<i>Daleschampsia caperoides</i> Baill.	Euphorbiaceae
<i>Smilax campestris</i> Griseb.	Smilacaceae	<i>Cissampelos ovalifolia</i> DC.	Menispermaceae
<i>Annona tomentosa</i> R. E. Fries	Annonaceae	<i>Cyrtopodium eugenii</i> Rchb. f. & Warm.	Orchidaceae
Gramíneas		Palmeiras	
<i>Aristida gibbosa</i> (Nees.) Kunth	Poaceae	<i>Allagoptera campestris</i> (Mart.) Kuntze	Arecaceae
<i>Echinolaena inflexa</i> (Poir.) Chase	Poaceae	<i>Butia leiospatha</i> (Mart.) Becc.	Arecaceae
<i>Schyzachirium sanguineum</i> (Reitz.) Alst.	Poaceae	<i>Syagrus comosa</i> (Mart.) Becc.	Arecaceae
<i>Axonopus aureus</i> Beauv.	Poaceae	<i>Syagrus flexuosa</i> (Mart.) Becc.	Arecaceae
<i>Axonopus affinis</i> Chase	Poaceae	<i>Syagrus petrea</i> (Mart.) Becc.	Arecaceae
<i>Andropogon selloanus</i> (Hack.) Hack.	Poaceae		
<i>Panicum cervicatum</i> Chase	Poaceae		
<i>Panicum schwackeanum</i> Mez.	Poaceae		
<i>Paspalum gardnerianum</i> Nees	Poaceae		
<i>Paspalum cordatum</i> Hack.	Poaceae		

Referências

- Araujo, J.F. & Haridasan, M. 2007. Relação entre deciduidade e concentrações foliares de nutrientes em espécies lenhosas do cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 343-350.
- Araujo, G.M., Barbosa, A.A.A., Arantes, A.A. & Amaral, A.F. 2002. Composição florística de veredas no Município de Uberlândia, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 25(4): 475-493.
- Batalha, M. A. & Martins, F. R. (2004) Floristic, frequency, and vegetation life-form spectra of a cerrado site. *Brazilian Journal of Biology* 64(2): 201-209.
- Bieras, A.C. & Sajo, M.G. 2009. Leaf structure of the cerrado (Brazilian savanna) Woody plants. *Trees* 23: 451-471.

- Bucci, S.J.; Scholz, F.G.; Goldstein, G.; Meinzer, F.C.; Hinojosa, J.A.; Hoffmann, W.A. & Franco, A.C. 2004. Process preventing nocturnal equilibration between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species. *Tree Physiology* 24: 1119-1127.
- Bucci, S.J.; Goldstein, G.; Meinzer, F.C.; Franco, A.C.; Campanello, P. & Scholz, F. 2005. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. *Trees* 19: 296-304.
- Bustamante, M.M.C.; Martinelli, L.A.; Silva, D.A.; Carmago, P.B.; Klink, C.A.; Domingues, T.F. & Santos, R.V. 2004. 15N natural abundance in woody plants and soils of central Brazilian savannas (Cerrado). *Ecological Applications* 14(4): 200-213.
- Canadell, J.; Jackson, R.B., Ehleringer, J.R., Mooney, H.A.; Sala, O. E. & Shulze, E.D. 1996. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* 108: 583-595.
- Carvalho, A.P.F.; Bustamante, M.M.M.; Kozovits, A.R. & Asner, G.P. 2007. Variações sazonais nas concentrações de pigmentos e nutrientes em folhas de espécies de cerrado com diferentes estratégias fenológicas. *Revista Brasileira de Botânica* 30(1): 19-27.
- Clements, F.C. (1920) *Plant indicators: the relation of plant communities to process and practice*. The Carnegie Institute of Washington.
- Coutinho, L.M. (1978) O conceito de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 1: 17-23.
- Damascos, M.A.; Prado, C.H.B.A. & Ronquim, C.C. 2005. Bud composition, branching patterns and leaf phenology in Cerrado woody species. *Annals of Botany* 96: 1075-1084.
- Dansereau, P. (1951) Description and recording of vegetation upon a structural basis. *Ecology* 32(2): 172-229.
- Dodd, M.B.; Lauenroth, W.K. & Welker, J.M. 1998. Differential water resource use by herbaceous and woody plant life-forms in a shortgrass steppe community. *Oecologia* 117: 504-512.
- Eiten, G. (1972) The cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38: 201-349.
- Eiten, G. (1991) What is a herb? *Veröff. Geobot. Inst.* 706: 288-304.
- Felfili, J.M., Filgueiras, T.S., Haridasan, M., Silva-Júnior, M.C., Mendonça R.C. & Rezende, A.V. (1994) Projeto biogeografia do bioma cerrado: vegetação e solos. *Cadernos de Geociências* 12:75-166.
- Filgueiras, T.S. (2002) *Herbaceous Plant Communities*. In: Oliveira, P.S & Marquis, R.J. 2002. The cerrados of Brazil. Columbia University Press, New York. 121-140.
- Franco, A.C. (1998) Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, an evergreen savanna species. *Plant Ecology* 136: 69-76.
- Franco, A.C. (2002) Ecophysiology of woody plants. In: Oliveira, P.S & Marquis, R.J. 2002. The cerrados of Brazil. Columbia University Press, New York. 178-197.
- Franco, A.C., Bustamante, M., Caldas, L.S., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Kozovits, A.R., Rundel, P. & Coradin, V.T.R. (2005) Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees* 19: 326-335.
- Freckleton, R.P. (2000) Phylogenetic tests of ecological and evolutionary hypotheses: checking for phylogenetic independence. *Functional Ecology* 14: 129-134.
- Freckleton, R.P., Harvey, P.H. & Pagel, M. (2002) Phylogenetic analysis and comparative data: A test and review of evidence. *The American Naturalist* 160: 712-724
- Garland Jr, T., Harvey, P.H. & Ives, A.R. (1991) Procedures for the Analysis of Comparative Data Using Phylogenetically Independent Contrasts. *Systematic Biology* 41(1): 18-32.
- Goldstein, G., Meinzer, F.C., Bucci, S.J., Scholz, F.G., Franco, A.C. & Hoffmann, W.A. (2008) Water economy of Neotropical savanna trees: six paradigms revisited. *Tree Physiology* 28: 395-404.

- Goodland, R. & Pollard, R. (1973) The Brazilian cerrado vegetation: a fertility gradient. *Journal of Ecology* 61:219-224.
- Gottsberger G. & Silberbauer-Gottsberger, I. (2006) Life in the cerrado: a South American tropical seasonal ecosystem. Vol I Origin, Structure, Dynamics and Plant use. Ulm: Reta Verlag.
- Haridasan, M. 2000. Nutrição mineral das plantas nativas do cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 12: 54-64.
- Jackson, P.C.; Meinzer, F.C., Bustamante, M.M.C.; Goldstein, G.; Franco, A.C.; Rundel, P.W.; Caldas, L.S.; Iglar, E. & Causin, F. 1999 Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian cerrado ecosystem *Tree Physiology* 19: 717-724.
- Jackson, R.B.; Schenk, H.J.; Jobbagy, E.G.; Canadell, J.; Colello, G.D.; Dickinson, R.E.; Field, C.B.; Friedlingstein, P.; Heimann, M.; Hibbard, K.; Kicklighter, D.W.; Kleidon, A.; Neilson, R.P.; Parton, W.J., Sala, O.E. & Sykes, M.T. 2000. Belowground consequences of vegetation change and their treatment in models. *Ecological Applications* 10: 470-483.
- Judd, W.S., Campbell, C.S.; Kellog, E.A., Stevens, P.F. & Donoghue, M.J. (2009) *Sistemática vegetal: um enfoque filogenético*. Artmed: Porto Alegre. 3ª Edição.
- Kraft, N.J.B.; Cornwell, W.K.; Webb, C.O. & Ackerly, D.D. 2007. Trait evolution, community assembly and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist* 170: 271-278.
- Lenza, E. & Klink, C.A. 2006. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica* 29(4): 627-638.
- Mendonça, R. C.; Felfili, J. M.; Walter, B. M. T.; Silva-Júnior, M. C.; Rezende, A. B.; Filgueiras, T. S.; Nogueira, P. E.; Fagg, C. W. Flora Vascular do Bioma Cerrado: checklist com 12.356 espécies. In: Sano, S. M.; Almeida, S. P.; Ribeiros J. F. (Org.) *Cerrado: Ecologia e Flora*. Volume 2. Brasília: Embrapa Cerrados, 2008. p. 213-228.
- Meinzer, F.C.; Goldstein, G.; Franco, A.C.; Bustamante, M.; Iglar, E.; Jackson, P.; Caldas, L.S. & Rundel, P.W. 1999. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Functional Ecology* 13: 273-282.
- Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M. (2006a) Fitossociologia do estrato herbáceo-subarbustivo de uma área de campo sujo no Distrito Federal, m Brasil. *Acta Botânica Brasílica* 20(3): 671-685.
- Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M. (2006b) Floristics of the herbaceous and subshrub layer of a moist grassland in the Cerrado Biosphere Reserve (Alto Paraíso de Goiás), Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* 63: 343-354.
- Niklas, K.J.; Cobb, E.D.; Niinemets, U.; Reich, P.B.; Sellin, A.; Shipley, B. & Wright, I.J. 2007. “Diminishing returns” in the scalin of functional leaf traits across and within species groups. *PNAS* 104: 8891-8896.
- O’Connor, M.P.; Agosta, S.J.; Hansen, F.; Kemp, S.J.; Sieg, A.E.; McNair, J.N. & Dunham, A.E. 2007. Phylogeny, regression and the allometry of physiological traits. *The American Naturalist* 170: 431-442.
- Oliveira-Filho, A.T. & Ratter, J.A. (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado Biome. In: Oliveira, P.S & Marquis, R.J. 2002. *The cerrados of Brazil*. Columbia University Press, New York. 121-140.
- Prado, C.H.B.A. & Moraes, J.A.P.V. 1997. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under fields conditions. *Photosynthetica* 33(1): 103-112.
- Prado, C.H.B.A.; Wenhui, Z.; Rojas, M.H.C. & Souza, G.M. 2004. Seasonal leaf gas exchange and water potential in woody cerrado species community. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 16(1): 7-16.

- Ratter, J.A., Bridgwater, S. & Ribeiro, J.F. 2003. Analysis of the floristic composition of the Brazilian Cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh Journal of Botany* 60:57-109.
- Rawitscher, F. 1948. The water economy of the vegetation of the campos cerrados in southern Brazil. *Journal of Ecology* 36: 237-267.
- Reich, P.B., Buschena, C.; Tjoelker, M.G.; Wrage, K.; Knops, J. Tilman, D. & Machado, J.L. 2003. Variation in growth rate and ecophysiology among 34 grassland and savanna species under contrasting N supply: A test of functional group differences. *New Phytologist* 157(3): 617-631.
- Ribeiro JF, Walter BMT (2008) Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: Sano S, Almeida SP, Ribeiro JF (eds) Cerrado: Ecologia e flora. Planaltina: EMBRAPA Cerrados, pp. 19-45.
- Rossatto, D.R., Toniato, M.T.Z. & Durigan, G. (2008) Flora fanerogâmica não-arbórea do cerrado na Estação Ecológica de Assis-Sp. *Revista Brasileira de Botânica* 31: 409-424.
- Rossatto, D.R., Hoffmann, W.A. & Franco, A.C. (2009) Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest-savanna boundary. *Functional Ecology* 23: 456-467.
- Rowe, N. & Speck, T. (2005) Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective. *New Phytologist* 166: 61-72.
- Santiago, L.S. & Wright, S.J. (2007) Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology* 21: 19-27.
- Sarmiento, G. 1984. *The Ecology of Neotropical Savannas*. Harvard University Press.
- Sarmiento, G. & Monasterio, M. (1983) *Life Forms and Phenology*. In: Burliere, F. (Ed). 1983. Tropical Savannas. Elsevier, Amsterdam. Pp. 79-108.
- Scholz, F.G., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C. & Franco, A.C. (2002) Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees. *Tree Physiology* 22: 603-612.
- Scholz, F.G., Bucci, S.J., Goldstein, G., Moreira, M.Z., Meinzer, F.C., Domec, J.C., Villalobos-Vega, R., Franco, A.C., Miralles-Wilhelm, F., 2008. Biophysical and life-history determinants of hydraulic lift in Neotropical savanna trees. *Functional Ecology* 22, 773-786.
- SilberbauerGottsberger, I. & Eiten, G. (1987) A hectare of cerrado. I. General aspects of the trees and thick-stemmed shrubs. *Phyton* 27: 55-91.
- Simioni, G.; Roux, X.L.; Gignoux, J. & Walcroft, A.S. 2004. Leaf gas exchange characteristics and water- and nitrogen-use efficiencies of dominant grass and tree species in a West African savanna. *Plant Ecology* 173: 233-246.
- Warming, E. (1908) Lagoa Santa – Contribuição para a Geographia Phytobiologica. Belo Horizonte: Imprensa Oficial do Estado de Minas Gerais.
- Walter, B.M.T. (2006) *Fitofisionomias do bioma Cerrado: síntese terminológica e relações florísticas*. Tese de Doutorado, Universidade de Brasília, Brasília.
- Webb, C.O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist* 156: 145-152.
- Wright, I.J et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 621-827.

Capítulo 1

A profundidade do lençol freático ao longo de um gradiente de relevo restringe a captação de água e afeta a estrutura da vegetação lenhosa

1.1 Introdução

As savanas tropicais são sistemas compostos pela combinação de árvores e gramíneas que formam um mosaico de diferentes fisionomias ao longo da paisagem, sendo assim caracterizadas por uma grande variação global, regional e local na disponibilidade de recursos (Bourliere, 1983; Sarmiento, 1983; Gottsberger e Silberbauer-Gottsberger, 2006). As propriedades do solo, os regimes de água e de fogo atuam como partes importantes no processo da composição de espécies e estruturação da vegetação lenhosa (Bourliere, 1983; Franco, 2002; Sankaran et al., 2005; Haridasan, 2008). Dentre os casos de estruturação e variação de vegetação o mais interessante ocorre em gradientes topográficos de savanas na África, Austrália e América do Sul (Furley et al., 1992; Ratter et al., 1997). Nestes casos a estrutura da vegetação e a composição de espécies variam ao longo da paisagem, apresentando desde fisionomias campestres até fisionomias savânicas em apenas poucos metros de distância (Furley, 1996; Oliveira-Filho e Ratter, 2002).

Um caso de variação da vegetação lenhosa ocorre no Cerrado do Brasil, sendo freqüentemente relacionada às mudanças na topografia em regiões não perturbadas (Eiten, 1972; Furley 1996). Na parte superior, mais alta do gradiente (platôs) solos profundos e bem drenados ocorrem, sendo a vegetação de cerrado *sensu stricto* dominante (Silberbauer-Gottsberger e Eiten, 1987). A densidade de árvores começa a decrescer, solos tornam-se mais rasos e o lençol freático atinge a superfície conforme se avança ao longo do platô em direção as partes mais baixas. Nestas regiões as vegetações com densidade arbórea menor (*campo cerrado*) e formações campestres (*campo sujo*) tornam-se dominantes e eventualmente formações graminóides úmidas podem ser encontradas (Eiten, 1972; Silberbauer-Gottsberger e Eiten, 1987; Furley, 1999).

As variações estruturais ao longo destes gradientes são assumidas como resultado de mudanças nas características físicas e químicas dos solos (Eiten, 1972; Oliveira-Filho e Ratter, 2002), ou mesmo devido à freqüência do fogo (Durigan e Ratter, 2006). A presença de concreções, diferentes texturas dos solos, concentração de alumínio, potencial de mineralização de nitrogênio e disponibilidade de fósforo normalmente variam ao longo de gradientes topográficos e foram muitas vezes sugeridos como fatores determinantes para a distribuição dos diferentes tipos de vegetação (Goodland e Pollard, 1973; Ruggiero et al., 2002; Sankaran et al., 2008). No entanto resultados publicados até o momento têm sido inconclusivos (Goodland, 1971; Haridasan, 2008). Os regimes hídricos do solo, por outro lado, têm sido fortemente indicados como fator principal afetando a distribuição de espécies,

características fisiológicas de espécies e mesmo tipos de fisionomias (Haridasan, 2008; Villalobos-Vega 2010).

Espécies típicas do Cerrado não são tolerantes a certos níveis de umidade do solo (Joly e Crawford 1992), especialmente ao alagamento total ou parcial de suas raízes, os quais são freqüentes em regiões mais baixas dos gradientes topográficos já que nestas áreas a água freática normalmente aflora na superfície do solo durante a estação chuvosa (Eiten, 1972; Oliveira-Filho et al., 1989; Furley, 1999; Ruggiero et al., 2006; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger, 2006; Child et al., 2010). Os feedbacks entre a umidade do solo e estrutura e funcionalidade das vegetações são importantes para a regulação dos mesmos (Ferreira et al., 2007; Child et al., 2010), sendo estes altamente influenciáveis entre si.

Os padrões de tomada de água de espécies arbóreas de savanas e do Cerrado têm sido estudados extensivamente (Jackson et al., 1999; Schenk e Jackson, 2002; Goldstein et al., 2008), entretanto nenhuma atenção foi dada ao uso de recursos hídricos em gradientes topográficos onde ocorre uma grande variação na fisionomia da vegetação. A quantidade e qualidade dos recursos hídricos têm sido consideradas de alta relevância para explicar a diversidade funcional de plantas, comunidades vegetais e ecossistemas (Romero-Saltos et al., 2005; Ewe et al., 2007; Greaver e Sternberg, 2010). As diferenças no grau de inclinação do gradiente e na disponibilidade de água em diferentes partes do gradiente pode claramente afetar características como densidade de madeira, condutividade dos vasos e eficiência no transporte de água (Barij et al., 2007), além de causar diferenças no fluxo de seiva, densidade arbórea e área foliar específica em plantas crescendo em diferentes pontos do gradiente topográfico (Scholz et al., 2008b). Tais diferenças são uma forte evidência de que as plantas podem utilizar estratégias diferenciadas de uso de recursos em diferentes partes destes gradientes, e que essas estratégias poderiam estar ligadas ao nível da água freática nas diversas partes do gradiente.

Neste estudo são testadas duas hipóteses: como as espécies lenhosas do cerrado são intolerantes ao alagamento de suas raízes (Joly e Crawford, 1992), espera-se que na parte mais baixa do gradiente topográfico, onde a água freática é superficial na estação chuvosa, as plantas terão uma captação de água limitada às camadas mais superficiais do solo, que não sofrem saturação hídrica; também se espera que um aumento na extração de água de regiões não saturadas e mais profundas do perfil de solo esteja relacionada a um aumento na complexidade da vegetação lenhosa. Para estimar a profundidade de extração de água das espécies lenhosas aqui estudadas foram utilizadas as razões isotópicas de Hidrogênio e Oxigênio da água extraída das plantas e ao longo do perfil do solo. Estes dados foram

utilizados em um modelo misto de isótopos estáveis (Phillips & Gregg 2003) para estimar o particionamento vertical da água do solo pelas plantas lenhosas ao longo do gradiente topográfico.

1.2 Materiais e Métodos

Área de estudo e seleção de espécies

Este estudo foi conduzido na reserva ecológica do IBGE, localizada a 33 km ao sul de Brasília – DF (15°56'S, 47°53'W). A reserva possui uma altitude média de 1100m. A média de precipitação anual é de 1500 mm com uma estação seca pronunciada entre Maio e Setembro. As temperaturas médias variam entre 19 e 23°C. Os solos na região de estudo são predominantemente profundos e bem drenados (Latosolos), porém Cambissolos e solos hidromórficos ocorrem na parte mais baixa do gradiente topográfico.

Foi utilizado um transecto de 1500 m de comprimento que representa uma variação de elevação de aproximadamente 110 m, cobrindo os tipos de vegetação (cerrado *sensu stricto*, campo cerrado e campo sujo) geralmente associados a gradientes topográficos em regiões de cerrado. O transecto foi subdividido em cinco segmentos que acompanham as mudanças da vegetação da parte mais alta para a parte mais baixa. Os dois primeiros segmentos (A e B) suportam típica vegetação do cerrado conhecida como cerrado *sensu stricto*. Os segmentos C e D são cobertos por uma vegetação arbórea mais esparsa, denominada de *campo cerrado*. A última parte do segmento (E) apresenta uma vegetação campestre dominada por gramíneas e com poucas árvores, o *campo sujo*. Em cada um destes segmentos foram medidos os diâmetros das árvores, densidade das árvores, área basal, riqueza de espécies (considerada como o n° de espécies em cada parcela) e diversidade de espécies (utilizando o índice de Shannon-Weiner) em quatro parcelas de 4 x 4 m (16 m²). Todas as plantas lenhosas com um diâmetro mínimo de 2 cm a 30 cm de altura do solo foram amostradas, porém apenas 10-14 indivíduos adultos (> 6 cm em diâmetro) foram selecionados para as análises isotópicas (Tabela 1).

Tabela 1. Espécies e sua ocorrência ao longo dos segmentos de vegetação no gradiente topográfico estudado. A e B – fisionomias de cerrado *sensu stricto*, C e D – fisionomias de campo cerrado e E – fisionomia de campo sujo.

Espécies	Tipo de vegetação
<i>Allagoptera campestris</i> (Mart.) Kuntze	E
<i>Byrsonima crassa</i> Nied.	A,B,D,E
<i>Dalbergia miscolobium</i> Benth.	A,C,E
<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lund.	A,D
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne	A,B
<i>Kielmeyera coriacea</i> Mart.	D,E
<i>Miconia ferruginata</i> DC.	A,D
<i>Ouratea hexasperma</i> (A.St. Hil.) Baill.	A,B,C
<i>Palicourea rigida</i> Kunth	A,B
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	E
<i>Roupala montana</i> Aubl.	D,E
<i>Schefflera macrocarpa</i> (Cham. & Schltdl.) Frodin	C,E
<i>Sclerolobium paniculatum</i> Vog.	A,B
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville	A,B,C,D,E
<i>Styrax ferrugineus</i> Nees. & Mart.	D
<i>Syagrus comosa</i> (Mart.) Becc.	A,B,C,D
<i>Syagrus flexuosa</i> (Mart.) Becc.	A,D,E
<i>Symplocos rhamnifolia</i> A.D.C.	A,B,C,D

Definindo a fonte de água das espécies lenhosas mais comuns

A composição isotópica de hidrogênio e oxigênio ($\delta^2\text{H}$ e $\delta^{18}\text{O}$) de amostras de ramos, solo, água freática e da chuva foram determinadas. Os ramos das espécies lenhosas selecionadas (Tabela 1) foram coletados de um indivíduo de cada espécie em cada um dos cinco segmentos ao longo do gradiente topográfico. Este procedimento não permite comparação entre espécies, mas permite distinguir diferenças entre as comunidades de plantas lenhosas entre os segmentos (Hulbert, 1984). Amostras de ramos (um ramo para cada espécie) de aproximadamente 3 cm de diâmetro tiveram a casca retirada, sendo cortadas em peças de 10 cm de comprimento. Estas amostras foram seladas em tubos de vidro e acondicionadas em recipiente refrigerado para evitar evaporação. As amostras foram coletadas de indivíduos em um dia de sol em 18 de Novembro de 2007, durante a estação chuvosa, após um período de duas semanas sem chuva. A coleta de dados aconteceu apenas na estação chuvosa, pois a profundidade mínima do lençol freático foi sugerida como único fator atuante nas mudanças de fisionomia ao longo do gradiente de relevo estudado (Villalobos-Vega 2010). Amostras de solo foram coletadas a cada segmento de vegetação para determinar variações nas

assinaturas de $\delta^2\text{H}$ e $\delta^{18}\text{O}$ nas diferentes profundidades. Em cada segmento do transecto um perfil de solo foi utilizado. Em cada um destes perfis, solos foram coletados em intervalos de 20 cm (a partir do solo superficial) até a profundidade de 2 m. Para cada segmento do solo foram extraídas três amostras. Variações na altura do lençol freático foram monitoradas ao longo do transecto por sensores (um sensor em cada ponto) de pressão submersos (Solinst – Levelogger, Model 3001 F30/M10) instalados em poços. Amostras de água freática também foram coletadas destes poços para análise isotópica. Água da chuva foi coletada mensalmente entre Outubro de 2007 e Novembro de 2009 utilizando um coletor instalado próximo a área do transecto.

A extração de água das amostras de ramos e dos solos foi realizada no laboratório de Fisiologia Vegetal da Universidade de Brasília, seguindo a metodologia proposta por Vendramini e Sternberg (2007). A água extraída das amostras e coletada dos poços (água freática) foi selada em tubos de vidro e enviada ao Laboratory of Stable Isotope Ecology in Tropical Ecosystems (Department of Biology, University of Miami, Miami, Florida). As amostras foram analisadas em um sistema Multiflow conectado a um espectrômetro de massa (Elementar, Hanau, Germany). As razões isotópicas de oxigênio e hidrogênio são mostradas aqui como $\delta^{18}\text{O}$ e $\delta^2\text{H}$ respectivamente, sendo calculadas como:

$$\delta^{18}\text{O} \text{ ou } \delta^2\text{H} = \left\{ \left(\frac{R_{\text{amostra}}}{R_{\text{SMOW}}} \right) - 1 \right\} \times 1000$$

onde R_{amostra} e R_{SMOW} representam a razão do isótopo mais pesado ao mais leve nas amostras e em um padrão. O padrão utilizado foi o SMOW (padrão de água oceânica), sendo a precisão de análise $\pm 0.1\text{‰}$ para oxigênio e $\pm 2.0\text{‰}$ para hidrogênio (Saha et al., 2009).

Foi calculada a fração média de captação de água para cada parcela estudada utilizando-se as assinaturas de $\delta^2\text{H}$ e $\delta^{18}\text{O}$ de cada amostra de ramo estudada. Para isso foi utilizado o software IsoSource Versão 1.3 (Phyllips e Gregg 2003). Os valores obtidos para cada espécie foram utilizados para analisar o padrão geral de captação de água para cada ponto do transecto estudado. Para distinguir entre camadas de solo superficiais e profundas foi considerado solo superficial até a profundidade de 60 cm (Dawson et al. 2002).

Análise estatística

Diferenças nas assinaturas isotópicas dos ramos ($\delta^2\text{H}$ e $\delta^{18}\text{O}$), frequência de captação de água e parâmetros fitossociológicos ao longo do gradiente foram analisados por uma análise

de variância (ANOVA) seguida pelo teste de Tukey ($\alpha = 0.05$). Os dados apresentaram normalidade ($P > 0.45$ de acordo com o teste de Kolmogorov-Smirnov) e homogeneidade de variâncias de acordo com o teste de Levene ($F_{1,65} = 1.24$ $P = 0.29$). A regressão linear foi utilizada para testar as relações entre a profundidade da água freática durante a estação chuvosa (tomada no dia das medições fitossociológicas) e fração de tomada de água e também entre fração de tomada de água em solos mais profundos e os parâmetros fitossociológicos (área basal, riqueza, diversidade, altura, diâmetro).

1.3 Resultados

Composição isotópica da chuva, solo e água freática: A relação entre as assinaturas de $\delta^2\text{H}$ versus $\delta^{18}\text{O}$ da água da chuva (Fig. 1A) apresentou uma inclinação de 8,3 e um intercepto de 6,33, não diferindo da linha meteorológica global (GMWL, $\delta^2\text{H} = 8\delta^{18}\text{O} + 10$, Wald Statistic = 0,03, $P = 0,95$). As assinaturas de $\delta^2\text{H}$ e $\delta^{18}\text{O}$ do solo na época estudada também se aproximaram da linha de chuva, apresentando uma inclinação similar ($Y = 6,107x + 3,48$, $r^2 = 0,88$ $P < 0,05$, Wald Statistic = 0,70 $P = 0,67$).

Apesar de as assinaturas isotópicas se aproximarem da linha de água da chuva durante a estação chuvosa, houve uma variação significativa nas assinaturas de $\delta^2\text{H}$ e $\delta^{18}\text{O}$ ao longo das diferentes profundidades do solo em todas as regiões do gradiente topográfico (Fig. 2).

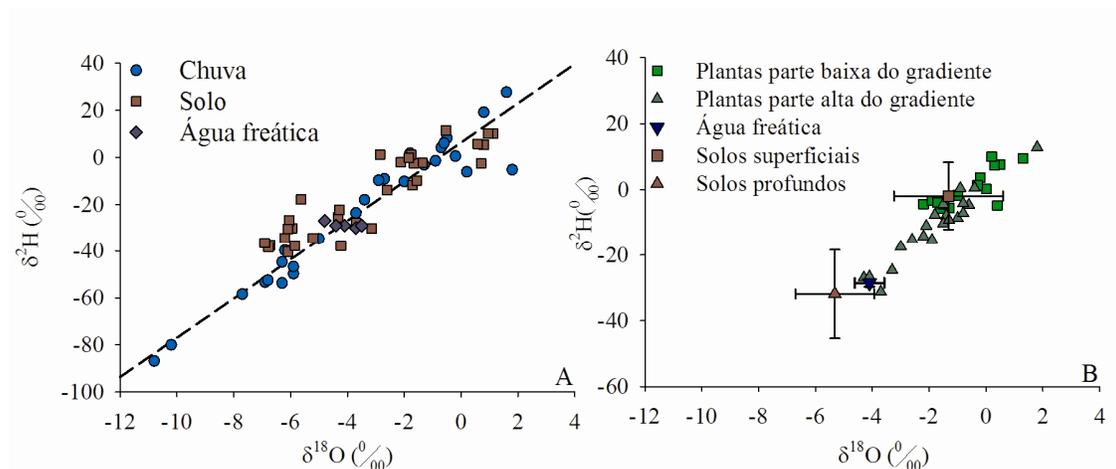


Figura 1. Assinaturas isotópicas de $\delta^2\text{H}$ e $\delta^{18}\text{O}$ da chuva, solos e água freática (A) e assinaturas de $\delta^2\text{H}$ e $\delta^{18}\text{O}$ para as amostras de plantas coletadas em diferentes posições do gradiente de relevo estudado (B). Regressão para a linha de água da chuva: $\delta^2\text{H} = 8.3\delta^{18}\text{O} + 6.33$, $r^2 = 0.993$ $P < 0.01$.

Em todos os casos, a água das camadas mais superficiais do solo foi mais enriquecida que a água das regiões mais profundas do solo, as quais foram similares às assinaturas da água freática (Fig. 2). Os solos das regiões das vegetações mais altas apresentaram as maiores variações nas assinaturas isotópicas, enquanto nas regiões mais baixas do gradiente topográfico apresentaram uma pequena variação, rapidamente se aproximando das assinaturas da água freática (locais D e E na Fig. 2).

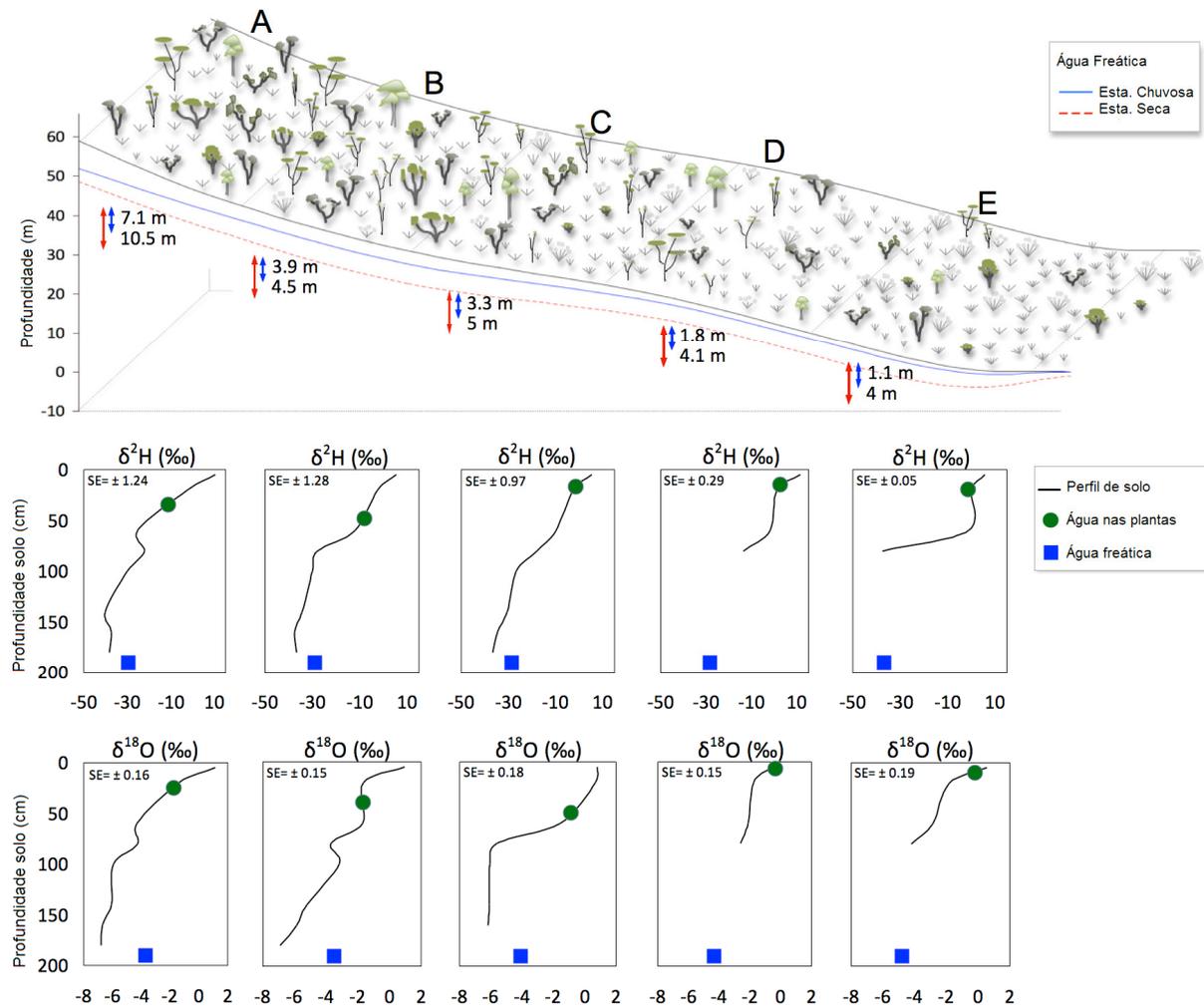


Figura 2. Perfil das assinaturas de $\delta^2\text{H}$ e $\delta^{18}\text{O}$ para a água no solo (linhas), água freática (quadrado inferior) e valores médios para as assinaturas nos ramos (círculo superior) das comunidades lenhosas estudadas no gradiente topográfico estudado. A e B – Cerrado *sensu stricto*; C e D – Campo Cerrado e E – Campo Sujo. Profundidade máxima (durante a estação seca – linha tracejada) e mínima (durante a estação chuvosa – linha contínua) da água freática também é demonstrada. SE indica erro padrão das médias para as assinaturas isotópicas em cada segmento do gradiente (n = 11-14 espécies).

Os valores de $\delta^{18}\text{O}$ da água freática pouco variaram ao longo do transecto (entre -3,5-3,7‰ e -4,4-4,8‰), estando próximas da linha meteorológica das chuvas (Fig. 1A). A profundidade da água freática ao longo do gradiente topográfico variou entre $7,00 \pm 0,03$ m (parte mais alta) e $1,00 \pm 0,11$ m (parte mais baixa) (Fig. 2). Durante a estação seca, a água freática teve um decréscimo elevado na profundidade, diminuindo seus níveis ao redor de $3,00 \pm 0,93$ m em cada ponto de amostragem (Fig. 2).

Composição isotópica das amostras coletadas: Assim como para a água do solo e água freática, os valores da relação entre $\delta^2\text{H}$ e $\delta^{18}\text{O}$ dos ramos apresentaram-se próximos da linha de chuva ($Y = 7,130 + 1,24x$, $r^2 = 0,91$ $P < 0,05$, Wald Statistic = 0,04 $P = 0,89$). Diferenças significativas foram encontradas nas assinaturas isotópicas entre as diferentes comunidades de espécies arbóreas nos segmentos do transecto (Fig. 1B e Fig. 2) tanto em $\delta^2\text{H}$ (ANOVA, $F_{5,65} = 9,16$ $P = 0,002$) como em $\delta^{18}\text{O}$ (ANOVA, $F_{5,65} = 4,82$ $P = 0,001$). A variação entre os valores de assinatura isotópica de $\delta^2\text{H}$ e $\delta^{18}\text{O}$ nos ramos foi maior para as plantas crescendo na parte superior do gradiente em relação às partes mais baixas (Fig. 2B).

As plantas lenhosas da parte mais alta do transecto (segmentos A e B) apresentaram valores mais negativos (teste de Tukey $< 0,05$) de $\delta^2\text{H}$ e $\delta^{18}\text{O}$ no ramo coletado em relação às partes mais baixas do transecto (segmentos C, D e E) (Figs. 1 e 2). Plantas da parte mais baixa do gradiente apresentaram assinaturas isotópicas que sugerem que estas estão utilizando água das camadas mais superficiais do solo (0,10-0,60 m). Esta informação é corroborada pelos cálculos de fração de tomada de água em solo superficial (Fig. 3). A comunidade de espécies arbóreas nas partes mais altas do gradiente adquire entre 70-75% de água dos solos superficiais, este valor foi significativamente mais baixo ($F_{5,65} = 9,90$ $P < 0,001$) do que aquele das plantas da parte mais baixa do gradiente de relevo, as quais usaram recursos hídricos unicamente das camadas superficiais (90 a 100%) (Fig. 3). A clara relação entre a profundidade do lençol freático e a frequência de tomada de água superficial (Fig. 4, $r^2 = 0,74$ $P = 0,042$) é uma forte evidência de que a profundidade do lençol freático é um fator importante na definição das estratégias de utilização dos recursos hídricos.

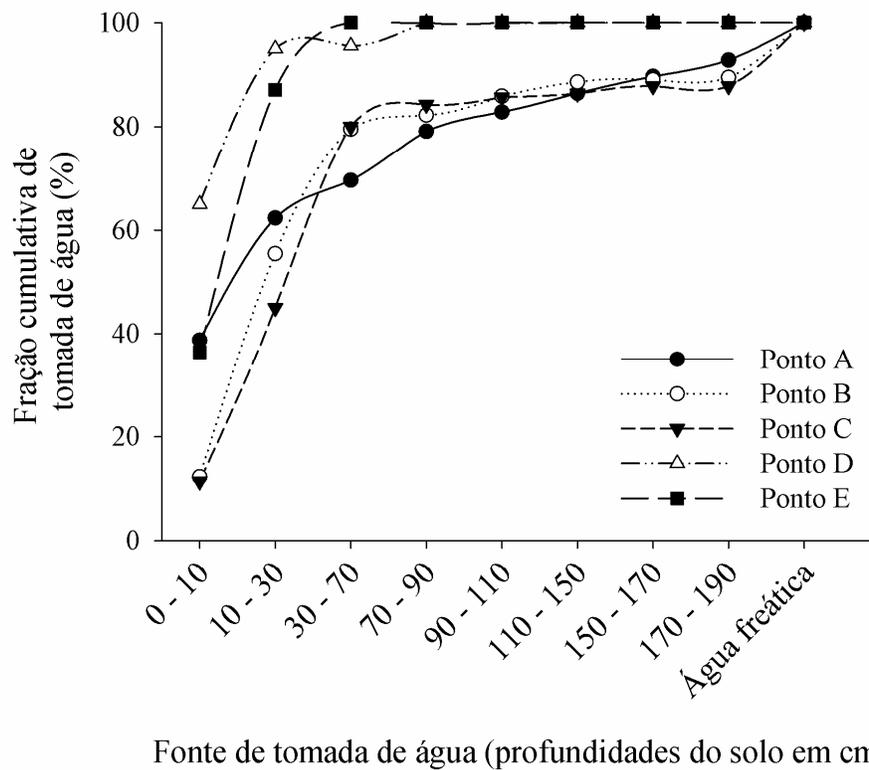


Figura 3. Fração cumulativa de tomada de água nos diferentes pontos estudados (A-E) ao longo do gradiente de relevo. A e B – Cerrado *sensu stricto*; C e D – Campo cerrado e E – Campo Sujo.

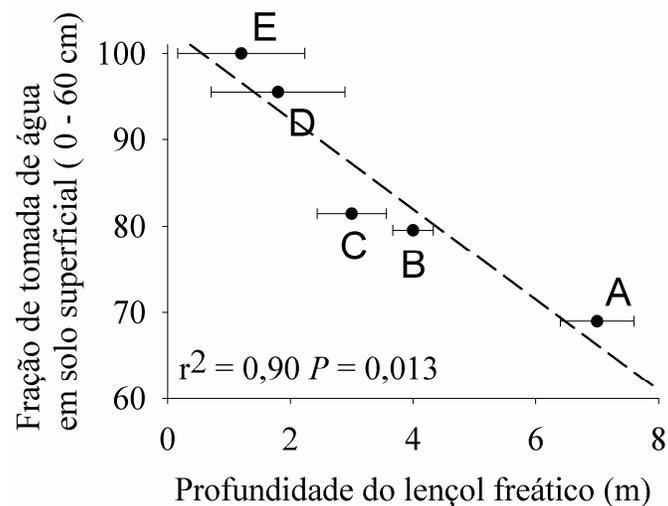


Figura 4. Relação entre profundidade da água freática e a fração de água superficial tomada por cada comunidade lenhosa estudada ao longo do gradiente topográfico. Letras indicam tipo de vegetação estudado: A e B – Cerrado *sensu stricto*; C e D – Campo Cerrado e E – Campo Sujo.

Mudanças na vegetação ao longo do gradiente topográfico: Houve mudanças significativas na área basal ($F_{4,15} = 29,48$ $P < 0,001$), densidade ($F_{4,15} = 6,59$ $P < 0,001$), altura ($F_{4,15} = 16,36$ $P < 0,001$), diâmetro ($F_{4,15} = 14,98$ $P < 0,001$), riqueza ($F_{4,15} = 42,42$ $P < 0,001$) e diversidade ($F_{4,15} = 9,29$ $P < 0,001$) de espécies lenhosas ao longo do gradiente topográfico (Fig. 5). Apenas poucas espécies ocorreram em todos os pontos do gradiente, porem as mudanças estruturais na vegetação propiciaram uma distinção das fitofisionomias associadas às mudanças topográficas.

Os locais mais altos apresentaram maior área basal (Fig. 5a), densidade de plantas (Fig. 5b), riqueza de espécies (Fig. 5c), altura (Fig. 5d) e diversidade (fig. 5e) em relação às partes mais baixas do gradiente. A fração de tomada de água em solo profundo foi positivamente relacionada com o diâmetro médio (Fig. 6A), altura média (Fig. 6B), área basal (Fig. 6C) e densidade de plantas (Fig. 6D) ($r^2 > 0,80$ e $P < 0,05$), sugerindo que quando a vegetação se torna mais complexa estruturalmente, a fração de água extraída das camadas mais profunda do solo aumenta.

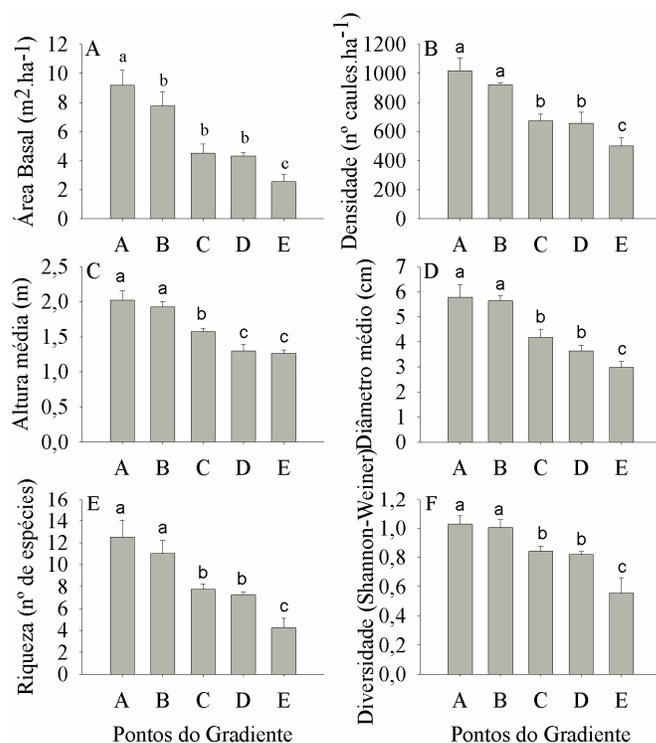


Figura 5. Parâmetros estruturais da vegetação lenhosa ao longo dos 5 pontos amostrados em um gradiente topográfico. A – Área basal; B – Densidade lenhosa; C – Altura média das Plantas; D – Diâmetro médio a 30 cm do solo; E – Riqueza de espécies e F – Diversidade (índice de Shannon-Weiner). Letras diferentes indicam diferenças estatísticas de acordo com o teste de Tukey ($P < 0,05$). Barras verticais indicam o erro padrão da média ($n = 4$).

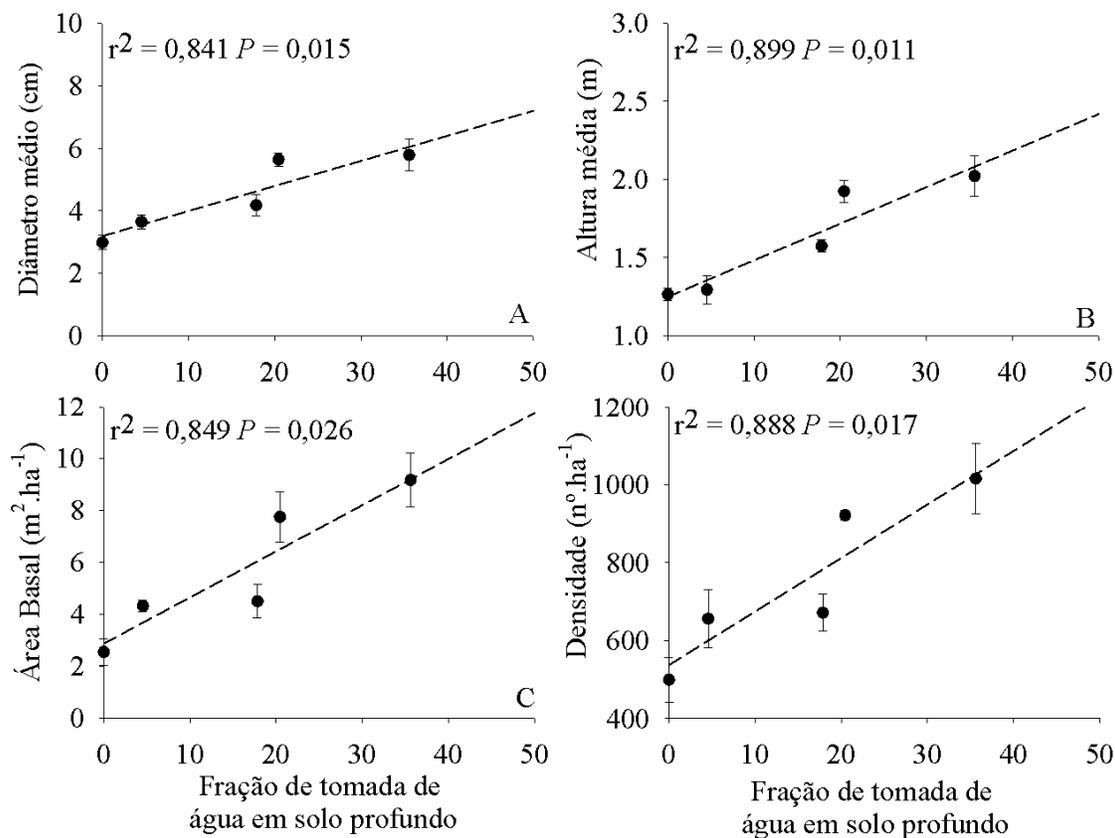


Figura 6. Relações entre a fração de água extraída das camadas mais profundas do solo (> 0,60 m) e os parâmetros estruturais da vegetação: A – Diâmetro das plantas; B – Altura média das plantas; C – Área basal e D – Densidade. Regressões lineares foram aplicadas aos dados, os valores de r^2 e P são apresentados. Barras horizontais indicam erro padrão das médias.

1.4 Discussão

Padrões do solo

A relação entre δ^2H e $\delta^{18}O$ obtida para as amostras de água extraída em diferentes profundidades do solo foi similar a água da chuva. Este fato sugere que os eventos de chuva da estação chuvosa são frequentes o bastante para não permitir uma evaporação pronunciada da água presente nas camadas mais superficiais do solo (Clark e Fritz 1997). Os resultados aqui diferem de alguns estudos (Ewe et al., 2007; Querejeta et al., 2007; Saha et al., 2009) que reportaram um enriquecimento isotópico nas assinaturas de oxigênio devido à evaporação.

Mudanças nos padrões de captação de água ao longo do gradiente

As plantas das regiões mais altas do gradiente, onde a água freática é mais profunda (aprox. 7 m) usam significativamente mais água das camadas mais profundas do solo (> 0,60 m) em relação às plantas que ocupam a região mais baixa do gradiente topográfico, onde a tomada de água tende a ser totalmente restrita às camadas mais superficiais do solo, devido ao fato da água freática aflorar nestas regiões. A grande quantidade de solo não saturado de água na porção superior do gradiente implica grande disponibilidade de volume de solo para a exploração das raízes, em relação às partes mais inferiores do gradiente.

A fração de tomada de água sugere que pelo menos 30% da água adquirida pela comunidade arbórea das regiões de cerrado *sensu stricto* no topo do gradiente vem de regiões mais profundas do perfil do solo, sendo a demais fração retirada exclusivamente das partes mais superficiais do solo. Estes resultados em termos de comunidade são consistentes com a presença de muitas espécies com sistemas radiculares dimórficos (Scholz et al., 2008a), que podem explorar mais de uma região do perfil do solo. Apesar de possíveis variações entre os indivíduos das espécies estudadas, os resultados aqui suportam o fato de que a exploração de água nos solos ocorreria preferencialmente no primeiro metro do perfil solo, já que estudos têm demonstrado que a maior parte das raízes finas de plantas do cerrado ocupa esta parte do perfil (Oliveira et al., 2005).

Os resultados aqui demonstrados sugerem que as espécies lenhosas apresentam um comportamento de explorar os recursos hídricos das camadas menos profundas do solo, ao menos na estação chuvosa. Esta estratégia seria utilizada devido à grande frequência de chuvas ocorrentes nesta estação provendo grande quantidade de água para as plantas explorarem (Dodd et al., 1998). Apesar da presença de um lençol freático, a tomada de água desta fonte poderia ser importante apenas na estação seca, já que em ambientes sazonais como algumas savanas da Austrália, foi demonstrado que até 50% da água transpirada pelas espécies sempre verdes nesta estação provinham da água freática (Lamontagne et al., 2005). Há evidência de que muitas espécies lenhosas do cerrado, ao menos em vegetações densas, podem explorar regiões profundas do solo (ao redor 1,5-3 m) durante a estação seca (Goldstein et al., 2008), o que sugere uma possível separação na exploração de nicho entre estas e as gramíneas. A possível capacidade plástica de explorar várias regiões do perfil de solo em épocas distintas deve ser considerada uma estratégia importante que permitiria a coexistência de uma comunidade vegetal altamente diversa em sistemas sazonais (Eggemyer et al., 2008; Yang et al., 2010).

A comunidade de espécies lenhosas no topo do gradiente de relevo apresenta uma grande variedade de estratégias de utilização de água, o que permitiria a co-existência de uma diversidade das mesmas. Esse resultado está de acordo com a proposta do modelo de duas camadas (Walter 1971) que sugere que árvores e gramíneas poderiam co-existir devido à exploração de recursos em regiões diferenciadas do perfil de solo; no presente caso a coexistência de várias espécies arbóreas poderia ser derivada do mesmo mecanismo. Muitos estudos realizados em regiões savânicas ao redor do globo têm testado essa hipótese, sendo esta corroborada em alguns casos e em outros não (Schenk e Jackson, 2002).

Enquanto espécies lenhosas do Cerrado são capazes de, aparentemente, tomar água superficial e profunda em solos não saturados com água e bem profundos, estas não são capazes de realizar o mesmo em regiões onde a água freática pode tornar-se superficial na estação chuvosa, provavelmente devido ao fato de que solos encharcados limitam o estabelecimento das espécies e seu crescimento radicular (Eiten, 1972). Muitas plantas lenhosas do Cerrado e de outras vegetações savânicas são intolerantes ao alagamento, fato sugerido pelas baixas taxas de crescimento e acumulação de biomassa e alta mortalidade de plântulas quando suas raízes são submetidas ao alagamento (Joly e Crawford, 1992; Child et al., 2010). As condições de hipóxia devido aos altos níveis do lençol freático durante a estação chuvosa devem ser um fator determinante para a manutenção nas diferenças de vegetação e nos padrões de uso de água das espécies lenhosas ali presentes (Désilets e Houle, 2005; Child et al., 2010). Algumas espécies podem ser encontradas ao longo de todo o gradiente, caso de *Stryphnodendron adstringens*, encontrada tanto na parte alta como na parte onde o lençol freático é superficial. A ocorrência desta espécie nestes locais pode sugerir que algumas espécies lenhosas são plásticas o suficiente, tendo assim a capacidade de mudar seus padrões de crescimento e investimento em raízes para lidar com condições tão contrastantes. Este fato foi encontrado para uma das espécies mais comuns do cerrado, *Tabebuia aurea*, que foi capaz de sobreviver e crescer em condições de alagamento, reduzindo seu crescimento em altura e investindo em um sistema radicular superficial bem distribuído (Cabral et al., 2004).

O impacto da estrutura da vegetação na captação de água

A profundidade do lençol freático tem papel importante na estruturação das diferentes vegetações estudadas ao longo do gradiente, já que a profundidade do lençol limita não só o padrão de captação de água, mas também parâmetros da estrutura da vegetação. A variabilidade nas estratégias de tomada de água do solo pode reduzir

significativamente a competição interespecífica e permitir a coexistência de uma comunidade diversa e complexa de espécies lenhosas (Leffler e Caldwell, 2005), o que se mostra consistente neste estudo, já que comunidades mais ricas e complexas ocorrem no topo do gradiente, onde as estratégias de utilização de água são mais diversas. Nas regiões mais baixas, entretanto, a água freática mais superficial restringe fortemente o crescimento radicular e a possibilidade de as plantas explorarem uma maior quantidade de nichos na tomada de água. Essas condições restritivas tendem a limitar a acumulação de biomassa, levando assim a comunidades vegetais menos complexas e diversas.

Em alguns casos os padrões dos gradiente topográficos podem ser obscurecidos pela presença de concreções lateríticas em diferentes posições do gradiente, estas podem limitar fortemente a penetração das raízes nos horizontes mais profundos dos solos (Sarmiento, 1983; Furley e Ratter, 1988; Haridasan, 2008). Em adição a este fator físico do solo, o fogo também pode exercer um papel importante no desenvolvimento de vegetações de diferentes complexidades estruturais por criar condições favoráveis a um crescimento rápido das gramíneas, impedindo estabelecimento de plântulas arbóreas e mesmo causando mortalidade nos indivíduos lenhosos adultos (Hennenberg et al., 2005; Hoffmann et al., 2009). O efeito do fogo pode ser muito importante nas partes mais baixas do gradiente, onde a diversidade de gramíneas é alta e a biomassa seca das mesmas poderia propiciar matéria prima para futuros incêndios e manutenção deste tipo de vegetação (Scholz et al., 2008b). Entretanto a manutenção destas diferenças no gradiente pode ser causada por um efeito sinérgico das condições hídricas (altura do lençol freático) e passagem do fogo.

1.5 Conclusões

A altura da água freática afeta os padrões de tomada de água de espécies lenhosas ao longo de um gradiente topográfico. Espécies lenhosas crescendo na parte mais alta deste gradiente, sujeitas a um solo mais profundo, apresentam grande variabilidade nas estratégias de uso de água, o que é relacionado com a vegetação mais rica e complexa estruturalmente. Nas partes mais baixas as estratégias de tomada de água estão mais limitadas pela presença de uma água freática superficial, o que leva a formação de vegetações mais simples e menos diversas.

1.6 Referências

Barij, N., Stokes, A., Bogaard, T., Van Beek, R., 2007. Does growing on a slope affect tree xylem structure and water relations? *Tree Phys* 27, 757-764.

- Bourliere, F., 1983. Tropical Savannas: Ecosystems of the World. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C., Campanello, P., Scholz, F., 2005. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. *Trees* 19, 296-304
- Cabral, E.L., Barbosa, D.C.A., Simabukuro, E. A., 2004. Crescimento de plantas jovens de *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook. f. ex S. Moore submetidas a estresse hídrico. *Acta Bot. Bras.* 18, 241-251.
- Child, M.F., Milton, S.J., Dean, R.W.J., Lipsey, M.K., Puttick, J., Hempson, T.N., Mann, G.K., Babiker, H., Chaudrey, J. Humphrey, G., Joseph, G., Okes, N.C., Potts, R., Wistebaar, T., 2010. Tree-grass coexistence in a flood-disturbed, semi-arid savanna system. *Landsc. Ecol.* 25, 315-326.
- Clark, I., Fritz, P., 1997. Environmental Isotopes in Hydrogeology. Lewis Publishers, New York.
- Dawson, T.E., Mambelli, S., Plamboeck, A., Templer, P., Tu, K., 2002. Stable isotopes in plant ecology. *Annu. Rev. of Ecol. and Sys.* 33, 507-559.
- Désilets, P., Houle, G., 2005. Effects of resource availability and heterogeneity on the slope of the species-area curve along a floodplain-upland gradient. *J. Veg. Sci.* 16, 487-496.
- Dodd, M.B., Lauenroth, W.K., Welker, J.M., 1998. Differential water resource use by herbaceous and woody plant life-forms in a shortgrass steppe community. *Oecologia* 117, 504-512.
- Durigan, G., Ratter, J.A., 2006. Successional changes in cerrado and cerrado/forest ecotonal vegetation in western São Paulo State, Brazil, 1962-2000. *Edinburgh J. Bot.* 63, 119-130.
- Eiten, G., 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *Bot. Rev.* 38, 201-349.
- Eggemerys, K.D., Awada, T., Harvey, F.E., Wedin, D.A., Zhou, X., Zanner, C.W., 2008. Seasonal changes in depth of water uptake for encroaching trees *Juniperus virginiana* and *Pinus ponderosa* and two dominant C4 grasses in a semiarid grassland. *Tree Phys.* 29, 157-169.
- Ewe, S.M.L., Sternberg L.S.L., Childersm D.L., 2007. Seasonal plant water uptake patterns in the saline southeast Everglades ecotone. *Oecologia* 152, 607-616.
- Ferreira, J.N., Bustamante, M., Garcia-Montiel, D.C., Caylor, K.K., Davidson, EA., 2007. Spatial variation in vegetation structure coupled to plant available water determined by two-dimensional soil resistivity profiling in a Brazilian savanna. *Oecologia* 153, 417-430.
- Franco, A.C., 2002. Ecophysiology of woody plants. In: Oliveira, P.S., Marquis, R.J. (eds.), *The cerrados of Brazil*, Columbia University Press, New York, pp. 178-197.
- Franco, A.C., Bustamante, M., Caldas, L.S., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Kozovits, A.R., Rundel, P., Coradin, V.T.R. 2005. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees* 19, 326-335.
- Furley, P.A., 1996. The influence of slope on the nature and distribution of soils and plant communities in the central Brazilian cerrado. In: Anderson, M.G., Brooks, S. (eds), *Advances in Hillslope Processes* Wiley, London, p.327-346.
- Furley, P., 1999. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Glob. Ecol. Biog.* 8, 223-241.
- Furley, P.A., Ratter, J.A., 1988. Soil resources and plant communities of the central Brazilian Cerrado and their development. *J. Biog.* 15, 97-108.
- Furley, P.A., Proctor, J., Ratter, J. A., 1992. The nature and dynamics of forest-savanna boundaries. Chapman & Hall, London.

- Goldstein, G., Meinzer, F.C., Bucci, S.J., Scholz, F.G., Franco, A.C., Hoffmann, W.A., 2008. Water economy of Neotropical savanna trees: six paradigms revisited. *Tree Phys.* 28, 395-404.
- Goodland, R., Pollard, R., 1973. The Brazilian cerrado vegetation: a fertility gradient. *J. Ecol.* 61, 219-224.
- Goodland, R. 1971., A Physiognomic analysis the Cerrado vegetation of Central Brazil. *J. Ecol.* 59, 411-419.
- Gottsberger, G., Silberbauer-Gottsberger, I., 2006. Life in the cerrado: a South America tropical seasonal ecosystem. V. I Origin, structure, dynamics and plant use. Reta Verlag, Ulm.
- Greaver, T., Sternberg, L.S.L., (2010) Decreased precipitation exacerbates the effects of sea level on coastal dunes ecosystems. *Glob. Change Bio.* 16, 1860-1869.
- Haridasan, M., 2008. Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. *Braz. J. Plant Phys.* 20, 183-195.
- Hennenberg, K.J., Fischer F., Kouadio K., Goetze D., Orthmann B., Linsenmair K.E., Jeltsch F., Porembski, S. 2006. Phytomass and fire occurrence along forest-savanna transects in the Comoé National Park, Ivory Coast. *J. Trop. Ecol.* 22, 303-311.
- Hoffmann, W.A., Adasme, R., Haridasan, M., Carvalho, M.T., Geiger, E., Pereira, M.A.B., Gotsch, S.B., Franco, A.C., 2009. Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna–forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecol.* 90, 1326-1337.
- Hurlbert, S.H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monog.* 54, 187-211.
- Jackson, P.C., Meinzer, F.C., Bustamante, M.M.C., Goldstein, G., Franco, A.C., Rundel, P.W., Caldas, L.S., Iglar, E., Causin, F., 1999. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian cerrado ecosystem. *Tree Phys.* 19, 717-724.
- Joly, C.A., Crawford, R.M.M., 1982. Variation in tolerance and metabolic responses to flooding in some tropical trees. *J. Exp. Bot.* 33, 799-809.
- Lamontagne, S., Cook, P.G., O’Grady, A., Eamus, D., 2005. Groundwater use by vegetation in a tropical savanna riparian zone (Daly River, Australia). *J. Hydro.* 310, 280-293.
- Oliveira, R.S., Bezerra, L., Davidson, E.A., Pinto, F., Klink, C.A., Nepstad, D.C., Moreira, A., 2005. Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of Central Brazil. *F. Ecol.* 19, 574-581.
- Oliveira-Filho, A.T., Ratter, J.A., 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado Biome. In: Oliveira, P.S., Marquis, R.J. (eds.), *The cerrados of Brazil*, Columbia University Press, New York, pp. 121-140.
- Oliveira-Filho, A.T., Shepherd, G.J., Martins, F.R., Stubblebine, W.H., 1989. Environmental factors affecting physiognomic and floristic variation in an area of Cerrado in central Brazil. *J. Trop. Ecol.* 5, 413–431
- Prior, L.D., Eamus, D., Bowman, D.M.J.S., 2004. Tree growth rates in north Australian savanna habitats: seasonal patterns and correlations with leaf attributes. *Austr. J. Bot.* 52, 303-314
- Querejeta, J.I., Estrada-Medina, H., Allen, M.F., Jimenez-Osornio, J.J., 2007. Water source partitioning among trees growing on shallow karst soil in a seasonally dry tropical climate. *Oecologia* 152, 26-36.
- Ratter, J.A., Ribeiro, J.F., Bridgewater, S., 1997. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Ann. Bot.* 80, 223-230.
- Romero-Saltos, H., Sternberg, L.S.L., Moreira, M.Z., Nepstead, D., 2005. Rainfall exclusion in an eastern Amazonian forest alters soil water movement and depth of water uptake. *Am. J. Bot.* 92(3), 443-455.

- Rossatto, D.R., Hoffmann, W.A., Franco, A.C., 2009. Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affects forest-savanna boundaries. *F. Ecol.* 23, 689-698.
- Ruggiero, P.G.C., Batalha, M.A., Pivello, V.R., Meirelles, S.T.M., 2002. Soil-vegetation relationships in cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous Forest, Southeastern Brazil. *Plant Ecol.* 160, 1-16.
- Ruggiero, P.G.C., Pivello, V.R., Sparovek, G., Teramoto, E., Pires Neto, A.G., 2006. Relação entre solo, vegetação e topografia em área de cerrado (Parque Estadual de Vassununga, SP): como se expressa em mapeamentos? *Acta Bot. Bras.* 20, 383-394.
- Saha, A.K., Sternberg, L.S.L., Miralles-Wilhelm, F., 2009. Linking water sources with foliar nutrient status in upland plant communities in the Everglades National Park, USA. *Ecohydrology* 2, 42-54.
- Sankaran, M., Hanan, N.P., Scholes, R.J., Ratnam, J., Augustine, D.J., Cade, B.S., Gignoux, J., Higgins, S., Roux, X., Ludwig, F., Ardo, J., Banyikwa, F., Bronn, A., Bucini, G., Caylor, K.K., Coughenour, M.B., Diouf, A., Ekaya, W., Feral, C.J., February, E.C., Frost, P.G., Hiernaux, P., Hrabar, H., Metzger, K.L., Prins, H.H.T., Ringrose, S., Sea, W., Tews, J., Worden, J., Zambatis, N. (2005) Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438, 846-849.
- Sankaran, M., Ratnam, J., Hanan, N., 2008. Woody cover in African savannas: The role of resources, fire and herbivory. *Glob. Ecol. Biog.* 17, 236-245.
- Sarmiento, G., 1983. The savannas of tropical America. In: Bouliere, F. (ed), *Tropical savannas, Ecosystems of the World/Tropical Savannas*, Elsevier Scientific Pub. New York, pp.245-248.
- Schenk, H.J. & Jackson, R.B., 2002. Rooting depths, lateral roots spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *J. Ecol.* 90, 480-494.
- Silberbauer-Gottsberger, I., Eiten, G., 1987. A hectare of cerrado. I. General aspects of the trees and thick-stemmed shrubs. *Phyton* 27, 55-91.
- Scholz, F.G., Bucci, S.J., Goldstein, G., Moreira, M.Z., Meinzer, F.C., Domec, J.C., Villalobos-Vega, R., Franco, A.C., Miralles-Wilhelm, F., 2008a. Biophysical and life-history determinants of hydraulic lift in Neotropical savanna trees. *F. Ecol.* 22, 773-786.
- Scholz, F.G., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C., Salazar, A., 2008b. Plant- and stand-level variation in biophysical and physiological traits along a tree density gradients in the Cerrado. *Braz. J. Plant Phys.* 20, 217-232.
- Vendramini, P.F., Sternberg, L.S.L., 2007. A faster plant stem-water extraction method. *Rapid Comm. Mass Spectro.* 21, 164-168.
- Villalobos-Vega, R., 2010. Water table and nutrient dynamics in neotropical savannas and wetland ecosystems. Ph.D., UNIVERSITY OF MIAMI, Miami, Florida.
- Walter, H., 1971. *Natural savannas. Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation.* Oliver and Boyd, Edinburgh, UK.
- Yang, H., Auerswald, K., Bai, Y., Han, X., 2010. Complementarity in water sources among dominant species in typical steppe ecosystems of Inner Mongolia, China. *Plant Soil.* In press. DOI: 10.1007/s11104-010-0307-4.

Capítulo 2

**A utilização de recursos hídricos em
formas de crescimento co-existindo em
um cerrado *sensu stricto***

2.1 Introdução

A coexistência de espécies vegetais em um mesmo local, que poderiam ser competidores potenciais por recursos, como água, nutrientes e luz tem sido tema de um grande número de estudos ecológicos em várias formações vegetacionais ao redor do globo (Sankaran *et al.* 2008, Baudena *et al.* 2010). Nas vegetações savânicas e campestres o foco principal dos estudos tem sido a competição por água e nutrientes entre árvores e gramíneas, as quais são os componentes de maior diversidade e dominância nestes sistemas (Sankaran *et al.* 2005, Haridasan 2008). Muitas hipóteses foram propostas a respeito da co-existência de árvores e gramíneas nestes sistemas, especialmente tratando a respeito da exclusão competitiva entre esses componentes (Walter 1971; Sankaran *et al.* 2005; Sankaran *et al.* 2008; Baudena *et al.* 2010).

Normalmente é proposto que gramíneas e árvores não competem na utilização de água e nutrientes nos sistemas savânicos, devido as primeiras apresentarem sistemas radiculares superficiais, e as últimas desenvolveram sistemas radiculares profundos que lhes permitem acesso a fontes de água mais estáveis e profundas (Walter 1971; Sarmiento *et al.* 1985; Midwood *et al.* 1998; Jackson *et al.* 1999; Scheiter e Riggens 2007). As relações de competição no solo entre árvores e gramíneas podem ser complicadas pela presença de árvores com sistemas radiculares dimórficos e a presença de redistribuição hidráulica, o que resultaria num padrão mais complexo de uso de água e nutrientes ao longo do perfil de solo (Ludwig *et al.* 2003; Scholz *et al.* 2008; Goldstein *et al.* 2008). Em regiões de savana tropicais os padrões de uso dos recursos do solo podem ser ainda mais intrincados devido à grande diversidade de espécies de outras formas de crescimento.

A vegetação do Cerrado cobre aproximadamente 20% do território nacional, sendo caracterizadas por um solo altamente intemperizado, bem drenado e pobre em nutrientes e um clima sazonal, possuindo uma estação seca que ocorre durante o inverno (Oliveira-Filho e Ratter 2002; Franco 2002). Diversos tipos de vegetações ocorrem lado a lado formando um mosaico ao longo do cerrado, apresentando desde formações campestres, passando por formações savânicas até formações florestais (Oliveira-Filho e Ratter 2002); entretanto as formações savânicas, conhecidas como cerrado *sensu stricto*, dominam a maior parte da paisagem (Ribeiro e Walter 2008). O cerrado *sensu stricto* é composto de uma matriz muito diversa de espécies coexistentes de diferentes famílias vegetais, possuindo uma grande diversidade de espécies herbáceas, em adição às espécies de árvores e gramíneas (Eiten 1972; Ribeiro e Walter 2008). A diversidade de espécies vasculares no cerrado *sensu stricto*

pode chegar a 200 espécies por hectare (Gottsberger e Silbebauer-Gottsberger 2006; Ribeiro e Walter 2008).

A alta diversidade de espécies herbáceas tem sido objeto de poucos estudos de comunidades de Cerrado e também em estudos fisiológicos e funcionais (Ribeiro e Walter 2008). As plantas herbáceas são geralmente classificadas como ervas devido ao seu pequeno tamanho, ao redor de 20 cm, e ausência de um componente lenhoso bem desenvolvido acima do solo. Apesar de seu caráter mais herbáceo, tais plantas podem possuir um sistema radicular lenhoso altamente desenvolvido, podendo ser chamadas como verdadeiras árvores subterrâneas (Rawitscher e Rachid 1946; Rizzini e Heringer 1962; Rizzini 1965). Um sistema radicular profundo em espécies herbáceas do Cerrado poderia indicar que estas serão competidoras em potencial por água e nutrientes com espécies arbóreas, especialmente pelo fato de no Cerrado estas ervas serem perenes e não anuais como em outras savanas da América do Sul (Sarmiento e Monasterio 1983).

O objetivo deste trabalho foi comparar a tomada de água e o potencial hídrico foliar na estação seca e chuvosa de três formas de crescimento contrastantes que ocorrem em uma área de cerrado *sensu stricto*: árvores, gramíneas e ervas. Espera-se que as árvores e gramíneas partitionem o uso de água, como postulado pelo modelo de duas camadas proposto por Walter (1971) (Midwood et al. 1998; Schenck e Jackson 2002): as árvores vão utilizar água de solo mais profundo tanto na estação chuvosa quanto na estação seca, mantendo assim potenciais hídricos foliares similares a despeito das mudanças na disponibilidade de água enquanto que gramíneas irão utilizar água das regiões mais superficiais, estando sujeitas a maiores variações no potencial hídrico foliar. No entanto, espera-se que as ervas irão partilhar o uso de recursos do solo com as árvores e as gramíneas, extraindo água preferencialmente das regiões intermediárias do perfil do solo que não são potencialmente exploradas por árvores e gramíneas.

2.2 Materiais e Métodos

Área de Estudo

Este estudo foi conduzido na Reserva Ecológica do IBGE (RECOR) localizada cerca de 30 km ao sul de Brasília (15°56'S, 47°53'W). A RECOR possui uma altitude média de 1100m, uma precipitação média de 1450 mm (média do período entre 1990-2005) e uma sazonalidade pronunciada com a presença de uma estação seca entre Maio e Setembro. No ano de 2009 a precipitação anual foi de 1740 mm (Figura 1), com um período sem chuvas entre Junho e Agosto. As temperaturas médias situaram-se entre 19 a 23°C, as máximas ao

redor de 30°C durante o verão e as mínimas ao redor de 6°C no inverno. Os solos da reserva são predominantemente latossolos altamente intemperizados, sendo profundos e bem drenados. Na área de estudo o lençol freático ocorre a uma profundidade de 7 m, com uma variação anual de profundidade ao redor de 1-2 m (Figura 1).

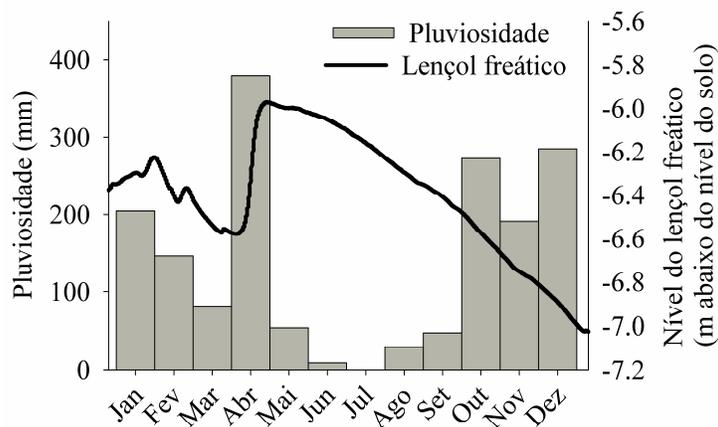


Figura 1. Mudanças sazonais na pluviosidade e na profundidade do lençol freático na área de estudo para o ano de 2009.

Seleção de Espécies

As espécies deste estudo foram selecionadas em uma área típica de cerrado *sensu stricto* em Agosto de 2009 (15°56'02"S e 47°52'20"W) ao redor de um poço artesiano montado para se estudar variações de lençol freático. Este poço possui um sensor de pressão (Solinst – Levelogger, Model 3001 F30/M10) que monitora diariamente as variações na altura do lençol freático (Figura 1). Neste local três formas de crescimento foram selecionadas de acordo com a classificação de Eiten (1972, 1991): árvores (vegetais com um tronco altamente lenhoso, geralmente maiores que 2 metros), ervas (plantas eudicotiledôneas de pequeno tamanho, ao redor de 10-40 cm de altura, com um pequeno ramo aéreo pouco ou não suberizado e não ramificado) e gramíneas (espécies das famílias Poaceae e Cyperaceae, possuidores de caules herbáceos em forma de culmos). A coleta das amostras foi realizada em Agosto de 2009 no pico da estação seca e em Dezembro de 2009 no pico da estação chuvosa. Para árvores e ervas foram amostrada 8 espécies (Tabela 1). Para as gramíneas foram amostradas cinco espécies na estação seca e sete na estação chuvosa (Tabela 1). Em cada caso selecionou-se três indivíduos de cada espécie.

Potencial hídrico foliar

Os potenciais hídricos do amanhecer (Ψ_{am}) e ao meio dia (Ψ_{md}) foram utilizados como indicadores do status hídrico das plantas e foram medidos uma única vez na estação seca (Agosto de 2009) e na estação chuvosa (Dezembro de 2009). As folhas dos indivíduos selecionados foram coletadas entre as 4:00-5:00 da manhã para medidas de Ψ_{am} , enquanto que as medidas de Ψ_{md} foram tomadas ao redor do meio dia (12:00-13:00). Os potenciais hídricos foram medidos com o auxílio de uma câmara de pressão (modelo 3005-14442; Soil Moisture, Santa Barbara, California). Foram medidas três folhas por indivíduo logo após a coleta das folhas nos indivíduos.

Tabela 1. Espécies amostradas nas diferentes formas de crescimento. * Espécies amostradas apenas na estação chuvosa. Fenologia de árvores baseada em Franco et al. (2005) e Rossatto et al. (2009); para ervas e gramíneas baseada em observações em campo.

Espécies	Família	Forma crescimento	Fenologia
<i>Byrsonima crassa</i> Nied.	Malpighiaceae	Árvore	Brevidecídua
<i>Eriotheca pubescens</i> (Mart. et Zucc.) Schott & Endl.	Malvaceae	Árvore	Decídua
<i>Hymenaea stigonocarpha</i> Mart. ex Hayne	Fabaceae	Árvore	Brevidecídua
<i>Miconia ferruginata</i> DC.	Melastomataceae	Árvore	Sempre verde
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	Vochysiaceae	Árvore	Decídua
<i>Roupala montana</i> Aubl.	Proteaceae	Árvore	Sempre verde
<i>Schefflera macrocarpa</i> (Cham. & Schltdl.) Frodin	Araliaceae	Árvore	Sempre verde
<i>Symplocos rhamnifolia</i> A.DC.	Symplocaceae	Árvore	Decídua
<i>Bauhinia pulchella</i> Benth.	Fabaceae	Erva	Sempre verde
<i>Chamaecrista orbiculata</i> (Benth.) Irwin & Barneby	Fabaceae	Erva	Decídua
<i>Galactia peduncularis</i> Benth.	Fabaceae	Erva	Sempre verde
<i>Leandra erostrata</i> (DC.) Cogn.	Melastomataceae	Erva	Sempre verde
<i>Myrcia lineriaifolia</i> Camb.	Myrtaceae	Erva	Sempre verde
<i>Peltaea polymorpha</i> (A.St.-Hil.) Krapov. & Cristóbal	Malvaceae	Erva	Decídua
<i>Sabicea brasiliensis</i> Werhn.	Rubiaceae	Erva	Sempre verde
<i>Salacia campestris</i> (Camb.) A.C.Smith.	Hippocrateaceae	Erva	Decídua
<i>Echinolaena inflexa</i> (Poir.) Chase	Poaceae	Gramínea	Perene
<i>Rhynchospora consanguinea</i> (Kunth) Böeckl.	Cyperaceae	Gramínea	Perene
<i>Aristida gibbosa</i> (Nees) Kunth	Poaceae	Gramínea	Anual
<i>Schizachirium sanguineum</i> (Reitz.) Alst..	Poaceae	Gramínea	Anual
<i>Axonopus aureus</i> Beauv.	Poaceae	Gramínea	Perene
<i>Panicum cervicatum</i> Chase*	Poaceae	Gramínea	Anual
<i>Eriochrysis cayennensis</i> P. Beauv.*	Poaceae	Gramínea	Anual

Análises de Isótopos

Ramos suberizado das árvores e ervas e bulbos e culmos de gramíneas foram coletados dos indivíduos selecionados. Para gramíneas a coleta foi baseada no procedimento

de Barnard et al. (2006), que mostrou que as assinaturas isotópicas dos bulbos e culmos de gramínea representam fielmente as assinaturas isotópicas do solo. Em todos os casos foram amostrados apenas um ramo de três indivíduos de cada espécie, porém devido a perdas do material durante o processamento o número amostral variou entre um e três ramos para cada espécie. As amostras coletadas das árvores tiveram a casca retirada e os ramos foram cortados em um tamanho de 10 cm de comprimento. Todas as amostras coletadas foram imediatamente refrigeradas e isoladas em frascos que foram colocados em um isopor com gelo para evitar evaporação de água.

Amostras de solo foram coletadas durante a estação seca e chuvosa para determinar variações nas assinaturas de $\delta^2\text{H}$ e $\delta^{18}\text{O}$ da água do solo a diferentes profundidades. Três perfis de solo foram utilizados na área de estudo, em cada um deles foram amostrados solos a: 10, 20, 40, 60, 80, 100, 120, 160, 200, 250 e 300 cm de profundidade (três amostras por profundidade). Água da chuva foi coletada mensalmente entre Outubro de 2007 e Novembro de 2009 para confecção de uma linha de assinatura isotópica de chuva.

A água das amostras de plantas e de solos foi extraída dos ramos coletados no Laboratório de Fisiologia Vegetal da Universidade de Brasília, seguindo procedimentos do método proposto por Vendramini e Sternberg (2007). Após a extração as amostras de água das espécies amostradas, da chuva, dos solos e do lençol freático foram seladas em tubo de vidro a vácuo e então enviadas ao Laboratory of Stable Isotope Ecology in Tropical Ecosystems (University of Miami, Florida) para análise isotópica. As amostras de água foram analisadas em um sistema Multiflow conectado a um espectrômetro de massa (Elementar, Hanau, Germany). As razões isotópicas de oxigênio e hidrogênio são mostradas aqui como $\delta^{18}\text{O}$ e $\delta^2\text{H}$ respectivamente, sendo calculadas como:

$$\delta^{18}\text{O} \text{ ou } \delta^2\text{H} = \left\{ \left(\frac{R_{\text{amostra}}}{R_{\text{SMOW}}} \right) - 1 \right\} \times 1000$$

onde R_{amostra} e R_{SMOW} representam a razão do isótopo mais pesado ao mais leve nas amostras e em um padrão. O padrão utilizado foi o SMOW (padrão de água oceânica), sendo a precisão de análise $\pm 0.1\%$ para oxigênio e $\pm 2.0\%$ para hidrogênio.

Análise dos dados

Profundidade de tomada de água: Para estimar a profundidade média de tomada de água em cada espécie analisada foi utilizado o modelo proposto por Romero-Saltos et al. (2005), que

assume a tomada de água de plantas em um segmento vertical de 50 cm ao redor das raízes. A quantidade de água tomada por uma planta ao longo desse segmento de 50 cm segue uma distribuição normal, sendo a assinatura isotópica do ramo igual à soma das assinaturas de água absorvidas pelas raízes. O modelo foi escrito em linguagem MATLAB e está disponível como material suplementar em Romero-Saltos et al. (2005). Os cálculos da profundidade média de tomada de água das espécies foram realizados para cada indivíduo amostrado, porém apenas a média de cada espécie foi utilizada na análise final. Os cálculos foram feitos com as assinaturas de $\delta^{18}\text{O}$, as quais não diferiram dos cálculos utilizados com $\delta^2\text{H}$ ($F_{1,38} = 0.35$ $P > 0.10$).

Análises estatísticas: Uma análise fatorial ANOVA, seguido de teste de Tukey, foi utilizada para verificar os efeitos das formas de crescimento (arvore, erva e gramínea) e estação (seca e chuvosa) nos potenciais hídricos do amanhecer e meio dia, nas assinaturas isotópicas e na profundidade de tomada de água. Estas análises foram conduzidas no software Statistica versão 7.0 (StatSoft Inc., OK, USA). As relações não-lineares entre o potencial hídrico da madrugada e a profundidade de tomada de água, assim como as relações lineares entre as assinaturas de $\delta^{18}\text{O}$ e $\delta^2\text{H}$ para solos, chuva e para as formas de crescimento foram analisadas no software Sigma Plot 11.0. Diferenças nas inclinações das retas das relações de $\delta^{18}\text{O}$ e $\delta^2\text{H}$ foram analisadas no software SMATR utilizando o método SMA (Standard Major Axis) (Warton et al. 2006).

2.3 Resultados

Potencial hídrico foliar: Houve um efeito significativo da interação entre a forma de crescimento e estação para Ψ_{am} ($F_{2,38} = 58,14$, $P < 0,0001$) indicando que na estação seca, as formas de crescimento divergem em seus potenciais hídricos da madrugada (teste de Tukey $P < 0,05$). As gramíneas exibiram os valores mais negativos de Ψ_{am} , enquanto maiores valores foram encontrados nas árvores (Figura 2A). Estas diferenças desapareceram na estação chuvosa, onde Ψ_{am} aumentou nas gramíneas e ervas, enquanto nas árvores os valores mantiveram-se semelhantes ao da estação seca. Uma interação significativa foi encontrada entre forma de crescimento e estação para Ψ_{md} ($F_{2,38} = 20,21$, $P < 0,0001$). Os valores mais negativos de Ψ_{md} foram encontrados para as gramíneas na estação seca (Figura 2B), enquanto árvores e ervas exibiram valores similares de Ψ_{md} (teste de Tukey $P > 0,15$). Essas

diferenças desapareceram na estação chuvosa, quando os valores de Ψ_{md} das gramíneas foram semelhantes aos das ervas e árvores.

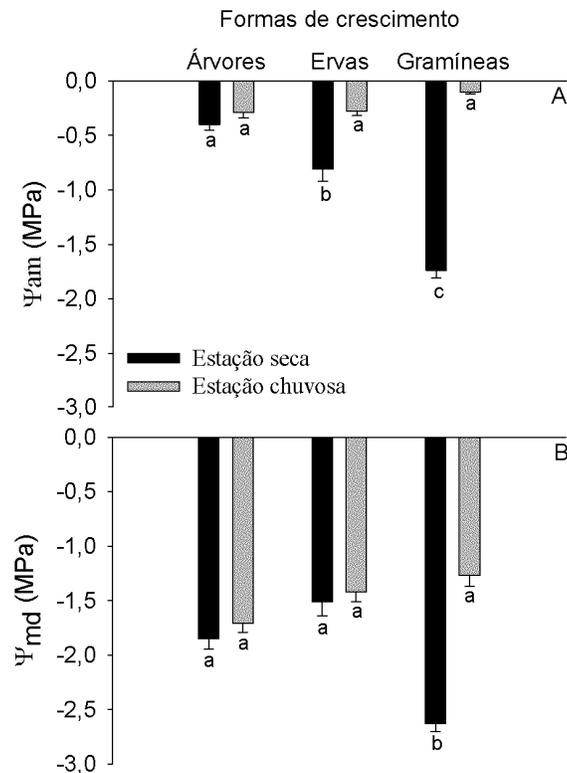


Figura 2. Potencial hídrico foliar ao (A) amanhecer (Ψ_{am}) e ao (B) meio dia (Ψ_{md}) para as diferentes formas de crescimento. Barras indicam erro padrão da média ($n=5-7$ para gramíneas e $n = 8$ para árvores e ervas). Letras diferentes indicam diferença estatística de acordo com o teste de Tukey ($P < 0,05$).

Assinaturas isotópicas: A linha da relação entre $\delta^2\text{H}$ e $\delta^{18}\text{O}$ para os valores de chuva (Figuras 3A e 3B) apresentou uma inclinação ao redor de 8,0 e um intercepto de 6,33, sendo muito similar a linha de chuva meteórica global. A água dos solos na estação seca foi isotopicamente mais enriquecida e desviou significativamente da linha da chuva (SMATR Statistic = 44,56 $P = 0,0234$) (Figura 3A, inserção). A água dos solos coletadas na estação chuvosa não diferiu da linha de água da chuva (SMATR Statistic = 8,41 $P = 0,071$, Figura 3B). A água da chuva que caiu durante o período seco foi isotopicamente mais enriquecida quando comparada a água de chuvas na estação chuvosa, tanto para $\delta^2\text{H}$ ($F_{1,15} = 12,61$ $P < 0,01$) como para $\delta^{18}\text{O}$ ($F_{1,15} = 12,59$ $P < 0,01$) (Figura 3C).

Houve uma variação significativa nas assinaturas de $\delta^2\text{H}$ e $\delta^{18}\text{O}$ ao longo do perfil de solo em ambas as estações (Figuras 3C e 3D; apenas as assinaturas de $\delta^{18}\text{O}$ são apresentadas). Em todos os casos, a água dos solos superficiais apresentou assinaturas mais enriquecidas em relação às assinaturas das amostras de solo coletadas em regiões mais profundas do solo.

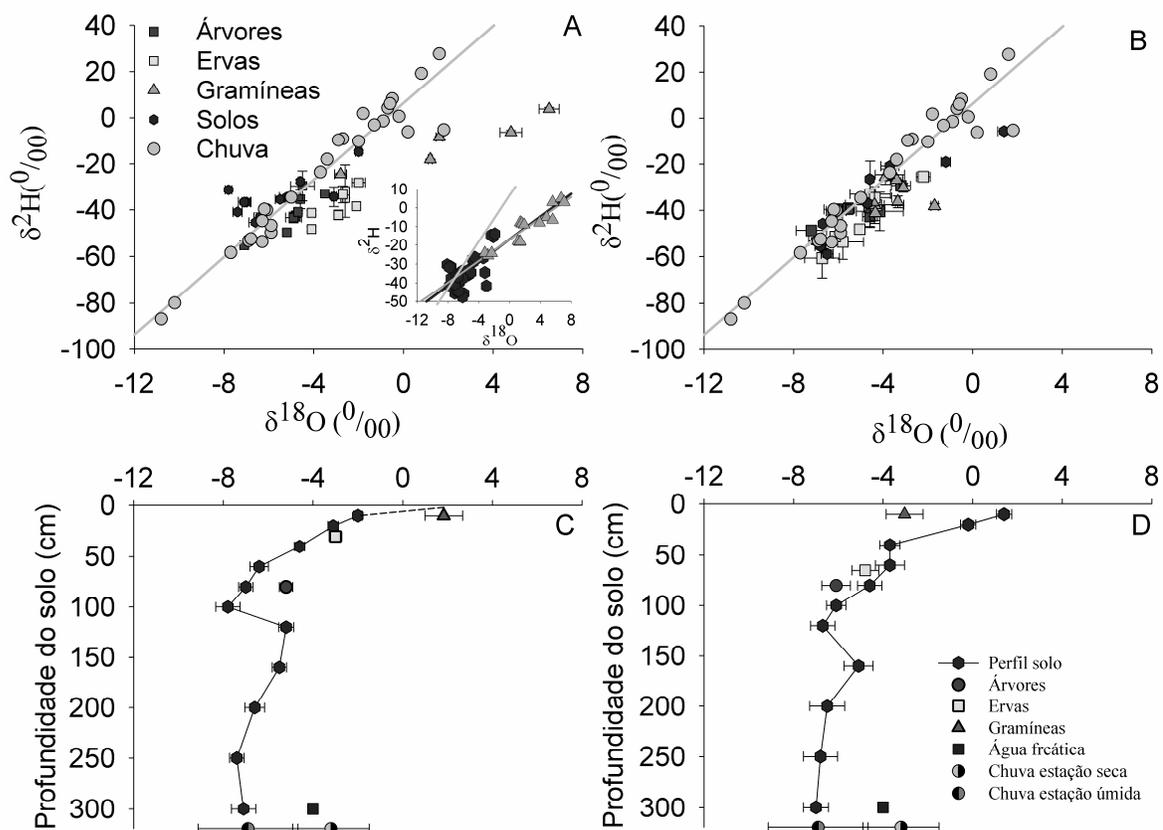


Figura 3. Relações entre $\delta^2\text{H}$ e $\delta^{18}\text{O}$ para a água da chuva, do solo e plantas na estação seca (A) e chuvosa (B). (C) e (D) demonstram as mudanças nas assinaturas de $\delta^{18}\text{O}$ ao longo de um perfil de solo na estação seca e chuvosa, respectivamente. Também são apresentadas as assinaturas de $\delta^{18}\text{O}$ para a água freática e a média da assinatura de $\delta^{18}\text{O}$ para as chuvas ocorrentes na estação seca e estação chuvosa. Barras verticais e horizontais representam o erro padrão das médias (A e B, $n = 1-3$ indivíduos). Barras horizontais (C e D) indicam erro padrão da média para as três formas de crescimento, para assinatura da chuva e para cada profundidade de solo ($n = 15-18$ para chuva e $n = 3$ para formas de crescimento e profundidade de solo).

Foi encontrada uma diferença significativa entre as formas de crescimento para as assinaturas de $\delta^2\text{H}$ e $\delta^{18}\text{O}$ na estação seca ($F_{1,38} > 34,90$, $P < 0,01$) e chuvosa ($F_{1,38} > 21,00$, $P < 0,01$). A água extraída das gramíneas na estação seca apresentou o maior enriquecimento (Figure 3A inserção), seguindo a linha de enriquecimento dos solos superficiais (SMATR Statistic = 0,0092; $P = 0,92$). A água extraída das árvores foi a menos enriquecida (Figuras 3C, D). A água das ervas apresentou uma assinatura intermediária entre aquelas encontradas para árvores e gramíneas, no entanto as relações entre $\delta^2\text{H}$ e $\delta^{18}\text{O}$ foram semelhantes entre árvores e gramíneas (SMATR Statistic = 0,04; $P = 0,34$), as quais também não diferiram da água da chuva (SMATR Statistic = 0,11; $P = 0,44$).

Profundidade de tomada de água: Apesar das diferenças significativas na profundidade de tomada de água entre as formas de crescimento ($F_{2,38} = 17,93$, $P < 0,01$) e um efeito da estação ($F_{1,38} = 88,90$, $P < 0,001$), a interação entre esses dois fatores não foi significativa ($F_{2,38} = 0,17$, $P = 0,83$). Houve uma separação entre árvores e gramíneas na profundidade de tomada de água (Figura 4), com as árvores tomando água das regiões mais profundas do solo, enquanto as gramíneas tomavam água da superfície (Figura 4A). Em contraste, as ervas tomaram água das camadas mais intermediárias e superficiais do solo, ocupando regiões onde as gramíneas estavam extraíndo água na estação seca (Figura 4A), contudo este fato não foi observado durante a estação chuvosa (Figura 4B).

As diferenças na profundidade de tomada de água relatadas assim mantiveram-se na estação chuvosa (Figura 4B), entretanto todas as formas de crescimento tomaram água de profundidades maiores durante a estação chuvosa em relação à estação seca (Figuras 4A e 4B). O potencial hídrico da madrugada foi altamente relacionado com a profundidade de tomada de água durante a estação seca (Figura 5A), porém esta relação não foi encontrada durante a estação chuvosa (Figura 5B).

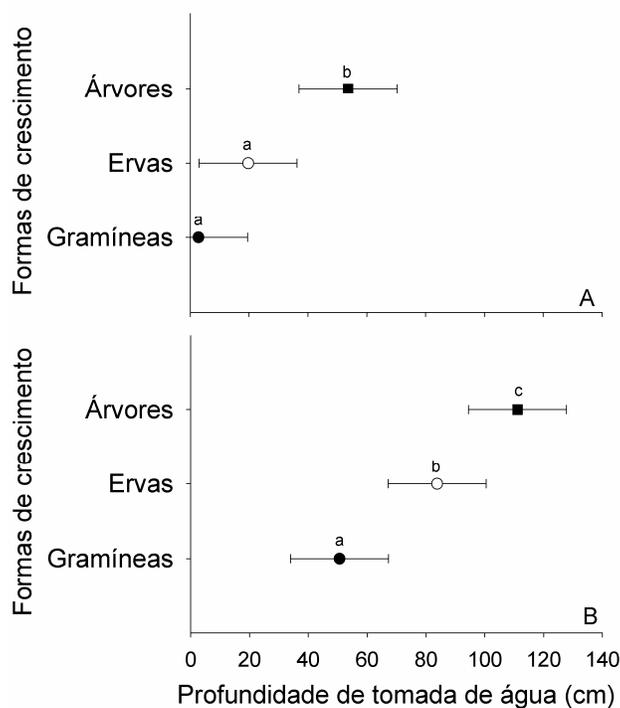


Figura 4. Profundidade média de tomada de água para as formas de crescimento na estação seca (A) e estação chuvosa (B). Barras horizontais indicam desvio padrão da média. Desvio padrão da média indica intervalos que representam 47,45% de captação de água para cada forma de crescimento.

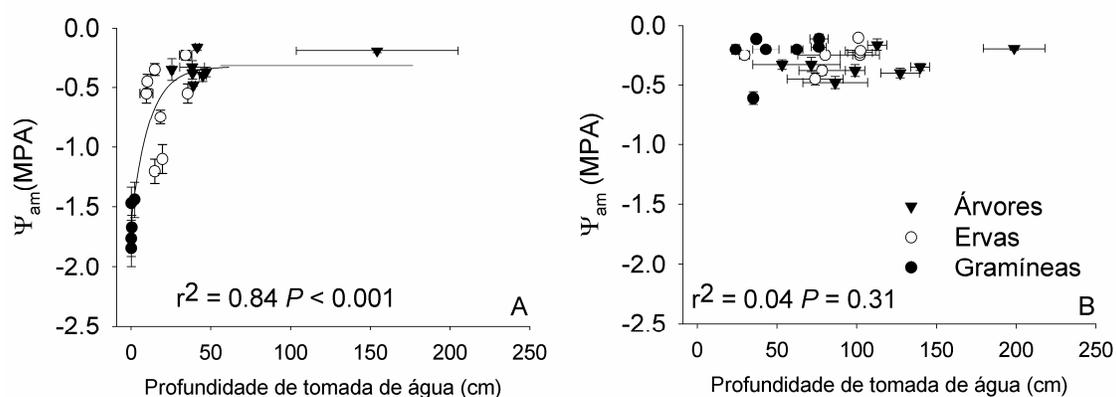


Figura 5. Relação entre a profundidade média de tomada de água e o potencial hídrico ao amanhecer na estação seca (A) e na estação chuvosa (B). Barras verticais e horizontais indicam erro padrão da média ($n = 1-3$ indivíduos).

2.4 Discussão

Regulação hídrica difere entre as formas de crescimento

Os menores valores de potencial hídrico ao meio dia, comparado com aqueles ao amanhecer, sugerem que as plantas estavam ativamente transpirantes durante a estação seca. Desta forma o enriquecimento isotópico encontrado na água de algumas amostras de caule, culmo e bulbos de ervas e gramíneas não pode ser descrito como resultado da evaporação de água dos tecidos amostrados (Dawson et al. 2002). Este é especialmente o caso nas gramíneas, em que as relações entre as assinaturas de hidrogênio e oxigênio seguiram a linha de enriquecimento isotópico das camadas mais superficiais do solo.

Apesar da sazonalidade ambiental marcante, as árvores do cerrado *sensu stricto* mostraram pouca variação nos valores de potencial hídrico ao amanhecer e ao meio dia, mantendo um comportamento iso-hídrico. Ao contrário, as gramíneas apresentam um comportamento anisótrico e mostraram variações sazonais nos valores de Ψ_{am} e Ψ_{md} . As árvores do cerrado *sensu stricto* são conhecidas pela capacidade de ajustar sua arquitetura hidráulica e relações hídricas para minimizar possíveis problemas entre demanda e o suprimento de água (Bucci et al. 2005; Bucci et al. 2008). As gramíneas, que extraem água das camadas mais superficiais do solo de acordo com suas assinaturas isotópicas mais enriquecidas, aparentemente não possuem tais mecanismos, estando assim sujeitas às variações hídricas ocorrentes nestas camadas entre as estações seca e chuvosa (Franco 2002). As ervas mantiveram um comportamento intermediário em termos de profundidade de tomada de água e também em padrões de variação no Ψ_{am} e Ψ_{md} . Durante a estação chuvosa as diferenças de Ψ_{am} e Ψ_{md} entre as formas de crescimento foram muito menos evidentes, provavelmente devido à freqüente presença das chuvas nesta estação.

A relação significativa entre os potenciais hídricos ao amanhecer e os valores médios de tomada de água durante a estação seca sugerem que plantas capazes de tomar água de regiões mais profundas do solo atingem altos níveis de hidratação de tecido e recuperação hídrica durante a noite, além de diminuir o declínio nos valores de potenciais hídricos ao meio dia. Durante a estação chuvosa, entretanto, não foi encontrada uma relação significativa entre os valores de tomada de água e potencial hídrico ao amanhecer. Na época chuvosa as chuvas são muito freqüentes propiciando a presença de uma condição úmida em todas as profundidades do perfil de solo (Jackson et al. 1999; Franco 2002; Oliveira et al. 2005a).

Partição de nicho de tomada de água entre as formas de crescimento

Os dados aqui apresentados sugerem que as gramíneas não competem significativamente pelos recursos do solo com as árvores. Em ambas as estações as gramíneas exploraram a água contida nas camadas mais superficiais do solo, as quais não são exploradas pelos sistemas radiculares de ervas e árvores. Na estação seca as assinaturas isotópicas extremamente enriquecidas das gramíneas sugerem uma utilização da água enriquecida das camadas superficiais do solo, sugerindo uma competição com as ervas. Os resultados encontrados se enquadram no modelo de exploração de duas camadas, proposto por Walter (1971) para explicar a co-existência de árvores e gramíneas nos ecossistemas savânicos.

A maior parte das gramíneas estudadas aqui são espécies C_4 (uma, *Echinochloa inflexa* é C_3 (ver ANEXO 1) porém os resultados são similares). Estas espécies mantêm-se relativamente verdes e ativamente transpirantes durante a estação seca, como sugerido pelos menores valores do potencial hídrico ao meio dia. A similaridade entre os valores de assinatura isotópica das gramíneas e das camadas mais superficiais do solo é uma boa evidência de que mesmo durante a estação seca, esta forma de crescimento está extraindo e utilizando a pouca água das camadas mais superficiais (Jackson et al. 1999). A capacidade de extração de água de camadas superficiais (entre a superfície e 0,5 m) tem sido mostrada para um grande número de cyperáceas e gramíneas (Eggemyers et al. 2008; Pataki et al. 2008), até mesmo durante períodos secos prolongados.

No presente estudo as árvores utilizaram água das regiões mais profundas do solo, quando comparadas as ervas e gramíneas. Esta profundidade é de 0,5 m durante a estação seca e ao redor de 1 m durante a estação chuvosa. Estes valores estão bem abaixo dos propostos por outros investigadores, que estimaram a tomada de água de espécies arbóreas, típicas de cerrado *sensu stricto*, entre 1,5 e 3,0 metros durante o auge da estação seca, que ocorre ao redor do mês de Agosto (Goldstein et al. 2008). No entanto, apesar de uma possível variação no tamanho e profundidade dos sistemas radiculares das espécies, os resultados aqui obtidos são consistentes com o fato de a comunidade de espécies lenhosas do cerrado *sensu stricto* apresentar a maior parte das raízes finas (absorventes, de fato) no primeiro metro (0,5-1m) do perfil de solo (Oliveira et al. 2005a). A profundidade média de tomada de água estimada aqui, também é similar para espécies arbóreas com sistemas radiculares profundos em vegetações da Florida (US) e de outros sistemas sazonais ao redor do mundo (Eggemyers et al. 2008; Saha et al. 2009; Greaver e Sternberg 2010). Esses

resultados também suportam a idéia de que o grau de sazonalidade do sistema leva a sistemas radiculares mais superficiais (Schenk and Jackson 2002).

Apesar do fato de que os dados na literatura indiquem que as espécies arbóreas do cerrado apresentam raízes finas predominantemente nas regiões mais superficiais do solo (Oliveira et al. 2005a), é contra a intuição pensar que espécies com possíveis sistemas radiculares profundos (como árvores e algumas ervas) possam tomar água de regiões mais profundas na estação chuvosa e não na estação seca. Isto por que durante a época seca as camadas mais superficiais do solo estariam mais secas e as regiões mais profundas e úmidas, incluindo a água freática, podem se tornar importantes fontes de água para a transpiração em alguns sistemas (Lamontagne et al. 2005). Entretanto a maior parte das espécies lenhosas e também as fisionomias savânicas, como o cerrado *sensu stricto*, atingem os maiores valores de índice de área folia durante a estação chuvosa (Hoffmann et al. 2005; Giambelluca et al. 2009), necessitando de uma maior quantidade de água para manter o status hídrico de um maior número de folhas ativamente transpirantes (Eamus et al. 2001; Schenk e Jackson 2002). De fato, a perda de água por transpiração destas fisionomias é maior durante a estação chuvosa devido à presença de uma vegetação com maior número de folhas e também gramíneas transpirantes (Eamus et al. 2001, Giambelluca et al. 2009), assim a estratégia de mudar a captação de água para regiões mais profundas seria necessária para a manutenção dessas novas folhas transpirantes, mostrando um claro efeito fenológico na utilização dos recursos hídricos.

Estudos na floresta Amazônica (Romero-Saltos et al. 2005) e em outras regiões (Greaver and Sternberg 2010) trouxeram dados que sugerem que mesmo que as plantas lenhosas tenham sistemas radiculares profundos, isso não significa que elas extraem água das regiões ocupadas por essas raízes (Romero-Saltos et al. 2005), particularmente em casos de seca severa (Markewitz et al. 2010). O alto investimento em biomassa de raízes nesses sistemas pode estar relacionado com a armazenagem de carboidratos (Castro e Kauffman 1998; Hoffmann et al. 2003), os quais são prontamente utilizados para a rebrota da biomassa aérea após a passagem do fogo ou de uma seca severa.

Ervas e gramíneas também apresentaram uma mudança na profundidade de tomada de água entre a estação seca e chuvosa, tomando água mais profunda nesta última. No caso das ervas e gramíneas essa estratégia pode ocorrer para aproveitar eventos de chuva que ocorrem durante o período seco, tais períodos de chuva são suficientes para molhar as camadas mais superficiais do solo (Romero-Saltos et al. 2005; Greaver and Sternberg 2010). Outra possibilidade é que ervas e gramíneas poderiam utilizar água de condensação que está

disponível no período frio da noite durante a estação seca (Oliveira et al. 2005b). O fenômeno da condensação de água em folhas de espécies no cerrado é extremamente freqüente na estação seca (Hoffmann et al. 2011). A tomada desta água condensada pode ser diretamente absorvida pela folha (Limm et al. 2009) ou cair e molhar as camadas mais superficiais do solo, sendo prontamente absorvidas pelos sistemas radiculares superficiais de gramíneas e algumas ervas.

2.5 Conclusões

Árvores, ervas e gramíneas particionam o uso de água no cerrado do Brasil Central, utilizando água de diferentes regiões do perfil de solo durante as estações seca e chuvosa, apesar de uma possível competição entre ervas e gramíneas durante a estação seca. As árvores extraem água de regiões mais profundas mantendo um comportamento iso-hídrico; as gramíneas exploram as camadas mais superficiais e sofrem grandes variações no potencial hídrico foliar enquanto as ervas exploram regiões intermediárias. Essa partição de recursos hídricos permite uma melhor exploração dos recursos do solo e deve reduzir a competição pela água disponível ao longo do perfil do solo, promovendo a co-existência de uma grande diversidade de espécies e formas de crescimento.

2.6 Referências

- Barnard RL, de Bello F, Gilgen AK, Buchmann N (2006) The $\delta^{18}O$ of root crown water best reflects source water $\delta^{18}O$ in different types of herbaceous species. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 20: 3799-3802.
- Baudena M, D'Andrea F, Provenzale A (2010) An idealized model for tree-grass coexistence in savannas: the role of life stage structure and fire disturbances. *Journal of Ecology* 98: 74-80.
- 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* 19: 296-304.
- Bucci SJ, Scholz FG, Goldstein G, Hoffmann WA, Meinzer FC, Franco AC, Giambelluca T, Miralles-Wilhelm F (2008) Controls on stand transpiration and soil water utilization along a tree density gradient in a Neotropical savanna. *Agricultural and Forest Meteorology* 148: 839-849.
- Castro EA, Kauffman JB (1998) Ecosystem structure in the Brazilian cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *Journal of Tropical Ecology* 14: 263-283.
- Dawson TE, Mambelli S, Plamboeck A, Templer P, Tu K (2002) Stable isotopes in plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 507-559.
- Eamus D, Hutley LB, O'grady AP (2001) Daily and seasonal patterns of carbon and water fluxes above a north Australian savanna. *Tree Physiology* 21: 977-988.

- Eggenmeyer KD, Awada T, Harvey FE, Wedin DA, Zhou X, Zanner CW (2008) Seasonal changes in depth of water uptake for encroaching trees *Juniperus virginiana* and *Pinus ponderosa* and two dominant C4 grasses in a semiarid grassland. *Tree Physiology* 29: 157-169.
- Eiten G (1972) The cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38: 201-349.
- Eiten G (1991) What is a herb? *Veröff. Geobot. Inst.* 706: 288-304.
- Franco AC (2002) Ecophysiology of woody plants. In: Oliveira PS, Marquis RJ (eds) *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna*. Columbia University Press, New York, pp. 178-197.
- Franco AC, Bustamante M, Caldas LS, Goldstein G, Meinzer FC, Kozovits AR, Rundel P, Coradin VTR (2005) Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees* 19: 326-335.
- Giambelluca TW, Scholz FG, Bucci SJ, Meinzer FC, Goldstein G, Hoffmann WA, Franco AC, Buchert MP (2009) Evapotranspiration and energy balance of Brazilian savannas with contrasting tree density *Agricultural and Forest Meteorology* 149: 1365-1376.
- Greaver T, Sternberg LSL (2010) Decreased precipitation exacerbates the effects of sea level on coastal dunes ecosystems. *Global Change Biology* 16: 1860-1869.
- Goldstein G, Meinzer FC, Bucci SJ, Scholz FG, Franco AC, Hoffmann WA (2008) Water economy of Neotropical savanna trees: six paradigms revisited. *Tree Physiology* 28: 395-404.
- Gottsberger G, Silberbauer-Gottsberger I (2006) *Life in the cerrado: a South America tropical seasonal ecosystem. v. I Origin, structure, dynamics and plant use*. Reta Verlag, Ulm.
- Haridasan M (2008) Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 20(3): 183-195.
- Hoffmann WA, Orthen B, Nascimento PKV (2003) Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. *Functional Ecology* 17: 720-726.
- Hoffmann WA, da Silva Jr ER, Machado GC, Bucci SJ, Scholz FG, Goldstein G, Meinzer FC (2005) Seasonal leaf dynamics across a tree density gradient in a Brazilian savanna. *Oecologia* 145: 307-316.
- Hoffmann W.A., Jaconis S.Y., Mckinley K.L., Geiger E.L., Gotsch S.G., Franco A.C. (2011) Fuels or microclimate? Understanding the drivers of fire feedbacks at savanna–forest boundaries. *Austral Ecology* (In Press). DOI: 10.1111/j.1442-9993.2011.02324.x
- Jackson PC, Meinzer FC, Bustamante MMC, Goldstein G, Franco AC, Rundel PW, Caldas LS, Iglar E, Causin F (1999) Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian cerrado ecosystem *Tree Physiology* 19: 717-724.
- Lamontagne S, Cook PG, O'Grady A, Eamus D (2005) Groundwater use by vegetation in a tropical savanna riparian zone (Daly River, Australia). *Journal of Hydrology* 310: 280-293.
- Leffler AJ, Caldwell MM (2005) Shifts in depth of water extraction and photosynthetic capacity inferred from stable isotope proxies across an ecotone of *Juniperus osteosperma* (Utah juniper) and *Artemisia tridentata* (big sagebrush). *Journal of Ecology* 93: 783-793.
- Limm MB, Simonin KA, Bothman AG, Dawson TE (2009) Foliar water uptake: a common water acquisition strategy for plants of the redwood Forest. *Oecologia* 161: 449-459.
- Ludwig F, Dawson TE, Kroon H, Berendse F, Prins HHT (2003) Hydraulic lift in *Acacia tortilis* trees on East African savanna. *Oecologia* 134: 293-300.
- Markewitz D, Devine S, Davidson, EA, Brando P, Nepstad DC (2010) Soil moisture depletion under simulated drought in the Amazon: impacts on deep water uptake. *New Phytologist* 187: 592-607.

- Midwood AJ, Boutton TW, Archer SR, Watts SE (1998) Water use by woody plants on contrasting soils in a savanna parkland: assessment with $\delta^2\text{H}$ and $\delta^{18}\text{O}$. *Plant Ecology* 205: 13-24.
- Oliveira RS, Bezerra L, Davidson EA, Pinto F, Klink CA, Nepstad DC, Moreira A (2005a) Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of Central Brazil. *Functional Ecology* 19: 574-581.
- Oliveira RS, Dawson TE, Burguess SSO (2005b) Evidence for direct water absorption by the shoot of the desiccation-tolerant plant *Vellozia flavicans* in the savannas of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 21: 585-588.
- Oliveira-Filho AT, Ratter JA (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado Biome. In: Oliveira PS, Marquis RJ (eds) *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna*. Columbia University Press, New York, pp 121-140.
- Pataki DE, Billings SA, Naumburg E, Goedhart DM (2008) Water sources and nitrogen relations of grasses and shrubs in phreatophytic communities of the Great Basin Desert. *Journal of Arid Environments* 72: 1581-1593.
- Philips DL, Gregg JW (2003) Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia* 136: 261-269.
- Rawitscher F, Rachid M (1946) Troncos subterrâneos de arvores brasileiras. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 17: 261-280.
- Ribeiro JF, Walter BMT (2008) Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: Sano S, Almeida SP, Ribeiro JF (eds) *Cerrado: Ecologia e flora*. Planaltina: EMBRAPA Cerrados, pp. 19-45.
- Rizzini CT (1965) Estudos experimentais sobre o xilopódio e outros órgãos tuberosos de plantas do cerrado. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 37: 87-113.
- Rizzini C, Heringer EP (1962) Studies on the underground organs of trees and shrubs from southern Brazilian savannas. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 34: 235-47.
- Romero-Saltos H, Sternberg LSL, Moreira MZ, Nepstead D (2005) Rainfall exclusion in an eastern Amazonian forest alters soil water movement and depth of water uptake. *American Journal of Botany* 92: 443-455.
- Rossatto DR, Hoffmann HA, Franco AC (2009) Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest-savanna boundary. *Functional Ecology* 23: 689-698.
- Saha AK, Sternberg LSL, Miralles-Wilhelm F (2009) Linking water sources with foliar nutrient status in upland plant communities in the Everglades National Park, USA. *Ecohydrology* 2: 42-54.
- Sankaran M, Hanan NP, Scholes RJ, Ratnam J, Augustine DJ, Cade BS, Gignoux J, Higgins S, Roux X, Ludwig F, Ardo J, Banyikwa F, Bronn A, Bucini G, Caylor KK, Coughenour MB, Diouf A, Ekaya W, Feral CJ, February EC, Frost PG, Hiernaux P, Hrabar H, Metzger KL, Prins HHT, Ringrose S, Sea W, Tews J, Worden J, Zambatis N (2005) Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438: 846-849.
- Sankaran M, Ratnam J, Hanan N (2008) Woody cover in African savannas: The role of resources, fire and herbivory. *Global Ecology and Biogeography* 17: 236-245.
- Sarmiento G, Monasteiro M (1983.) Life forms and phenology. In: Bourlière F (ed) *Ecosystems of the world: Tropical savannas*. Elsevier Science, Amsterdam, p.79-108.
- Sarmiento G, Goldstein G, Meinzer F (1985) Adaptive strategies of woody species in neotropical savannas. *Biological Review* 60: 315-356.
- Scheiter S, Higgins SI (2007) Partitioning of root and shoot competition and the stability of savannas. *American Naturalist* 170: 587-601.

- Schenk HJ, Jackson RB (2002) Rooting depths, lateral roots spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology* 90: 480-494.
- Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G, Moreira M, Meinzer FC, Domec JC, Villalobos-Vega R, Franco AC, Miralles-Wilhelm F (2008) Biophysical and life-history determinants of hydraulic lift in Neotropical savanna trees. *Functional Ecology* 22: 773-786.
- Vendramini PF, Sternberg LSL (2007) A faster plant stem-water extraction method. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 21: 164-168.
- Walter H (1971). *Natural savannas. Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation*. Oliver and Boyd, Edinburgh, UK.
- Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby D (2006) Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews* 81: 269-291.

Capítulo 3

**Anatomia ecológica foliar de diferentes formas
de crescimento em um cerrado *sensu stricto***

3.1 Introdução

A morfologia e anatomia das espécies vegetais podem variar devido ao efeito de dois fatores fundamentais: as relações filogenéticas que as plantas apresentam entre si ou os fatores ambientais (Metcalf & Schalk 1979, Fahn 1986, Fahn & Cuttler 1992). No primeiro caso, espécies de um mesmo gênero, ou de uma mesma família apresentariam estruturas similares herdadas devido a um ancestral comum muito próximo (Metcalf & Schalk 1979, Evert 2006). No segundo caso, as estruturas anatômicas poderiam ser altamente influenciadas principalmente pela luz, pelo regime hídrico do solo, pela umidade do ar e por características químicas e físicas do solo (Givnish 1984). Essas características não só variam espacialmente como também podem variar temporalmente, de tal forma que possuem a capacidade de afetar o estabelecimento e crescimento das plantas, atuando em suas respostas morfo-anatômicas (Bedetti et al., 2011).

As folhas são os órgãos que estão expostos às variações nas condições ambientais, sendo assim modificações na estrutura externa e interna e na forma do limbo foliar têm sido interpretadas como adaptações ao seu ambiente de ocorrência (Fahn 1986), podendo muitas vezes ser utilizadas como objetos para a identificação de possíveis respostas ecofisiológicas aos ambientes de ocorrência (Abrams et al. 1994). As folhas são ainda os principais órgãos que influenciam o crescimento da planta, a reprodução e a estruturação dos ecossistemas, caracterizando assim, a importância do estudo de suas características anatômicas para a compreensão dos processos adaptativos das espécies em seus ambientes (Niklas et al., 2007).

Importantes estudos a respeito da anatomia foliar de plantas do Cerrado datam da década de 60 (Beiguelman 1962, Morretes 1967,1969). Tais estudos apontaram que as espécies do Cerrado apresentam folhas com uma grande quantidade de caracteres escleromórficos e xeromórficos (Morretes 1969). A partir da publicação destes estudos as espécies do Cerrado foram entendidas como apresentando características anatômicas relacionadas à adaptação à forte sazonalidade do regime de chuvas e ao baixo teor nutricional dos solos (Furley & Ratter 1988, Haridasan 1992). No decorrer das décadas seguintes os estudos anatômicos foram desenvolvidos especialmente com cunho taxonômico (Sajo & Rudall 2002, Reis et al. 2005). Recentemente Bieras & Sajo (2009) produziram um estudo a respeito das adaptações foliares de diversas plantas lenhosas (árvores) do Cerrado do Estado de São Paulo mostrando a grande diversidade de estratégias anatômicas que podem coexistir em vegetações de cerrado. Apesar desta importante contribuição, o estudo abordou apenas espécies lenhosas típicas do cerrado, incluindo até mesmo espécies de formações florestais como *Tapirira guianensis* e *Cecropia pachystachia* (ver Mendonça et

al. 2008), não abordando a grande diversidade de formas de crescimento e espécies herbáceas, componentes importantes e normalmente dominantes nesse tipo de vegetação (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). Estudos a respeito da anatomia das espécies do cerrado de regiões mais diversas em termos de espécies, como a região core do cerrado no Distrito Federal (Ratter et al. 2003), são pontuais, estudando apenas algumas espécies de uma família (Gomes et al. 2009), normalmente com foco em caracteres de interesse taxonômico. A literatura recente, no entanto, têm mostrado um número crescente de estudos com foco nas variações foliares em plantas do cerrado, sejam estruturais ou funcionais (Rossatto et al., 2009; Rossatto & Kolb, 2010, Bedetti et al., 2011), além de mostrar a relevância na compreensão desta variação característica no processo de adaptação das espécies às diversas variantes ambientais (Rossatto & Kolb 2009, Andrade et al. 2011).

O objetivo deste estudo é verificar possíveis diferenças qualitativas e quantitativas na estrutura e organização do limbo foliar de 52 espécies, agrupadas em grupos funcionais de acordo com as formas de crescimento, discutindo sobre suas estruturas e possíveis adaptações. É verificado se há uma convergência de tipos de estruturas e grau de investimento em espessura nos diferentes tecidos foliares nestas formas de crescimento. Desta maneira postula-se que cada forma de crescimento apresentará características anatômicas próprias no que diz respeito à presença/ausência/tipo e investimento similar na espessura dos principais tecidos foliares (cutícula, epidermes e parênquimas).

3.2 Materiais e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Ecológica do IBGE (Recor), distante 35 km do centro de Brasília-DF, localizada na intersecção das coordenadas geográficas 15°56'S e 47°52'W. A reserva abrange cerca de 1.300 hectares de cerrado *sensu lato*, apresentando um clima sazonal com uma estação seca compreendida entre os meses de maio e setembro e uma estação chuvosa, entre outubro e abril. A média anual de precipitação é de aproximadamente 1.460 mm. A área de estudo selecionada (15°56'36''S e 47°52'47''O) compreende uma área de cerrado *sensu stricto*, onde há uma grande diversidade de espécies arbóreas e herbáceas, de diversas formas de crescimento.

Seleção de espécies

Foram escolhidas 52 espécies de diferentes formas de crescimento e famílias (Tabela 1). Numa mesma área foram marcados entre 3-4 indivíduos de cada espécie para coleta de folhas totalmente expandidas durante a estação chuvosa, em Fevereiro de 2009.

Anatomia das folhas

Para análise dos tecidos foliares (cutícula, epiderme e parênquima) foram realizados cortes transversais de regiões medianas das folhas incluindo a nervura central. Foi coletada uma folha sadia (sem sinais de predação ou presença de fungos, galhas, por exemplo), totalmente expandida, exposta ao sol, de 3 a 4 indivíduos por espécie. As amostras retiradas das regiões medianas foliares foram fixadas em FAA 70 por 48 horas, sendo posteriormente desidratadas em série etílica e incluídas em parafina (Johansen, 1940). A espessura dos cortes transversais foi de 8 μm . A coloração dos cortes obtidos foi realizada utilizando dupla coloração com azul de astra e fucsina básica (Kraus et al. 1998), tendo entellan como meio de montagem. Essa dupla coloração permite a visualização de fenóis, polissacarídeos (incluindo mucilagem) e paredes celulares celulósicas e cutinizadas (Kraus et al. 1998). Foram feitas quatro lâminas por espécie, sendo que de cada indivíduo foi obtida uma lâmina.

Análise qualitativa

Para análise qualitativa os cortes transversais de todos os indivíduos foram analisados e o padrão geral para a espécie foi descrito. Desta forma foram obtidas informações a respeito do(a): cutícula (espessa ou delgada, baseando-se na espessura observada por microscopia de luz, na face adaxial/abaxial, sendo espessa quando prontamente reconhecível no corte transversal), epiderme unisseriada (apresentando apenas uma camada de células) ou epiderme múltipla (apresentando mais de uma camada de células organizadas paralelamente), hipoderme (presente/ausente), mesofilo (homogêneo/dorsiventral/isobilateral), presença de substâncias no mesofilo (fenóis/mucilagem/cristais de cálcio), estômatos (face abaxial apenas/face adaxial apenas/ambas as faces), células esclerenquimáticas (localização) e presença de uma bainha do feixe vascular que apresenta uma extensão até células de epiderme (presente/ausente). Todas essas descrições seguiram o padrão de descrição sugerido para seções transversais do limbo foliar; tais sugestões estão presentes em literatura especializada (Metcalf & Schalk 1979, Evert 2006, Bieras & Sajo 2009).

Tabela 1 – Formas de crescimento e respectivas espécies utilizadas para o estudo anatômico.

<i>Forma de crescimento</i>	<i>Família</i>	<i>Forma de crescimento</i>	<i>Família</i>
Árvores		Arbustos	
<i>Schefflera macrocarpa</i> (Cham. & Schlecht.) Frodin	Araliaceae	<i>Baccharis salzmanni</i> DC.	Asteraceae
<i>Eremanthus glomerulatus</i> Less.	Asteraceae	<i>Zeyheria montana</i> Mart.	Bignoniaceae
<i>Solanum lycocarpum</i> A.St.-Hil.	Solanaceae	<i>Tocoyena formosa</i> K.Schum.	Rubiaceae
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K.Schum.) A.Robyns	Malvaceae	<i>Esenbeckia pulmila</i> Pohl.	Rutaceae
<i>Sclerolobium paniculatum</i> Vogel.	Fabaceae	<i>Psidium australe</i> Cambess.	Myrtaceae
<i>Byrsonima verbascifolia</i> Rich. ex Juss.	Malpighiaceae	<i>Byrsonima subterranea</i> Brade & Markgr.	Malpighiaceae
<i>Vochysia thyrsoidea</i> Pohl	Vochysiaceae	<i>Miconia fallax</i> DC.	Melastomataceae
<i>Roupala montana</i> Aubl.	Proteaceae	<i>Davilla elliptica</i> A.St.-Hil.	Dilleniaceae
<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lund.	Nyctaginaceae	<i>Vellozia flavicans</i> Mart. ex J.H.Schult	Velloziaceae
<i>Annona crassiflora</i> Mart.	Annonaceae	<i>Duguetia furfuracea</i> (A.St.-Hil.) Saff.	Annonaceae
Sub-arbustos		Ervas	
<i>Vernonia sp.</i>	Asteraceae	<i>Chresta sphaerocephala</i> DC.	Asteraceae
<i>Sabicea brasiliensis</i> Wernham	Rubiaceae	<i>Sinningia elatior</i> (Kunth) Chautems	Gesneriaceae
<i>Arrabidaea brachypoda</i> (DC.) Bur.	Bignoniaceae	<i>Jacaranda ulei</i> Bureau & K. Schum.	Bignoniaceae
<i>Anacardium humile</i> A.St.-Hil.	Anacardiaceae	<i>Leandra erostrata</i> (DC.) Cogn.	Melastomataceae
<i>Maprounea brasiliensis</i> A.St.-Hil.	Euphorbiaceae	<i>Peltaea polymorpha</i> (A.St.-Hil.) Krap. & Crist	Malvaceae
<i>Mimosa pseudoradula</i> Glaz. ex Barneby	Fabaceae	<i>Chamaecrista orbiculata</i> (Benth.) H.S. & Barneby	Fabaceae
<i>Bauhinia pulchella</i> Benth.	Fabaceae	<i>Myrcia linearifolia</i> Cambess.	Myrtaceae
<i>Calliandra dysantha</i> Benth.	Fabaceae	<i>Croton goyazensis</i> Müll. Arg.	Euphorbiaceae
<i>Kielmeyera abdita</i> Saddi.	Clusiaceae	<i>Daleschampsia caperoides</i> Baill.	Euphorbiaceae
<i>Smilax campestris</i> Griseb.	Smilacaceae	<i>Cissampelos ovalifolia</i> DC.	Menispermaceae
<i>Annona tomentosa</i> R. E. Fries	Annonaceae	<i>Cyrtopodium eugenii</i> Rchb. f. & Warm.	Orchidaceae
Trepadeiras		Palmeiras	
<i>Cissus erosa</i> Rich.	Vitaceae	<i>Allagoptera campestris</i> (Mart.) Kuntze	Arecaceae
<i>Banisteriopsis stellaris</i> (Griseb.) B. Gates	Malpighiaceae	<i>Butia leiostatha</i> (Mart.) Becc.	Arecaceae
<i>Serjania lethalis</i> A.St.-Hil.	Sapindaceae	<i>Syagrus comosa</i> (Mart.) Becc.	Arecaceae
<i>Aristolochia galeata</i> Mart. & Zucc.	Aristolochiaceae	<i>Syagrus flexuosa</i> (Mart.) Becc.	Arecaceae
<i>Passiflora clathrata</i> Mast.	Passifloraceae	<i>Syagrus petrea</i> (Mart.) Becc.	Arecaceae

Análise quantitativa

Para a análise quantitativa foram tomadas medidas de espessura dos diversos tecidos foliares; essas medidas foram consideradas como o grau de investimento em cada estrutura. Desta maneira tomaram-se medidas de espessura da cutícula presente na epiderme da face adaxial (tecido de proteção externo, normalmente produzido pelas células da epiderme), espessura da epiderme da superfície adaxial, espessura da epiderme da superfície abaxial e espessura do mesofilo (incluindo parênquima paliçádico e parênquima lacunoso). Essas medidas foram tomadas em lentes objetivas de 10x e 40x, com um total de 10 medidas de cortes/lâminas diferentes por indivíduo para cada tecido analisado. Calculou-se o investimento em espessura total em tecidos fotossintéticos na folha, dividindo-se a espessura

do mesofilo (parênquima paliçádico + lacunoso) pela espessura total da folha. Foi utilizado um microscópio óptico modelo Olympus CX31 acoplado a uma câmara digital modelo Olympus C-7070. Todas as medidas foram tomadas utilizando-se o programa Image Pro 4.0.

Análises estatísticas

Para as análises estatísticas utilizou-se uma ANOVA de modelo misto, considerando o grupo funcional (formas de crescimento, $n = 6$) como fator fixo e as espécies ($n = 52$), como fator aleatório. Foi utilizado o teste de Tukey para verificar diferenças entre os grupos funcionais. As formas de crescimento foram classificadas qualitativamente, numa escala ordinal de 1 a 6, que representaria seu grau de lignificação da morfologia externa e tamanho. Assim: Ervas = 1, Subarbustos = 2, Trepadeiras = 3, Palmeiras = 4, Arbustos = 5 e Árvores = 6. Desta maneira foi realizada uma regressão linear simples entre o grau de lignificação da morfologia externa da planta e os caracteres analisados. Também foi testado o efeito da espessura foliar na área foliar específica. Desta forma foram utilizados os valores médios de área foliar específica das formas de crescimento, apresentados no Capítulo 4, através da realização de uma regressão linear simples. Em todas as análises foi utilizado um nível de significância (α) de 5%. Para definir possíveis padrões de organização das espécies e se as formas de crescimento se diferenciariam devido a seus atributos anatômicos (tanto qualitativos como quantitativos) foi utilizada uma análise multivariada de ordenação: a MDS (análise de escalonamento multidimensional) (Gotelli & Ellison 2004). Para a análise de MDS foi construída uma matriz de distância para os dados utilizando a distância Euclidiana. Para esta análise foram utilizados os dados qualitativos e quantitativos (padronizados previamente pelo desvio padrão de cada característica). Esta análise foi realizada no software Past 2.0 utilizando duas dimensões para explicação e separação das espécies ao longo de coordenadas de ordenação. A qualidade do ajuste foi comprovada pelo valor de “stress” obtido durante a análise.

3.3 Resultados

Análise qualitativa: As lâminas foliares das espécies estudadas de diferentes formas de crescimento apresentaram uma grande variabilidade no que diz respeito à presença e tipos de estruturas (Figura 1). Na Tabela 2 são apresentadas as características para os diferentes tecidos foliares das espécies analisadas.

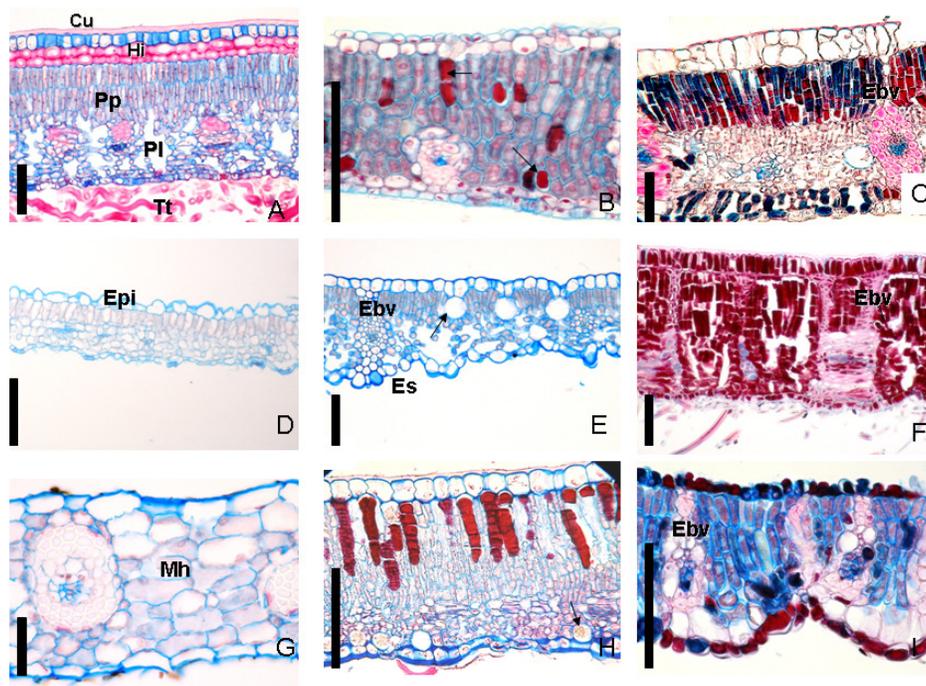


Figura 1 – Diversidade estrutural das lâminas foliares das diferentes espécies estudadas em um cerrado *sensu stricto*. A – *Schefflera macrocarpa*; B – *Syagrus flexuosa*; C – *Duguetia furfuracea*; D – *Sinningia allagophylla*; E – *Aristolochia galeata*; F – *Sclerolobium paniculatum*; G – *Cyrtopodium eugenii*; H – *Tocoyena formosa* e I – *Bauhinia pulchella*. Legenda: Cu – cutícula; Epi – Epiderme; Hi – Hipoderme; PP – Parênquima paliçádico; Pl – Parênquima lacunoso; Tt- tricoma tector; Ebv – Extensão da bainha do feixe vascular; H – mesofilo homogêneo; ES – estômato. Setas indicam presença de compostos fenólicos em B; canais secretores em E; células do esclerênquima na extensão da bainha em F e cristais de cálcio em H. Barras representam 100 µm.

A cutícula apresentou-se variável, sendo muito espessa em algumas espécies como *Schefflera macrocarpa* (Figura 2A), e pouco visível em espécies herbáceas como *Cyrtopodium eugenii* (Figura 2H). A maioria das espécies, independente da forma de crescimento, apresentou epiderme unisseriada (Figura 1C,D,E,G,H,I), rara exceção foi a presença de hipoderme (Figura 2A,B,F,K,L). Houve uma diversidade de formas celulares, não sendo encontrado um padrão claro dentro das formas de crescimento. Células colunares (Figura 2D), prismáticas (Figura 2A) e cilíndricas (Figura 2L) foram os tipos mais comuns em espécies de uma mesma forma de crescimento.

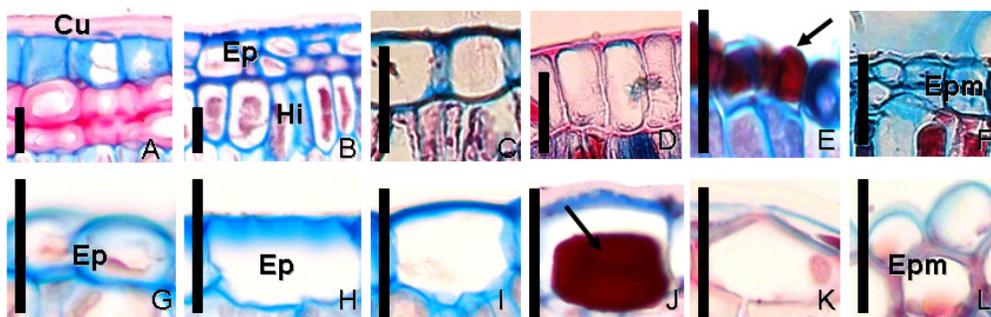


Figura 2. Detalhe das epidermes da face adaxial das espécies estudadas. A – *Schefflera macrocarpa*; B – *Vochysia thyrsoidea*; C – *Baccharis salzmanii*; D – *Duguetia furfuracea*; E – *Bauhinia pulchella*; F – *Tocoyena formosa*; G – *Chresta sparoccephala*; H – *Cyrtopodium eugenii*; I – *Aristolochia galeata*; J – *Passiflora clathrata*; K – *Allagoptera campestris*; L – *Syagrus flexuosa*. Barras representam 50 μm . Cu = cutícula, Ep = Epiderme, Hi = Hipoderme, Epm = epiderme múltipla. Seta indica presença de compostos fenólicos nas células da epiderme.

Em relação ao mesofilo foliar, apenas três espécies (5%) apresentaram mesofilo isobilateral, e todas as monocotiledôneas estudadas apresentaram mesofilo homogêneo (13%) (Tabela 2). As eudicotiledôneas de diferentes formas de crescimento apresentaram um mesofilo majoritariamente dorsiventral, com parênquimas paliçádico e lacunoso bem definidos. O parênquima paliçádico variou enormemente (Figura 3) não só entre as formas de crescimento, mas também dentro de uma mesma forma de crescimento. De uma maneira geral as células deste tecido são retangulares (Figura 3) sendo dispostas de 1 (Figura 3E) até 5-6 camadas. O parênquima lacunoso, por outro lado, teve uma variação muito grande em termos de seu espaçamento, desde compacto (Figura 1C) até bem esparso (Figura 1A), apresentando este comportamento em todas as formas de crescimento analisadas. Em termos do número de camadas, também foi encontrada uma grande variabilidade até mesmo dentro das formas de crescimento, apresentando um mínimo de 3 e um máximo de 11 camadas de parênquima lacunoso.

A presença de compostos fenólicos e de mucilagem foi marcante em várias espécies de diferentes formas de crescimento (Tabela 2). A presença de mucilagem foi evidente principalmente em plantas da família Malvaceae e famílias próximas, e sua presença foi detectada especialmente nas células epidérmicas (Figura 2E, 2F e 2H). Poucas espécies, como *Leandra erostrata* e *Miconia fallax* apresentaram a acumulação de Ca em cristais em seu mesofilo.

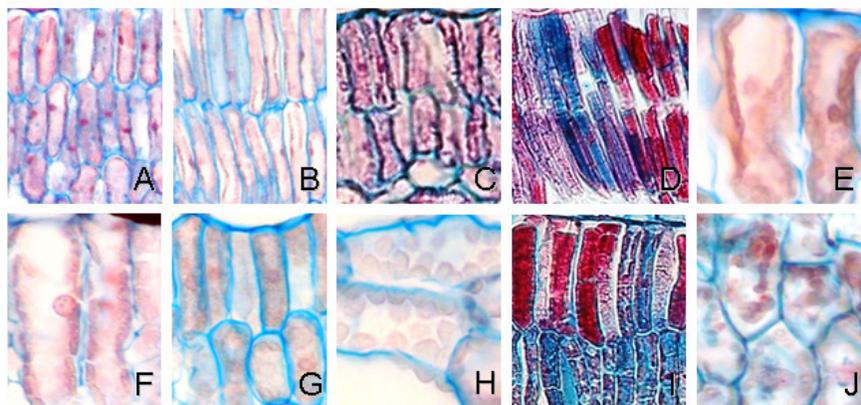


Figura 3. Detalhe das células do parênquima paliçádico de algumas das espécies estudadas. A – *Schefflera macrocarpa*; B – *Vochysia thyrsoidea*; C – *Baccharis salzmanii*; D – *Duguetia furfuracea*; E – *Aristolochia galeata*; F – *Passiflora clathrata*; G – *Bauhinia pulchella*; H – *Cyrtopodium eugenii*; I – *Tocoyena formosa*.; J – *Syagrus flexuosa*.

Em termos estomáticos, das 52 espécies apenas 2 (3%) (*Solanum lycocarpum* e *Chamaecrista orbiculata*) apresentaram estômatos nas duas faces, as demais apresentaram seus estômatos na face abaxial. A presença do estômato nas superfícies das epidermes não variou entre as espécies e formas de crescimento, já que de uma maneira geral os estômatos encontram-se no mesmo nível das células epidérmicas da face abaxial (Figura 4). Também foram encontrados estômatos ocorrendo em criptas, porém este foi o caso para uma única espécie, a monocotiledônea *Vellozia flavicans*.



Figura 4. Detalhe das epidermes da face abaxial mostrando os estômatos no mesmo nível das células da epiderme. A – *Syagrus flexuosa*; B – *Chresta sparoccephala*; C – *Leandra erostrata*; D – *Guapira noxia*; E – *Solanum lycocarpum*; F – *Aristolochia galeata*.

A presença de tricomas foi muito variável, já que nem todas as formas de crescimento os apresentaram (Tabela 2), um exemplo deste caso foram as Palmeiras e as Trepadeiras. Nas demais formas de crescimento os tricomas se apresentaram tanto na

superfície da face adaxial como na superfície da face adaxial não sendo possível traçar um padrão geral para as espécies do cerrado ou mesmo para as formas de crescimento (Tabela 2).

A presença de esclerênquima nos cortes transversais foi um parâmetro interessante para se diferenciar as formas de crescimento (Tabela 2), de forma que as espécies de formas mais lenhosas (como árvores, arbustos e até mesmo palmeiras) apresentaram uma maior frequência de células do esclerênquima, principalmente na epiderme e na extensão da bainha vascular. Apenas uma espécie de erva apresentou o mesmo padrão das arbóreas (*Chresta sphaerocephala*) enquanto que nos sub-arbustos cinco espécies apresentaram células do esclerênquima (Tabela 2). Nenhuma espécie de trepadeira apresentou esclerênquima em suas seções transversais (Tabela 2).

A maior parte das espécies lenhosas de árvores e arbustos apresentou uma extensão da bainha do feixe vascular (Figura 1C, 1F e 1I) que liga a bainha ao redor dos feixes vasculares à epiderme da superfície adaxial (Tabela 2). Esta extensão em sua maioria foi formada por células lignificadas (Tabela 2), como em *Sclerolobium paniculatum* (Figura 1F) e *Bauhinia pulchella* (Figura 1I), no entanto apresentou-se com células não lignificadas em *Duguetia furfuracea* (Figura 1C). Espécies mais herbáceas não apresentaram uma alta frequência (apenas uma espécie) desta extensão (Tabela 2).

Tabela 2. Descrição dos caracteres anatômicos nos cortes transversais de folhas de diferentes formas de crescimento co-existindo em uma área de cerrado *sensu stricto*. Legenda: AD- Superfície da face Adaxial; AB – Superfície da face Abaxial; Fen. – Fenóis; Muc. – Mucilagem; Cris. – Cristais de cálcio; Escl. – Esclerênquima, Mes – Mesofilo, Hi- Hipoderme, Fv- Feixe vascular, EFV – Extensão da bainha do feixe vascular, - ausência de característica. Em EFV, Pare. = célula parenquimática, Esc. = célula esclerificada.

Forma de crescimento	Cutícula espessa	Epiderme	Hipoderme	Mesofilo	Substâncias ergásticas	Tricomas	Estômatos	Escl.	EFV
Árvores									
<i>Schefflera macrocarpa</i>	AD	Unisseriada	Presente	Dorsiventral	-	AB	AB	Hi-Fv	-
<i>Eremanthus glomerulatus</i>	AD	Unisseriada	-	Dorsiventral	-	AB	AB	-	Pare.
<i>Solanum lycocarpum</i>	AD/AB	Unisseriada	-	Dorsiventral	Cris.	AD/AB	AD/AB	-	Pare.
<i>Eriotheca gracilipes</i>	AD	Unisseriada	-	Dorsiventral	Fen./Muc.	AD/AB	AB	EFV	Esc.
<i>Sclerolobium paniculatum</i>	AD	Unisseriada	-	Dorsiventral	Fen.	AB	AB	EFV	Esc.
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	AD	Unisseriada	-	Dorsiventral	Fen./Muc./Cris.	AB	AB	EFV	Esc.
<i>Vochysia thyrsoidea</i>	AD	Bisseriada	Presente	Dorsiventral	Fen.	-	AB	Hi - EFV	Pare/Esc
<i>Roupala montana</i>	AD/AB	Unisseriada	-	Dorsiventral	Fen./Muc.	-	AB	Mes	-
<i>Guapira noxia</i>	AD/AB	Unisseriada	-	Dorsiventral	Fen.	AB	AB	-	Pare/Esc
<i>Annona crassiflora</i>	AD	Bisseriada	-	Isobilateral	Fen.	-	AB	-	-
Arbustos									
<i>Baccharis salzmännii</i>	-	Unisseriada	-	Dorsiventral	-	-	AB	-	-
<i>Zeyheria montana</i>	AD	Unisseriada	-	Dorsiventral	-	AB	AB	-	Pare.
<i>Tocoyena formosa</i>	-	Bisseriada	-	Dorsiventral	Fen./Cris.	AD/AB	AB	-	-
<i>Esenbeckia pulmila</i>	AD	Unisseriada	-	Dorsiventral	Fen.	-	AB	EFV	Pare/Esc
<i>Byrsonima subterranea</i>	AD	Unisseriada	-	Dorsiventral	Fen./Muc.	AB	AB	-	Esc.
<i>Miconia fallax</i>	AD	Unisseriada	-	Dorsiventral	Fen./Muc.	AB	AB	-	-
<i>Psidium australe</i>	AD	Unisseriada	-	Dorsiventral	Fen./Cris.	AB	AB	-	-
<i>Davilla elliptica</i>	AD	Unisseriada	-	Dorsiventral	Cris./Fen.	AD/AB	AB	-	-
<i>Vellozia flavicans</i>	AD	Unisseriada	Presente	Homogêneo	-	-	AB	Hi - EFV	Esc.
<i>Duguetia furfuracea</i>	AD	Bisseriada	-	Isobilateral	Fen.	AB	AB	-	Pare.

continua

continuação

Forma de crescimento	Cutícula espessa	Epiderme	Hipoderme	Mesofilo	Substâncias ergásticas	Tricomas	Estômatos	Escl.	EFV
Sub-arbustos									
<i>Calliandra dysantha</i>	AD	Unisseriada	-	Dorsiventral	Fen.	AB	AB	-	-
<i>Vernonia sp.</i>	-	Unisseriada	-	Dorsiventral	-	AD/AB	AB	-	Pare.
<i>Sabicea brasiliensis</i>	AD	Unisseriada	-	Dorsiventral	Fen./Cris.	AD/AB	AB	-	Pare.
<i>Arrabidaea brachypoda</i>	-	Unisseriada	-	Dorsiventral	-	-	AB	EFV	Esc.
<i>Anacardium humile</i>	AD	Unisseriada	-	Dorsiventral	Fen.	-	AB	EFV	Esc.
<i>Maprounea brasiliensis</i>	AD	Unisseriada	-	Dorsiventral	Fen.	-	AB	EFV	Esc.
<i>Mimosa pseudoradula</i>	AD	Unisseriada	-	Dorsiventral	Fen.	AB	AB	-	-
<i>Bauhinia pulchella</i>	-	Unisseriada	-	Homogêneo	Fen./Muc./Cris.	AB	AB	EFV	Esc.
<i>Kielmeyra abdita</i>	AD	Unisseriada	-	Dorsiventral	Fen.	-	AB	EFV	Esc.
<i>Smilax campestris</i>	-	Unisseriada	-	Homogêneo	Muc.	-	AB	-	-
<i>Annona tomentosa</i>	AD	Unisseriada	-	Dorsiventral	Muc.	AB	AB	-	-
Ervas									
<i>Chresta sphaerocephala</i>	-	Unisseriada	-	Dorsiventral	-	AD/AB	AB	EFV	Pare/Esc
<i>Sinningia elatior</i>	-	Unisseriada	-	Dorsiventral	-	AD	AB	-	-
<i>Jacaranda ulei</i>	AD	Unisseriada	-	Dorsiventral	Fen.	AD	AB	-	-
<i>Leandra erostrata</i>	-	Unisseriada	-	Dorsiventral	Cris.	AD/AB	AB	-	-
<i>Peltaea polymorpha</i>	-	Unisseriada	-	Dorsiventral	Fen./Muc.	AB	AB	-	-
<i>Chamaecrista orbiculata</i>	AD/AB	Unisseriada	-	Isobilateral	Fen.	-	AD/AB	-	-
<i>Myrcia linearifolia</i>	AD	Unisseriada	-	Dorsiventral	Fen.	-	AB	-	-
<i>Croton goyazensis</i>	AD	Unisseriada	-	Dorsiventral	Fen.	AD/AB	AB	-	-
<i>Daleschampsia caperoides</i>	AD	Unisseriada	-	Dorsiventral	-	-	AB	-	-
<i>Cissampelos ovalifolia</i>	AD	Unisseriada	-	Dorsiventral	Fen.	AD/AB	AB	-	Pare
<i>Cyrtopodium eugenii</i>	-	Unisseriada	-	Dorsiventral	-	-	AB	-	-

continua

continuação

Forma de crescimento	Cutícula espessa	Epiderme	Hipoderme	Mesofilo	Substâncias ergásticas	Tricomas	Estômatos	Escler.	EFV
<u>Palmeiras</u>									
<i>Allagoptera campestris</i>	AD	Unisseriada	Presente	Homogêneo	-	-	AB	Hi - EFV	Esc.
<i>Butia leiospatha</i>	AD	Unisseriada	Presente	Homogêneo	-	-	AB	Hi - EFV	Esc.
<i>Syagrus comosa</i>	AD	Unisseriada	Presente	Homogêneo	Fen.	-	AB	Hi	-
<i>Syagrus flexuosa</i>	AD	Unisseriada	Presente	Homogêneo	Fen.	-	AB	AD	-
<i>Syagrus petrea</i>	AD	Unisseriada	Presente	Homogêneo	-	-	AB	Hi	-
<u>Trepadeiras</u>									
<i>Cissus erosa</i>	-	Unisseriada	-	Dorsiventral	Muc.	-	AB	-	-
<i>Banisteriopsis stellaris</i>	AD	Unisseriada	-	Dorsiventral	Fen./Muc.	-	AB	-	-
<i>Serjania lethalis</i>	AD/AB	Unisseriada	-	Dorsiventral	Fen./Muc.	-	AB	-	-
<i>Aristolochia galeata</i>	-	Unisseriada	-	Dorsiventral	Muc.	-	AB	-	Pare.
<i>Passiflora clathrata</i>	AD	Unisseriada	-	Dorsiventral	Fen./Muc.	-	AB	-	-

Análise quantitativa: Em termos quantitativos observou-se uma grande variação na espessura dos diferentes tecidos foliares (Figura 1) entre as formas de crescimento (Figura 2). Desta maneira foram encontradas diferenças significativas em espessura da cutícula ($F_{5,138} = 84,39$, $P < 0,01$), espessura da epiderme da face adaxial ($F_{5,138} = 79,55$, $P < 0,01$), espessura do mesófilo ($F_{5,138} = 76,67$, $P < 0,01$), espessura da epiderme da face abaxial ($F_{5,138} = 18,56$, $P < 0,01$) e espessura da folha ($F_{5,138} = 77,91$, $P < 0,01$). Por outro lado a quantidade total de mesófilo em relação à espessura total da folha não apresentou variação significativa ($F_{5,138} = 1,7$, $P = 0,095$).

Foi encontrada uma relação significativa e positiva entre o tipo de forma de crescimento e a espessura da cutícula ($r^2 = 0,63$, $P = 0,03$) e espessura total da folha ($r^2 = 0,65$, $P = 0,03$). Desta forma, espécies caracteristicamente não lenhosas tendem a possuir um investimento menor nessas estruturas, enquanto que espécies lenhosas tendem a investir grandemente em cutícula e na espessura total da folha.

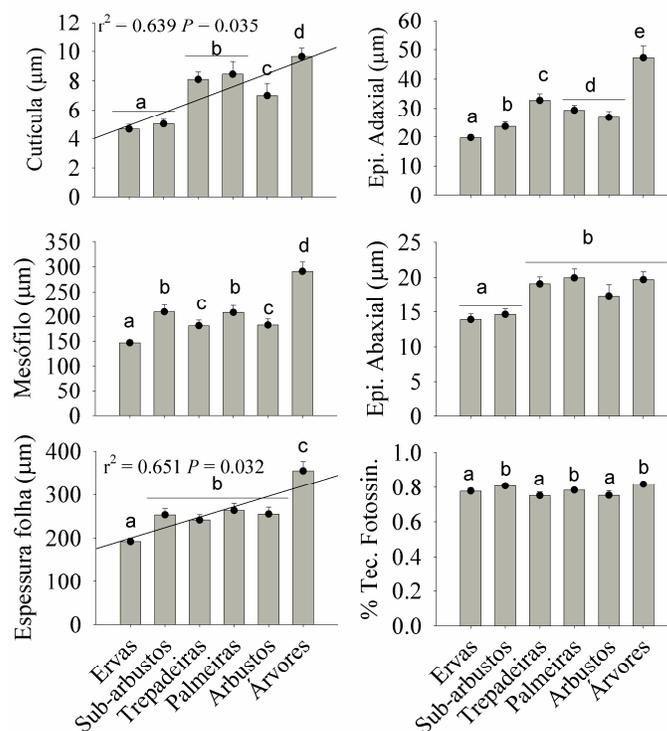


Figura 5 - Investimento em tecidos foliares das diferentes formas de crescimento estudadas. Letras indicam diferenças estatísticas de acordo com o teste de Fisher LSD ($\alpha = 0.05$). Linha horizontal indica grupos homogêneos de acordo com o teste de Fisher LSD ($\alpha = 0.05$). Regressão indica aumento no investimento da estrutura de acordo com maior lignificação externa da forma de crescimento (Ervas menor grau de lignificação; Árvores maior grau de lignificação).

A espessura foliar foi relacionada com a área foliar específica (Figura 6), pois uma relação significativa entre a espessura total da folha e os valores médios da área foliar específica (Figura 6) foi encontrada, quando se considera as formas de crescimento ($r^2 = 0,703$ $P = 0,043$). Assim formas de crescimento com baixos valores de espessura foliar apresentaram altos valores de área foliar específica.

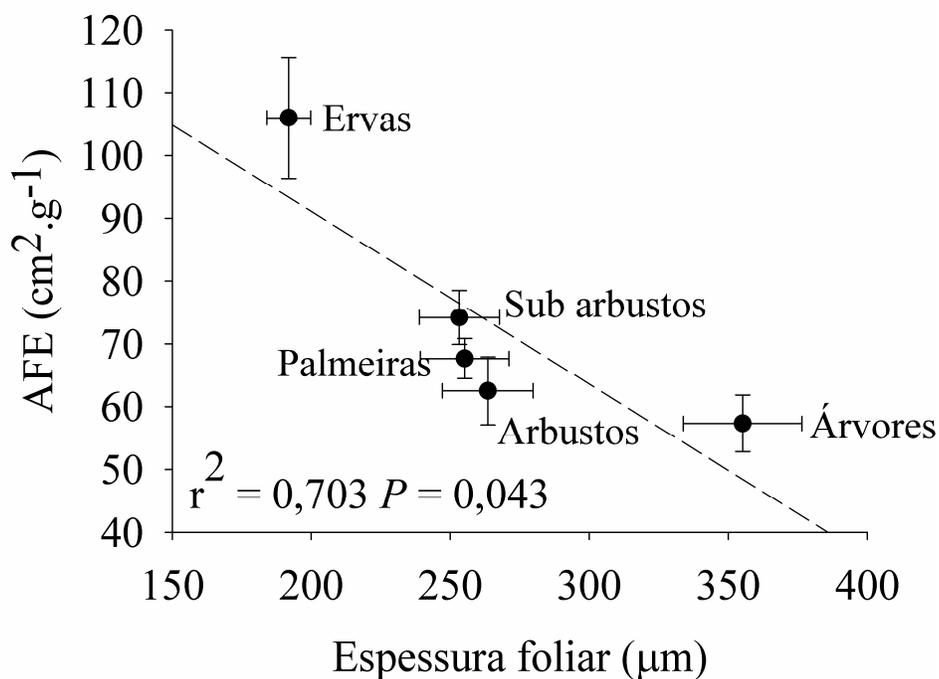


Figura 6 - Relação linear entre a área foliar específica (AFE) das formas de crescimento e sua espessura foliar. Barras verticais e horizontais indicam o erro padrão ($n = 11$ para ervas e subarbustos; $n = 10$ para árvores e arbustos; $n = 5$ para palmeiras).

Separação das formas de crescimento: A análise de ordenação mostrou uma clara separação (Figura 7) entre as formas mais herbáceas (ervas, trepadeiras e alguns subarbustos), mais lenhosas (árvores e arbustos) e as palmeiras. Entretanto alguma coincidência de localização ao longo dos eixos das coordenadas ocorreu dentro do grupo das espécies lenhosas e também dentro do grupo de espécies herbáceas. Estes resultados apresentaram-se robustos, já que o coeficiente de determinação da separação nas coordenadas (r^2) foi igual a 0,967 e o valor de “stress” foi baixo (0.135).

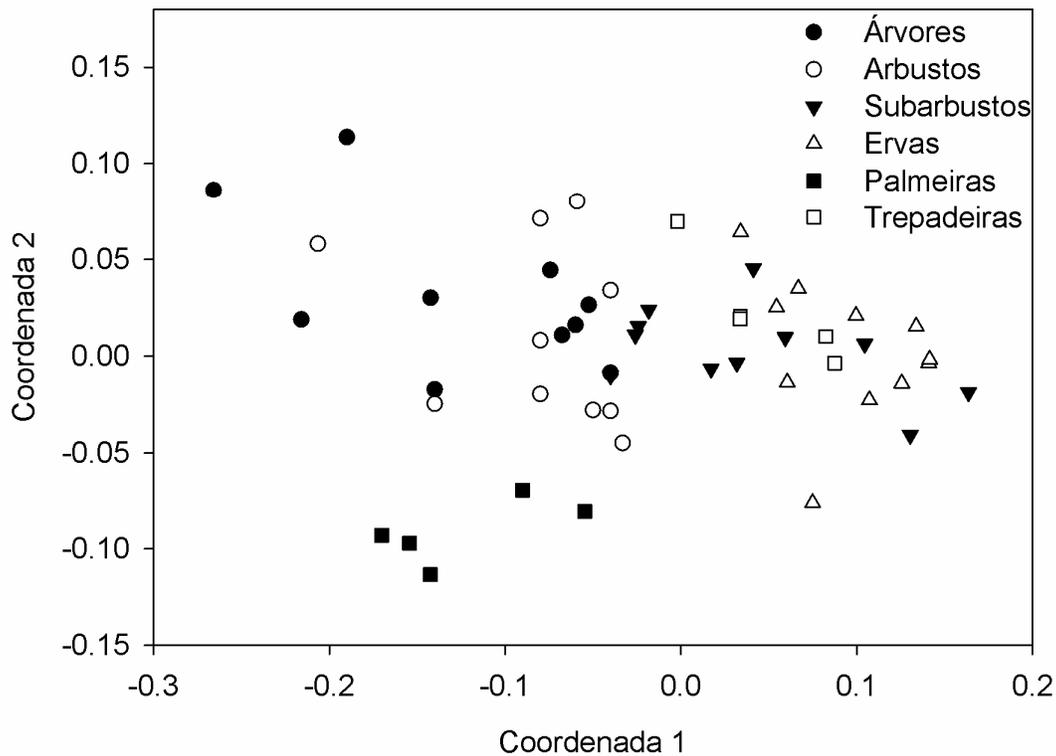


Figura 7 - Ordenação para as espécies de diferentes formas de crescimento utilizando os parâmetros anatômicos qualitativos e quantitativos analisados.

3.4 Discussão

Em termos da comunidade de plantas selecionadas pode-se inferir que o padrão geral, apresentado pela maior parte das espécies em todas as formas de crescimento é o seguinte: (a) folhas com epiderme adaxial e abaxial unisseriadas, (b) mesofilo dorsiventral, normalmente com clara distinção entre parênquima paliçádico e lacunoso, (c) estômatos na superfície abaxial, ocorrendo majoritariamente no mesmo plano das células epidérmicas (d) abundante presença de compostos fenólicos ao longo dos tecidos e (e) alto investimento (aprox. 80% da espessura total foliar) em tecidos fotossintéticos. Esses dados para o padrão geral de estrutura foliar convergem com os padrões encontrados para espécies lenhosas de um Cerrado marginal no estado de São Paulo (Bieras & Sajo 2009). As maiores diferenças significativas entre as formas de crescimento parecem estar relacionadas à espessura dos diversos tecidos mensurados, assim como a presença de extensão da bainha do feixe vascular e também de células do esclerênquima. Houve uma grande variação no que diz respeito à presença de uma cutícula espessa na epiderme da face adaxial e abaxial, a presença dos

tricomas, alto investimento em parênquima, presença de uma extensão da bainha do feixe vascular, presença de hipoderme e presença de tecido esclerenquimático desenvolvido. Esses caracteres são discutidos como importantes estruturas anatômicas adaptativas de espécies em ambientes secos e sazonais, de maneira que a presença dos mesmos estaria ligada aos processos de fotoproteção contra altas intensidades luminosas, sustentação das folhas dado o alto grau de espessura dos tecidos, ao rápido transporte de água e até mesmo ao armazenamento de água (Fhan & Cutler 1992, Evert 2006). Justamente no caso dessas estruturas é que se pode verificar uma grande diferença entre as formas de crescimento. Árvores e arbustos apresentaram uma frequência maior de presença de extensão da bainha do feixe, esclerênquima e do espessamento da cutícula, caracteres praticamente ausentes quando se considera as ervas e subarbustos. Já para a hipoderme, não houve um padrão característico e distinto entre espécies lenhosas (apenas *Vochysia thyrsoidea*, *Schefflera macrocarpa* e *Vellozia flavicans* apresentaram hipoderme) e herbáceas, pois esta estava presente em poucas espécies lenhosas, ausente nas herbáceas, porém presentes em todas as palmeiras estudadas. Neste caso pode-se inferir a presença de um fator filogenético atuante, já que as Areceaceae normalmente possuem folhas com a presença desta estrutura, além desta estrutura ser comumente relatada para alguns gêneros das famílias Velloziaceae, Araliaceae e Vochysiaceae (Metcalf & Schalk 1979).

Uma grande espessura de cutícula foi encontrada para árvores, arbustos, palmeiras e trepadeiras. O alto investimento em cutícula, como o apresentado pelas plantas de ambientes desérticos (Fahn & Cutler 1992) e outros ambientes sazonais (Gratani et al. 2006), seria essencial, pois uma cutícula muito espessa atua em vários processos importantes, como evitar a perda de água por evaporação (Pallardy 1981), dissipar o excesso de fótons que seria danoso aos fotossistemas nas células do parênquima (Vogelmann, 1993), além de evitar que a folha atinja altas temperaturas (Hlwatika & Bhat 2002) o que poderia levar a inibição do processo fotossintético (Franco & Luttgue 2002). É sabido que as plantas do Cerrado, especialmente as lenhosas, apresentam mecanismos fisiológicos e bioquímicos para lidar com o excesso luminoso (Franco & Luttgue 2002, Franco et al. 2007), no entanto o espessamento da cutícula nas formas de crescimento mais lenhosas poderia atuar sinergicamente com tais mecanismos. Tais formas de crescimento (árvores, arbustos, palmeiras e trepadeiras) que apresentaram a maior espessura na cutícula são as que normalmente estão mais expostas às altas irradiâncias encontradas no cerrado.

A presença de uma extensão da bainha do feixe vascular, que liga o feixe vascular central das folhas as camadas de epiderme da superfície da face adaxial, também é relatada

como uma característica de plantas de ambientes com alta sazonalidade (Fhan 1992), pois atuaria no processo de rápido transporte de água dos feixes vasculares para a epiderme (ou hipoderme, em um caso de reserva de água) e para os tecidos fotossintetizantes (Evert 2006). Essa estrutura foi majoritariamente encontrada em espécies arbóreas e arbustivas, indicando seu possível papel importante para estas formas de crescimento, auxiliando nos processos de hidratação e manutenção do balanço hídrico foliar (Evert 2006). No entanto cabe-se ressaltar que a extensão da bainha do feixe vascular pode ser uma característica filogenética, aparecendo majoritariamente em várias espécies de uma mesma família, independente do ambiente (Metcalf & Schalk 1979). Outra função importante da bainha seria dar sustentação ao tecido foliar (Evert 2006), caso essencial para espécies arbóreas e arbustivas as quais possuem um alto investimento em espessura foliar. Essas duas funções (rápido transporte de água e sustentação) seriam caracterizadas pela presença de uma extensão formada ou por células parenquimáticas ou por células esclerificadas.

As formas de crescimento apresentaram um investimento alto e similar em % de mesófilo. Este resultado indicaria um processo conservativo no ambiente de cerrado onde a maior parte da estrutura foliar é fotossintética (aproximadamente 80%), sendo uma resposta as altas incidências luminosas. Apesar de este investimento ser similar entre as formas de crescimento, as espécies arbóreas, em espessura, apresentaram um maior investimento no mesófilo. A relação espessura total/espessura do mesófilo pode-se manter constante desde que o investimento em outras estruturas seja similar. Provavelmente este é o caso para os grupos funcionais aqui estudados. O alto grau de investimento em parênquima nas espécies lenhosas é relatado como uma resposta às altas intensidades luminosas (Larcher 2003, Vogelmann 1993), já que folhas características de sol apresentam um alto investimento na espessura desse tecido (Gratani et al. 2006, Rossatto & Kolb 2010), enquanto folhas de sombra tendem a investir mais em área foliar total e nas concentrações de pigmentos fotossintéticos para capturar a luz difusa, do que propriamente em espessura do parênquima (Rossatto & Kolb 2010, Rossatto et al. 2010, Lichtenthaler et al. 2007). Essa propriedade das espécies lenhosas poderia afetar diretamente a capacidade fotossintética de suas folhas (Björkman 1981, Paiva et al. 2003). Desta maneira o maior investimento em parênquima nas espécies arbóreas provavelmente levaria aos maiores valores de fotossíntese máxima por base de área foliar.

O investimento em espessura foliar variou entre as formas de crescimento. Árvores e arbustos apresentaram folhas mais grossas, enquanto subarbustos e herbáceas, incluindo as trepadeiras possuíram folhas com espessura até 50% menor; essas diferenças em espessura

levaram as diferenças em área foliar específica, devido à presença de uma relação negativa e significativa entre espessura da folha e área foliar específica para as formas de crescimento (Figura 6). Esses dados sugerem que o alto grau de investimento em espessura dos tecidos e a alta frequência de estruturas lignificadas e suberizadas (cutícula, extensão da bainha do feixe vascular e presença de esclerênquima) (Grime 1979, Reich *et al.* 1999, Dahlgren *et al.* 2006), são os responsáveis pelos baixos valores de área foliar específica encontradas para as espécies lenhosas do cerrado (ver Hoffmann *et al.* 2005 e o capítulo seguinte), indicando o alto grau de escleromorfismo dessas espécies.

Em termos gerais é possível verificar que quanto mais herbácea a forma de crescimento, mais suas folhas tendem a apresentar características mesomórficas e até mesmo ligadas a uma maior capacidade competitiva pela luz (Valladares & Niinemets 2008). Essas características anatômicas dizem respeito à presença de apenas uma camada de parênquima paliçádico, ausência de cutícula desenvolvida, presença de uma epiderme unisseriada, ausência de uma bainha do feixe vascular com extensão e o baixo investimento em espessura dos tecidos de uma maneira geral. Mesmo tendo amostrado folhas de sol neste estudo (expostas a altas intensidades luminosas ao menos durante o período da manhã), esses resultados devem indicar que mesmo essas espécies devem lidar com certo grau de sombreamento, já que estas formas de crescimento ocupam o estrato inferior da vegetação do cerrado.

A análise de ordenação mostrou uma clara separação entre espécies herbáceas e espécies lenhosas, sugerindo padrões anatômicos diferenciados quando se analisa esses grupos, porém sugerindo também que dentro do grupo lenhoso, por exemplo, as diferenças de formas de crescimento parecem não ser tão evidentes. Ao se analisar lado a lado espécies herbáceas e lenhosas de uma mesma família (Figura 8) verifica-se a maior presença de caracteres ligados ao escleromorfismo e xeromorfismo nas espécies mais lenhosas (Turner 1994), como a presença de uma cutícula altamente desenvolvida, folha bem compacta, presença de tricomas, grande espessura em parênquima paliçádico, além da presença de estruturas coradas em rosa-vermelho pela safranina, indicando o alto grau de investimento em estruturas protetoras e lignificação dessas mesmas estruturas (Kraus *et al.* 1998). Essas afirmações podem ser corroboradas pelas diferenças na espessura dos tecidos foliares encontrada entre as formas de crescimento e pela relação linear entre o grau de lignificação externo das formas de crescimento e a espessura em cutícula e espessura total da folha. Tanto a descrição qualitativa, quanto os dados quantitativos apontam para o fato de que quanto mais lenhosa é uma forma de crescimento maior investimento é encontrado em

estruturas que auxiliem no processo de adaptação às altas intensidades luminosas (Dahlgren *et al.* 2006).

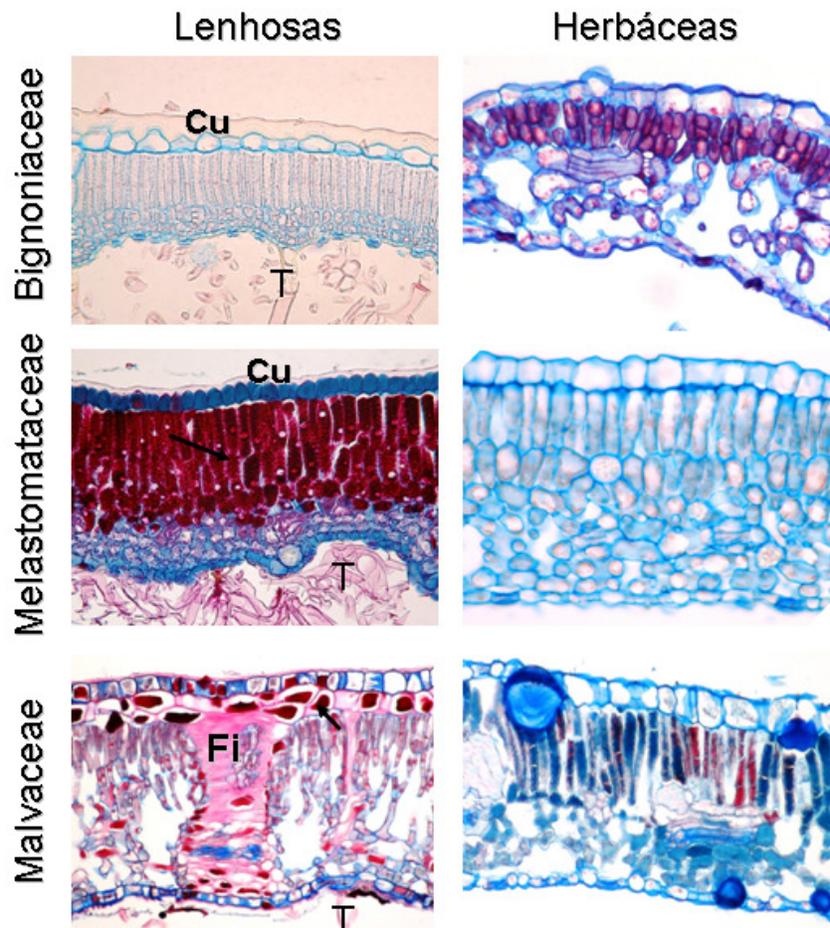


Figura 7. Comparação da anatomia foliar entre algumas espécies lenhosas (à esquerda) e herbáceas (à direita) de uma mesma família. Nota-se o alto investimento de cutícula (Cu), quantidade de fibras (Fi), mesofilo mais compacto, presença de compostos fenólicos (setas) e tricomas (T) nas espécies mais lenhosas. Bignoniaceae: *Zeyheria montana* (arbusto) VS *Jacaranda ullei* (Erva); Melastomataceae: *Miconia fallax* (arbusto) VS *Leandra erostrata* (erva); Malvaceae: *Eriotheca pubescens* (árvore) VS *Pelteia polymorpha* (erva).

3.5 Conclusões

Plantas ocorrentes em um cerrado *sensu stricto* apresentam folhas com um padrão de epiderme unisseriada, mesofilo dorsiventral, estômatos na face abaxial e presença de compostos fenólicos. No entanto, diferenças qualitativas e quantitativas foram encontradas entre as formas de crescimento, tais diferenças sugerem a separação entre formas de crescimento mais e menos lenhosas. As maiores diferenças entre as formas de crescimento foram encontradas na espessura dos tecidos (especialmente cutícula, epiderme e espessura da folha) e na frequência da presença de extensão da bainha do feixe vascular e presença de

células do esclerênquima. Desta forma é possível concluir que as espécies lenhosas (árvores e arbustos) tendem a investir mais na espessura dos tecidos e apresentar folhas com características escleromórficas, enquanto que espécies mais herbáceas (ervas e subarbustos) tendem a apresentar folhas menos espessas e mais mesomórficas.

3.6 Referências

- Abrams, M.D., Kubiske, M.E. & Mostoller, S.A. 1994. Relating wet and dry year ecophysiology to leaf structure in contrasting temperate tree species. *Ecology* 75(1): 123-133
- Andrade, L.R.M., Barros, L.M.G., Echevarria, G.F., Amaral, L.I.V., Cotta, M.G., Rossatto, D.R., Haridasan, M. & Franco, A.C. 2011. Al-hyperaccumulator Vochysiaceae from the Brazilian Cerrado store aluminum in their chloroplasts without apparent damage. *Environmental and Experimental Botany*, 70: 37-42.
- Beiguelman B (1962) Contribuição para o estudo anatômico das plantas do cerrado: I. Anatomia da folha e do caule de *Erythroxylum suberosum* St Hil. *Rev Biol* 3:97-110.
- Bedetti, C.S., Aguiar, D.B., Jannuzzi, M.C., Moura, M.Z.D. & Silveira, F.A.O. 2011. Abiotic factors modulate phenotypic plasticity in an apomictic shrub [*Miconia albicans* (SW.) Triana] along a soil fertility gradient in a Neotropical savanna. ***Australian Journal of Botany***, 59: 274-282.
- Bieras, A.C. & Sajo, M.G. 2009. Leaf structure of the cerrado (Brazilian savanna) Woody plants. ***Trees***, 23: 451-471.
- Björkman, O. 1981. Pp. 57-107. Responses to different quantum flux densities. In: O.L. Lange; P.S. Nobel; C.B. Osmond & H. Ziegler (eds.). ***Encyclopedia of plant physiology*** Springer, New York.
- Dahlgren, J.P.; Eriksson, O.; Bolmgren, K.; Strindell, M. & Ehrlen, J. 2006. Specific leaf area as a superior predictor of changes in field layer abundance during forest succession. ***Journal of Vegetation Science*** 17: 577-582.
- Evert, R.F. 2006. *Esau's Plant Anatomy. Meristem's, cells, and tissues of the plant body – Their structure, function and development.* Wiley and Sons, Hoboken, NJ, USA.
- Fahn, A. 1986. Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. ***Annals of Botany***, 57: 631-637.
- Fahn, A. & Cutler, D. 1992. ***Xerophytes***. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Franco AC (2002) Ecophysiology of woody plants. In 'The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna'. (Eds P Oliveira, R Marquis) pp. 178-197. (Columbia University Press: New York USA)
- Franco, AC, Lüttge U (2002) Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Oecologia* 131, 356-365.
- Franco, A.C., Matsubara, S., Orthen, B. (2007) Photoinhibition, carotenoid composition and the co-regulation of photochemical and non-photochemical quenching in neotropical savanna trees. *Tree Physiology* 27: 717-725.
- Furley, P.A. & Ratter, J.A. 1988. Soil resources and plant communities of the Central Brazilian cerrado and their development. ***Journal of Biogeography***, 15: 97-108.
- Gomes, S. M.; Somavilla, N. S. D. ; Gomes-Bezerra, K. M. ; Miranda, S. C. ; De-Carvalho, P. S. ; Graciano-Ribeiro, D. (2009). Anatomia Foliar de Espécies de Myrtaceae: contribuição à Taxonomia e Filogenia. ***Acta Botanica Brasilica***, 23: 223-238.
- Gotelli, N.J. & Ellison, A.M. 2004. *A primer of ecological statistics.* Sinauer Associates, MA, USA.

- Gottsberger G. & Silberbauer-Gottsberger, I. (2006) Life in the cerrado: a South American tropical seasonal ecosystem. Vol I Origin, Structure, Dynamics and Plant use. Ulm: Reta Verlag.
- Givnish, T.J. 1984. Pp. 51-84. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. In: E. Medina, H.A. Mooney & C. Vasques-Yanes (eds.) **Physiological ecology of plants in the wet tropics**. Dr. W.Junk Publishers, The Hague.
- Gratani, L.; Covone, F. & Larcher, W. 2006. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. **Trees** **20**: 549-558.
- Grime, J.P. 1979. **Plant strategies and vegetation process**. Wiley, London, UK.
- Hlwatika, C.N.M. & Bhat, R.B. 2002. An ecological interpretation of the difference in leaf anatomy and its plasticity in contrasting tree species in Orange Kloog, table Mountain, South Africa. **Annals of Botany** **89**: 109-114.
- Haridasan, M. 1992. Observations on soils, foliar nutrient concentrations and floristic composition of cerrado *sensu stricto* and cerrado communities in central Brazil. In: Furley, P.A.; Proctor A. & Ratter, J.A. (eds.). **Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries**. Chapman and Hall: London. Pp. 171-184.
- Hoffmann, W.A., Franco, A.C., Moreira, M. Z. & Haridasan, M. 2005. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. **Functional Ecology** **19**: 932-940.
- Johansen, D.A. 1940. **Plant microtechnique**. McGraw-Hill: New York.
- Kraus, J.E., de Sousa, H.C., Rezende, M.H., Castro, N.M., Vecchi, C. & Luque, R. 1998. Astra blue and basic fuchsin double staining of plant materials. *Biotechnology and Histochemistry* **73**(5):235-43.
- Larcher, W. 2003. **Physiological plant ecology**. 4th Edition. Springer, New York.
- Lichtenthaler, H.K.; Ac, A.; Marek, M.V.; Kalina, J. & Urban, O. 2007. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. **Plant Physiology and Biochemistry** **45**: 577-588.
- Mendonça, R. C.; Felfili, J. M.; Walter, B. M. T.; Silva-Júnior, M. C.; Rezende, A. B.; Filgueiras, T. S.; Nogueira, P. E.; Fagg, C. W. Flora Vascular do Bioma Cerrado: checklist com 12.356 espécies. In: Sano, S. M.; Almeida, S. P.; Ribeiros J. F. (Org.) *Cerrado: Ecologia e Flora*. Volume 2. Brasília: Embrapa Cerrados, 2008. p. 213-228.
- Metcalf, C.R. & Chalk, L. 1979. *Anatomy of the dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford, U.K.
- Morretes BL (1967) Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do cerrado II. *Bol Bot USP* **22**:209-244
- Morretes BL (1969) Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do cerrado III. *Bol Bot USP* **24**:7-32
- Niklas, K.J., Cobb, E.D., Niinemets, U., Reich, P.B., Sellin, A., Shipley, B. & Wright, I.J. 2007. "Diminishing returns" in the scaling of functional leaf traits across and within species groups. **PNAS**, **104**: 8891-8896.
- Paiva, E.A.S.; Isaias, R.M.S.; Vale, F.H.A. & Queiroz, C.G.S. 2003. The influence of light intensity on anatomical structure and pigment contents of *Tradescantia pallida* (Rose) Hunt. cv. *purpurea* Boom (Commelinaceae) leaves. **Brazilian Archives of Biology and Technology** **46**: 617-624.
- Pallardy, S.G. 1981. Pp. 56-78. Closely related woody plants. In: T.T. Kozlowski (ed.). **Water deficits and plant growth, Vol. VI**. Academic press, New York.
- Ratter, J.A., Bridgwater, S. & Ribeiro, J.F. 2003. Analysis of the floristic composition of the Brazilian Cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh Journal of Botany* **60**:57-109.

- Reich, P.B.; Ellsworth, D.S.; Walters, M.B.; Vose, J.M.; Gresham, C.; Volin, J.C. & Bowman, W.D. 1999. Generality of leaf traits relationships: a test across six biomes. **Ecology** **80**: 1955-1969.
- Reis C, Bieras AC, Sajo MG (2005) Anatomia foliar das Melastomataceae do cerrado do estado de São Paulo. *Braz J Bot* 28: 451-466
- Rossatto, D.R. & Kolb, R.M. 2009. An evergreen neotropical savanna tree (*Gochnatia polymorpha*, Asteraceae) produces different dry- and wet-season leaf types. **Australian Journal of Botany**, 57: 439-443.
- Rossatto, D.R. & Kolb, R.M. 2010. *Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera (Asteraceae) changes in leaf structure due to differences in light and edaphic conditions. **Acta Botanica Brasílica**, 24: 605-612.
- Rossatto, D.R., Hoffmann, W.A. & Franco, A.C. 2009. Características estomáticas de pares congêneros de cerrado e mata de galeria crescendo numa região transicional no Brasil Central. **Acta Botanica Brasílica**, 23: 499-508.
- Rossatto, D.R.; Takahashi, F.S.C.; Silva, L.C. & Franco, A.C. 2010. Características funcionais de folhas de sol e sombra de espécies arbóreas em uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasílica* 24 (3): 640-647.
- Sajo MG, Rudall PJ (2002) Leaf and stem anatomy of Vochysiaceae in relation to subfamilial and suprafamilial systematics. *Bot J Linn Soc* 138:339-364.
- Turner, I.M. 1994. Sclerophylly: primarily protective? **Functional Ecology** **8**: 669-675.
- Valladares, F. & Niinemets, U. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology and Systematics** **39**: 237-257.
- Vogelmann, T.C. 1993. Plant tissue optics. **Annual Review Plant Physiological and Plant Molecular biology** **44**: 231-251.

Capítulo 4

Formas de crescimento de um cerrado *sensu stricto*: trocas gasosas e teor nutricional foliar

4.1 Introdução

A exposição às diferenças climáticas e edáficas causadas pela grande abrangência da vegetação do Cerrado (Ratter et al. 1997) levaram a uma grande diversidade de tipos fisionômicos de sua vegetação, os quais possuem uma alta diversidade de nichos locais e regionais, os quais provavelmente levaram a grande diversidade vegetal (Oliveira-Filho & Ratter 2002). Esta diversidade não é apenas relacionada ao número de espécies que compõe sua vegetação, mas também é devida à presença de diferentes formas de crescimento que as plantas podem adotar. Desta forma nestas vegetações são encontradas árvores, arbustos, gramíneas, palmeiras, ervas, entre as mais frequentes (Eiten 1972, Ribeiro & Walter 2008). Muitos estudos florísticos e fitossociológicos têm demonstrado a alta diversidade de espécies em cada uma destas formas de crescimento nas diferentes fisionomias vegetacionais do cerrado (Andrade et al. 2002, Rossatto et al. 2008), especialmente nas fisionomias savânicas, como o cerrado *sensu stricto*, onde espécies do estrato arbóreo-arbustivo e herbáceo convivem lado a lado (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006).

A diversidade de formas de crescimento é normalmente relegada a segundo plano em muitos dos estudos a respeito da ecologia funcional das plantas do cerrado e também de outros tipos de savanas tropicais, sendo normalmente estudadas apenas as formas lenhosas mais dominantes, como as árvores e os arbustos (Prior et al. 2004, Franco et al. 2005, Goldstein et al. 2008, Ribeiro & Walter 2008). Nas savanas da África há uma grande quantidade de estudos relacionados às gramíneas (Baudena et al. 2010), porém estudos com formas de crescimento herbáceas são escassos nos Neotrópicos (Sarmiento & Monasterio 1983). O entendimento das estratégias ecofisiológicas de outras formas de crescimento pode trazer importantes resultados para um melhor grau de compreensão do efeito dos determinantes ambientais nas características funcionais das plantas, trazendo também uma visão mais abrangente a respeito da diversidade da faixa ou amplitude de variação em atributos funcionais (Harrison et al. 2010) que podem ser ocorrentes em sistemas ricos em espécies vegetais como o Cerrado (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006).

Esta diversidade de espécies em diferentes formas de crescimento deve necessariamente lidar com as pressões seletivas impostas pelo seu ambiente (Franco 2002), assim como devem ter a capacidade de lidar com a possível competição de recursos com outras espécies vegetais co-ocorrentes (McGill et al. 2006). Estas pressões devem ser mais intensas nas características funcionais ligadas ao balanço de carbono, as relações hídricas, ao balanço nutricional e ao estresse causado pelo fogo, os quais são os fatores determinantes da vegetação do cerrado (Franco 2002). A sazonalidade hídrica, ocorrente durante a estação

seca entre Maio e Setembro, onde as chuvas não são frequentes (Franco 2002); a exposição às altas intensidades luminosas (Franco & Luttgue 2002); as condições nutricionais limitadas por solos ácidos e pobres em nutrientes (Haridasan 2008) e a frequente passagem do fogo (Hoffmann 1996) poderiam moldar as características fisiológicas das espécies de acordo com a forma de crescimento. Desta forma poderia haver uma competição substancial por recursos hídricos e nutrientes dos solos entre as distintas formas de crescimento, a qual poderia ser minimizada se as espécies apresentassem exigências nutricionais diferenciados, refletidos em valores de características funcionais distintos (Santiago & Wright 2007).

Há uma tendência natural de se classificar as diferentes formas de crescimento em grupos funcionais *a priori*, onde os grupos são classificados e definidos por características biológicas discretas e mensuráveis (Reich et al. 2003, Santiago & Wright 2007). Diferentes formas de crescimento podem afetar os padrões de assimilação de carbono, de nutrientes e tomada de água, fatores importantes para a adaptação do organismo vegetal (Santiago & Wright 2007, Niklas et al. 2007). As folhas são os principais órgãos influenciadores do crescimento vegetal, reprodução e estruturação dos ecossistemas (Niklas et al. 2007), assim o estudo dos valores das características funcionais e das relações entre estas variáveis tem-se mostrado de grande importância para o entendimento dos processos de adaptação das espécies e formas de crescimento em seus ambientes naturais (Niklas et al. 2007).

Tendo em vista a diversidade de espécies co-ocorrendo em situações muito similares e a presença de diversas pressões ambientais o Cerrado serve como modelo interessante para se compreender o papel das características funcionais e o papel da equivalência funcional entre espécies vegetais com morfologia externa similar (Westoby et al. 2002). Desta forma o objetivo deste estudo foi verificar se diferenças são encontradas nas características funcionais foliares em grupos funcionais baseados na forma de crescimento de 57 espécies ocorrendo em uma mesma área de cerrado *sensu stricto*. Aqui se testou a hipótese de que as características funcionais foliares relacionados às trocas gasosas e ao teor nutricional das folhas mostram uma forte convergência para as espécies que compartilham a mesma forma de crescimento, mas divergem entre as diferentes formas de crescimento, assim como para as relações lineares bivariadas entre as características funcionais. Espera-se que as diferenças nos parâmetros funcionais foliares permitam uma clara separação dos grupos funcionais.

4.2 Materiais e Métodos

Espécies

Para o presente estudo, foram escolhidas dez espécies de cada uma das formas de crescimento normalmente encontradas em áreas de cerrado *sensu stricto* (árvores, arbustos, sub-arbustos, ervas, palmeiras e gramíneas). Foram amostrados 10 espécies de cada forma de crescimento (de acordo com a Tabela 1 na Metodologia geral), com exceção das palmeiras que foram em número de 5 espécies, e as ervas e subarbustos, as quais foram amostrados 11 espécies. Um número de 5 indivíduos de cada espécie foi escolhido. A escolha das espécies foi baseada na disponibilidade das mesmas na área de estudo, buscando-se as espécies mais abundantes da área e que apresentassem uma copa com o maior número de folhas possíveis, necessárias para as diversas medidas dos parâmetros funcionais estudados. Levou-se em conta também a importância, baseada na dominância dessas espécies na área selecionada (realizado com observações no campo).

Características funcionais estudadas

Em fevereiro de 2009, durante a estação chuvosa, foram medidas diversas características funcionais foliares relacionadas ao balanço de carbono e ao balanço nutricional. A fotossíntese máxima (A_{area}), transpiração foliar (E) e condutância estomática (gs) foram determinadas sob condição ambiente com um sistema aberto de trocas gasosas (LCpro, Analytical Development Co., Hoddesdon, U.K.), utilizando-se uma fonte de luz led com uma intensidade luminosa entre 1300-1400 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, mantendo a temperatura no interior da câmara em aproximadamente 27°C. Essas medidas foram tomadas em folhas expostas ao sol dos cinco indivíduos pré-selecionados, entre às 8:00 e 12:00. Para as gramíneas foi utilizada uma intensidade luminosa de 2000 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, devido à maior parte das espécies apresentarem metabolismo C_4 (ver Tabela 1 no ANEXO).

A respiração foliar (Resp) também foi medida, expondo-se as folhas a 3 minutos de escuro constante, sendo este obtido cobrindo-se a câmara do IRGA com papel alumínio. A temperatura no interior da câmara foi mantida a uma temperatura de 27 °C. A área foliar específica (AFE) foi calculada dividindo-se a área foliar (obtida com o auxílio do software Área 2.0 (Caldas et al. 1995)) pela massa seca da folha (obtida em balança de precisão de $\pm 0,0001\text{g}$). Em todos os casos, para AFE, utilizou-se o limbo foliar sem o pecíolo. Para folhas compostas apenas o folíolo foi utilizado (caso das Fabaceae e Arecaceae). A fotossíntese em base de massa seca foliar foi calculada pela multiplicação entre A_{massa} e AFE. Também foi calculada a eficiência do uso de água (EUA, dividindo-se A_{area} por E) e a eficiência intrínseca do uso de água (EIUA, dividindo-se A_{area} por gs) (Larcher 2003). As folhas utilizadas no cálculo de AFE foram trituradas e utilizadas para análise de nutrientes

foliares. Nestas análises foram determinadas as concentrações de N, P, K, Ca, Mg, Fe, Cu, Zn e Mn. Essas amostras foram digeridas utilizando uma mistura triácida (ácido nítrico, ácido clorídrico e ácido sulfúrico). O N foi determinado pelo método de micro-Kjeldhal (Allen et al. 1974). Fósforo total foi determinado por colorimetria. Para todos os demais elementos foi utilizada espectrofotometria de emissão de chama (Allen et al. 1974). Todas as análises de nutrientes foram realizadas no Laboratório de Solos do Departamento de Ecologia. Apenas os macronutrientes (N, P, K, Ca, Mg e Fe) são apresentados nesse trabalho. Os micronutrientes (Cu, Zn e Mn) foram utilizados apenas para verificar uma possível separação entre as formas de crescimento, quando se considera todas as características nutricionais foliares (ver análise de componentes principais adiante).

Análises estatísticas

A comparação entre as formas de crescimento, para os padrões funcionais foliares, foi realizada utilizando-se uma ANOVA de um fator seguida de teste de Tukey HSD ($\alpha = 0,05$). Para verificar se as formas de crescimento se diferenciariam devido as suas diferenças em características funcionais foliares foi utilizada uma análise multivariada de ordenação: a MDS (análise de escalonamento multidimensional) (Gotelli & Ellison 2004). Para a análise de MDS foi calculada uma matriz de distância entre os atributos utilizando a distância Euclidiana. Para esta análise foram utilizados os dados padronizados. Esta análise foi realizada no software Past 2.0 utilizando duas dimensões para explicação e separação das espécies ao longo de coordenadas de ordenação. A qualidade do ajuste foi comprovada pelo valor de “stress” calculado durante a análise. As relações bi-variadas entre AFE x N, AFE x P, AFE x A_{massa} e N X P foram testada no software SMATR (Warton et al. 2006) utilizando-se o método de SMA (Standard Major Axis). Foi testada se as inclinações dessas relações eram heterogêneas entre as formas de crescimento utilizando o software SMATR (Warton et al. 2006).

4.3 Resultados

Efeito das formas de crescimento: Foi observada uma variação significativa ($F_{5,225} > 9,34$ $P < 0,01$) entre as formas de crescimento estudadas em todas as características funcionais ligadas às trocas gasosas (Figura 1) e também nos nutrientes foliares ($F_{5,225} > 10$ $P < 0,01$) (Figura 2). Em termos de assimilação máxima de CO_2 em base de área as espécies lenhosas apresentaram maiores valores que as formas de crescimento mais herbáceas, apresentando uma assimilação aproximada de $15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ contra $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para as formas mais

herbáceas (Figura 1A). Entretanto quando se analisa a fotossíntese em base de massa foliar, levando-se em conta as diferenças na área foliar específica, as formas de crescimento não se diferenciam nos valores de A_{massa} (Figura 1E).

As gramíneas foram um grupo a parte para a fotossíntese (Figura 1A) e para a eficiência do uso de água (Figura 1E), já que apresentaram os maiores valores entre as formas de crescimento estudadas. A condutância estomática foi similar entre as formas de crescimento, com exceção das palmeiras que apresentaram valores 20% superiores as demais (Figura 1B). Para as demais características funcionais, como respiração (Figura 1C) e área foliar específica (Figura 1D) há uma tendência de que as formas de crescimento mais herbáceas (Ervas, Subarbustos e Gramíneas) possuam maiores valores para essas características, com valores aproximadamente 50-60% superiores as formas de crescimento mais lenhosas.

Houve uma variação significativa na concentração foliar (Figura 2) para todos os nutrientes estudados ($F_{5,225} > 10$ $P < 0.01$), mostrando diferenciação entre as formas de crescimento. No que diz respeito aos nutrientes foliares um padrão geral foi encontrado, demonstrando que as gramíneas são a forma de crescimento com as menores concentrações de nutrientes em suas folhas (Figura 2), com exceção do nutriente ferro (Figura 2F). Para nitrogênio (Figura 2A) e fósforo (Figura 2B) as concentrações foram menores (14-15 g.kg^{-1} para N e ao redor de 0.6 g.kg^{-1} para P) nas formas de crescimento mais lenhosas (árvores e arbustos), e maiores (17-18 g.kg^{-1} para N e ao redor de 0.8 g.kg^{-1} para P) para as formas mais herbáceas (ervas e subarbustos). O grupo das palmeiras foi destacado por apresentar os menores valores de cálcio e magnésio (Figura 2C e 2D), porém altos valores de potássio foliar (Figura 2E).

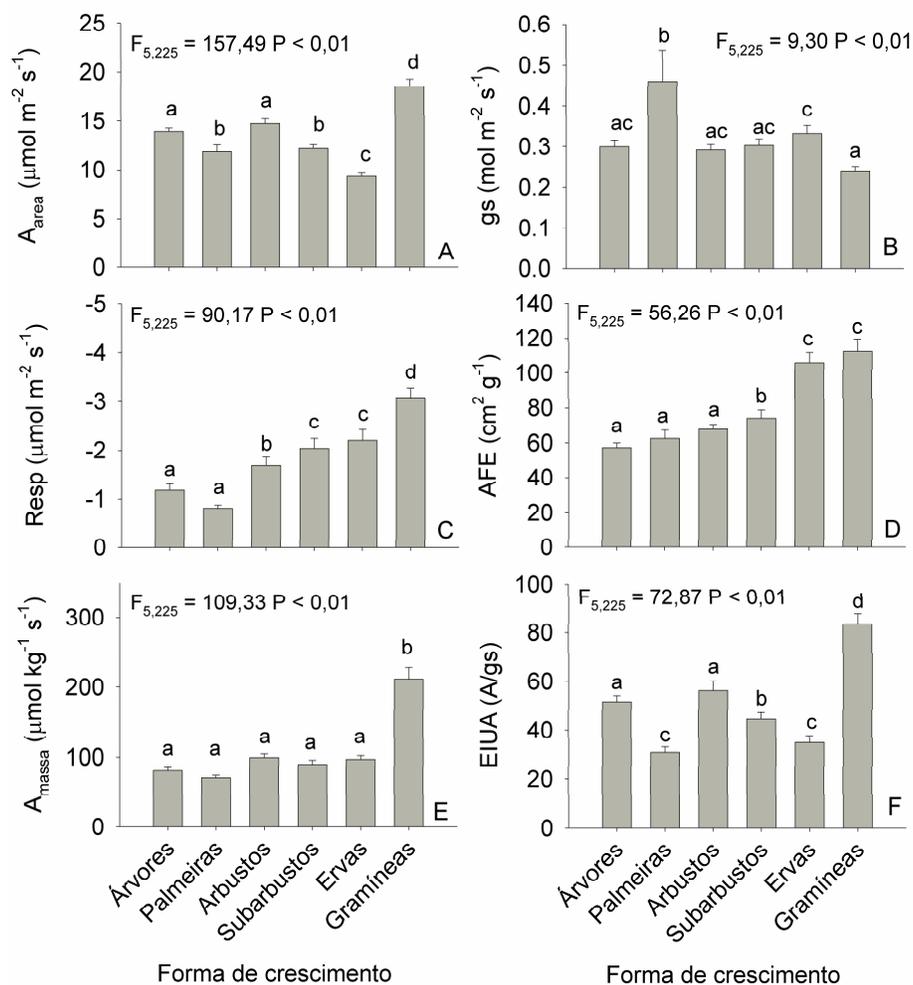


Figura 1. O efeito dos grupos funcionais de forma de crescimento nas características foliares de trocas gasosas. Barras verticais indicam erro padrão (n = 5 para palmeiras, n = 11 para ervas e sub-arbustos e n = 10 para as demais formas de crescimento). Letras diferentes demonstram diferenças de acordo com o teste de Tukey HSD (P < 0.05). A_{área}: assimilação máxima em base de área; gs: condutância estomática; Resp: respiração foliar; AFE: área foliar específica; A_{massa}: assimilação máxima em base de massa seca foliar; EIUA: eficiência do uso de água.

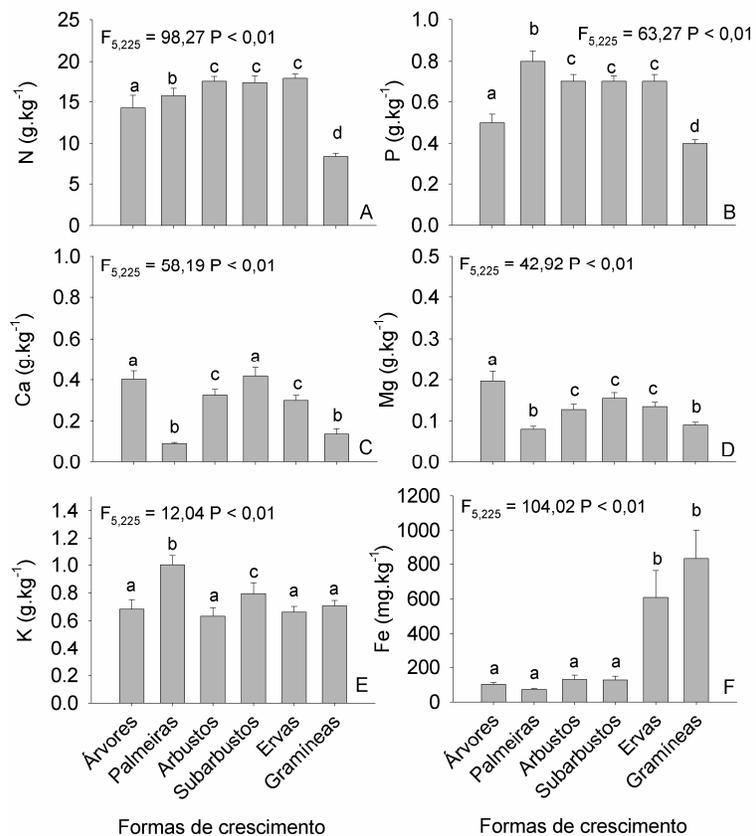


Figura 2. O efeito dos grupos funcionais de forma de crescimento nos nutrientes foliares. Barras verticais indicam erro padrão (n = 5 para palmeiras, n = 11 para ervas e subarbustos e n = 10 para as demais formas de crescimento). Letras diferentes demonstram diferenças de acordo com o teste de Tukey HSD (P < 0,05).

Relações lineares entre as principais características funcionais: Foram encontradas relações lineares significativas para as principais características funcionais estudadas (Figura 3). A A_{massa} foi relacionada com a AFE (Figura 3A) para todos aos grupos ($r^2 > 0,35$ P < 0,010,05), assim como N e AFE (Figura 3B) ($r^2 > 0,30$ P < 0,05), com exceção das gramíneas $r^2 = 0,005$ P = 0,84), P e AFE (Figura 3C) ($r^2 > 0,32$ P < 0,05); com exceção das gramíneas $r^2 = 0,024$ P = 0,69) e N x P (Figura 3D) ($r^2 > 0,25$ P < 0,05).

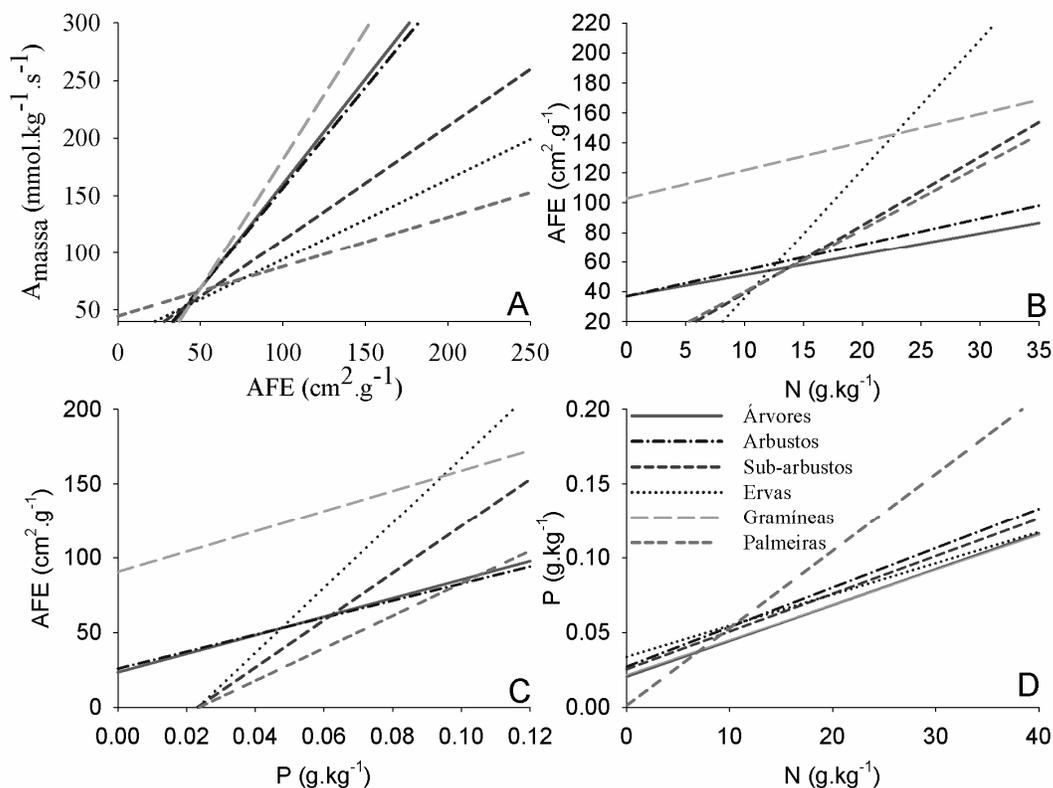


Figura 3. Relações bivariadas lineares para as principais características funcionais foliares estudadas nas diferentes formas de crescimento. Pontos foram omitidos para melhor visualização das relações e das diferenças para as relações entre as formas de crescimento.

Os valores das inclinações das retas das relações lineares bivariadas entre as principais características funcionais foliares (Figura 3) são apresentados na Tabela 1. Para todas as relações entre parâmetros funcionais as inclinações das relações foram diferenciadas (Wald-Statistic > 20,00 $P < 0,05$), demonstrando que as diferentes formas de crescimento apresentam relações bivariadas diferenciadas entre características correlacionadas.

De uma maneira geral as inclinações das relações para as formas mais lenhosas (Árvores e arbustos) apresentaram-se distintas (com menores valores) daquelas das formas mais herbáceas (subarbustos e ervas) (Tabela 1). As gramíneas apresentaram uma inclinação semelhante aos grupos mais lenhosos (em AFE x Amassa), porém para as relações com os nutrientes (N x AFE e P x AFE) apresentaram valores de inclinação muito semelhantes aquelas das formas de crescimento mais herbáceas (subarbustos e ervas) (Tabela 1). As palmeiras apresentaram comportamento similar ao das gramíneas, ora mais semelhante às formas mais lenhosas, ora mais semelhante às formas mais herbáceas (Tabela 1). Somente

para as relações N x P houve uma convergência na inclinação das relações entre a maior parte das formas de crescimento, com exceção das palmeiras (Figura 3, Tabela 1).

Tabela 1. Teste para heterogeneidade de inclinações entre parâmetros funcionais foliares estudados para as diferentes formas de crescimento. As inclinações são mostradas para cada forma de crescimento dado uma relação X vs. Y realizada no software SMATR. P representa significância das diferenças na inclinação. Letras semelhantes em uma mesma linha indicam semelhança na inclinação.

		Inclinação						
<i>x</i>	<i>y</i>	<i>Árvores</i>	<i>Arbustos</i>	<i>Subarbustos</i>	<i>Ervas</i>	<i>Gramíneas</i>	<i>Palmeiras</i>	<i>P</i>
AFE	A_{massa}	1,94a	2,09a	1,09b	0,85b	2,86a	0,75b	0,001
N	AFE	2,18a	8,14b	7,03b	13,58bc	26,45c	7,35b	0,001
P	AFE	8,56a	11,00a	23,64b	24,97b	44,10b	12,72a	0,001
N	P	0,0025a	0,0034a	0,0029a	0,0054a	0,0059a	0,0074b	0,005

Separação de grupos funcionais em relação a suas características foliares: A análise de ordenação NMDS (Figura 4) mostrou uma separação entre os componentes mais lenhosos (Árvores, Arbustos) e os mais herbáceos (Ervas e Gramíneas) na primeira coordenada. A diferença entre ervas e gramíneas e entre espécies lenhosas (árvores e arbustos) e palmeiras foi explicada na segunda coordenada (Figura 4). Os subarbustos (▼ na Figura 4) apresentaram indivíduos ocorrentes tanto no grupo lenhoso, como no grupo herbáceo, quando se observa a primeira e segunda coordenadas (Figura 4). A separação entre as formas de crescimento foi altamente significativa, dado o alto valor do coeficiente de determinação ($r^2 = 0,9876$) e o baixo valor de “stress” (0.123).

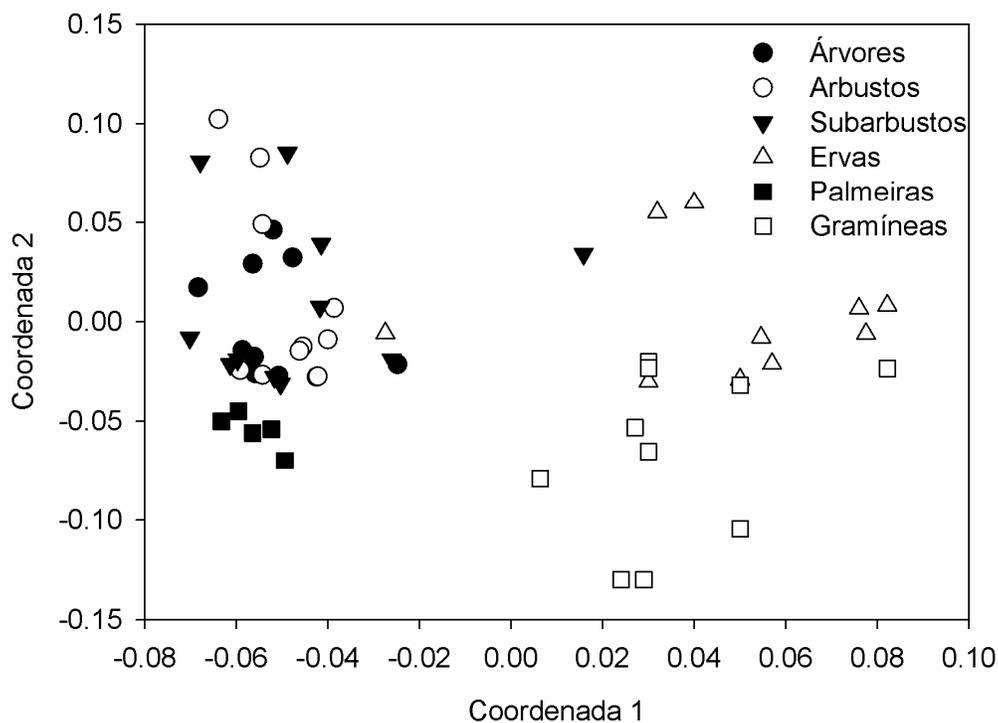


Figura 4. Distribuição de espécies das diferentes formas de crescimento para a primeira e segunda coordenadas.

4.4 Discussão

Formas de crescimento e suas características funcionais ecofisiológicas

A análise de ordenação, utilizando todos os parâmetros estudados, mostrou uma separação clara entre as formas de crescimento mais lenhosas (árvores e arbustos) e mais herbáceas (ervas e alguns subarbustos), além de uma clara separação das palmeiras e das gramíneas com relação às demais formas de crescimento. A separação apresentada no método de ordenação considera todas as características foliares estudadas, no entanto poderia-se considerar, baseando-se nos valores médios, que a fotossíntese em base de área, respiração no escuro e área foliar específica como principais componentes diferenciadores das formas de crescimento, já que estes parâmetros foram os que mais se diferenciaram entre os grupos estudados.

Em todos os parâmetros apresentados, pode-se verificar uma clara diferença nos valores médios entre as formas de crescimento mais lenhosas (árvores e arbustos) e mais herbáceas (ervas e subarbustos): árvores e arbustos apresentam folhas com taxas fotossintéticas maiores, apresentando baixo valor de área foliar específica e menores taxas

respiratórias. Contrapondo-se as formas mais lenhosas, os resultados para as características funcionais sugerem que as formas de crescimento mais herbáceas apresentam características relacionadas com a estratégia de crescer rápido, já que apresentam em média maiores valores de área foliar específica e respiração no escuro, para um valor similar de A_{massa} (Givnish 1988; Santiago & Wright 2007). A área foliar específica tem sido relatada como uma característica chave no crescimento vegetal, pois é correlacionada com um amplo espectro de outras características, como a fotossíntese e as concentrações foliares de nutrientes (Reich et al. 1999). Valores altos de AFE normalmente sugerem capacidade de extrair grande quantidade de recursos (p. ex. nutrientes, como mostrado na Figura 2) e crescer rápido (Reich et al. 2003), que seria refletida nas altas taxas respiratórias foliares (encontradas para as formas mais herbáceas), além de taxas fotossintéticas maiores. Este fato seria importante para as formas de crescimento mais herbáceas, pois estas estão mais sujeitas aos danos causados pela passagem do fogo, assim devem crescer rápido e reproduzir rapidamente antes de uma segunda possível passagem do fogo que consumiria toda a sua biomassa aérea (Hoffmann 1996).

Em termos de regulação estomática os grupos funcionais não diferiram significativamente, apesar de as gramíneas apresentarem em média os valores mais baixos de condutância estomática, certamente relacionados com sua característica intrínseca do metabolismo fotossintético C_4 (Taylor et al. 2010). Esta ausência de diferença pode-se relacionar também ao fato de que na estação úmida as chuvas são abundantes para propiciar água suficiente para todas as formas de crescimento (ver Capítulo 2). Apesar da ausência de diferença na condutância estomática, a eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s) diferenciou-se entre os grupos funcionais, especialmente pelas diferentes capacidades fotossintéticas encontradas. O grupo funcional mais lenhoso (árvores e arbustos) diferiu drasticamente dos grupos de espécies mais herbáceas (ervas e sub-arbustos) apresentando os maiores valores de EIUA, sendo desta maneira as folhas das árvores mais eficientes na conservação de recursos hídricos, em relação as folhas das plantas herbáceas, quando estão assimilando carbono. A forma de crescimento que apresentou a maior eficiência do uso de água foi às gramíneas, novamente característica provavelmente restrita ao grupo, já que o mecanismo de fotossíntese C_4 é extremamente eficiente para a conservação dos recursos hídricos (Taylor et al. 2010).

Em termos de fotossíntese em base de massa, todas as formas de crescimento se igualaram, apresentando valores ao redor de $100 \mu\text{mol.Kg}^{-1}.\text{s}^{-1}$. Este dado sugere que as diferentes formas de crescimento apresentam uma convergência em termos de fotossíntese

em base de massa foliar e que estudos relacionados à produtividade dos sistemas de cerrado devem levar em conta as espécies de outras formas de crescimento, que mesmo com estratégias diferenciadas a respeito de uso de água, fotossíntese em base de área e nutrição foliar, conseguem atingir taxas fotossintéticas em base de massa semelhantes à de espécies arbóreas, normalmente estudadas (Franco et al. 2005). As gramíneas novamente se diferenciaram por sua característica C4: foi o grupo mais produtivo, confirmando o fato desta forma de crescimento ser a mais dominante tanto em termos de biomassa como em termos de produtividade anual na produção de biomassa (Nippert et al. 2007).

As palmeiras apresentaram-se como um grupo distinto dependendo da característica funcional foliar que se estuda. Em muitos casos, apresentaram estratégias foliares semelhantes às árvores, como valores similares de AFE, respiração no escuro e produtividade, contudo apresentaram baixa fotossíntese em base de área e eficiência do uso de água. Estes dados sugerem que as palmeiras poderiam ser classificadas como um grupo intermediário entre estas outras formas de crescimento, e que ocupariam nichos específicos intermediários, apesar de em termos nutricionais serem um grupo totalmente diferenciado em relação as demais formas de crescimento, devido as suas concentrações nutricionais foliares diferenciadas, principalmente em termos de concentração de K, onde este grupo se destaca. Essas diferenças ecofisiológicas parecem explicar o porquê as palmeiras ocorrem com alta frequência e distribuídas de forma tão diferenciada da vegetação lenhosa (Lima et al. 2003).

Teores nutricionais foliares

Muito tem sido proposto a respeito da coexistência de uma alta diversidade de espécies lenhosas e herbáceas em sistemas savânicos, principalmente devido ao fato de que estas seriam competidoras potenciais em recursos hídricos (ver capítulo 2) e minerais do solo (Walter 1971, Sankaran et al. 2005, Sankaran et al. 2008, Baudena et al. 2010), além de possíveis competidores por recursos luminosos em determinadas fases do desenvolvimento vegetal (Medina & Silva 1990). Os valores médios de características nutricionais foliares para os grupos aqui estudados sugerem diferentes exigências nutricionais das folhas dos grupos funcionais, sugerindo que essas exigências diferenciadas poderiam levar a processos de coexistência destas espécies em escalas locais.

Em termos nutricionais, valores de concentração de N e P foram maiores para os grupos mais herbáceos, intermediário para espécies lenhosas e muito baixo para as gramíneas. Esses dados reforçam a idéia de capacidades competitivas diferenciadas entre as

formas de crescimento, especialmente nos processos fotossintéticos e provavelmente no crescimento (Nippert & Knapp 2007, Chen et al. 2011). Desta maneira, as formas de crescimento mais herbáceas possuem exigências nutricionais foliares altas, provavelmente ligados ao seu metabolismo rápido de crescimento (já discutido anteriormente). As gramíneas, com suas folhas com baixas concentrações nutricionais, sugerem uma baixa exigência nutricional foliar o que implica que poderiam ocupar áreas com baixa disponibilidade destes elementos no solo (Haridasan 2008).

Em termos de concentração de Ca e Mg houve uma diferença significativa entre as diferentes formas de crescimento estudadas, porém os padrões observados foram contrários aos encontrados para N e P. Neste caso, as espécies mais lenhosas do cerrado (árvores) requerem uma maior quantidade desses elementos para o metabolismo foliar, apresentando concentrações foliares 50% superiores em relação às formas de crescimento mais herbáceas. Cálcio e magnésio têm sido citados como importantes elementos relacionados à produtividade de espécies arbóreas (McLaughlin & Wimmer 1999), sendo importantes para a divisão celular e ao crescimento dos vegetais (Lilienfein et al., 2001).

Relações lineares bivariadas

Em termos gerais das relações bivariadas aqui testadas, pode-se encontrar uma separação entre espécies mais lenhosas (árvores, arbustos e palmeiras) e mais herbáceas (ervas, subarbustos), sugerindo o que foi encontrado pela separação mostrada pela análise de ordenação. Novamente as gramíneas apresentaram-se muitas vezes como um grupo em separado, já que a maior parte das relações não foi significativa.

Em termos gerais, as relações N x P indicam uma convergência para todas as formas de crescimento, sugerindo que uma única estratégia aparente ocorre nos cerrados para lidar com a limitação desses nutrientes nos solos (Haridasan 2008). Em termos de teores nutricionais (P e N) determinando a AFE observa-se que há apenas uma separação entre formas mais lenhosas e mais herbáceas. Este fato indica que em biomassas maiores (árvores e arbustos), as relações tendem a ser favorecidas de modo que um pequeno incremento em concentração foliar de nutriente leva a um grande aumento na AFE (provavelmente relacionado com a capacidade de produtividade), enquanto que nas formas mais herbáceas um aumento em uma característica não afeta drasticamente a outra. Aparentemente há uma convergência nos espectros das relações para as espécies lenhosas (arbustos e árvores) (Fukami et al. 2005, Wright et al. 2004), assim como também há uma convergência das relações quando se considera as espécies mais herbáceas (ervas e subarbustos), porém tende

a haver diferenças entre as formas mais lenhosas e herbáceas, como já demonstrado por outros trabalhos (Reich et al. 1997, Westoby et al. 2002).

As diferenças encontradas nas relações bivariadas para as gramíneas, além das diferenças de requisitos nutricionais foliares e em seus parâmetros ecofisiológicos, sugere que a dominância de gramíneas em termos de espécies, biomassa e produtividade (Sankaran et al. 2005, Sankaran et al. 2008) parece estar basicamente ligado a sua fisiologia própria, enquanto as outras formas de crescimento devem ajustar as suas concentrações de nutrientes foliares (como N, P, Ca e Mg) para ter um ganho substancial em suas taxas de fotossíntese, devido ao seu mecanismo fotossintético C₃.

4.5 Conclusões

Diferenças foram encontradas tanto nos valores médios como em termos de relações bivariadas entre as características funcionais estudadas para as diferentes formas de crescimento. A análise de ordenação indicou uma clara separação entre formas de crescimento mais lenhosas, mais herbáceas, gramíneas e palmeiras, quanto às características foliares estudadas. Os resultados apontam para uma diversidade de estratégias foliares relacionadas a trocas gasosas e nutrição foliar entre as diversas formas de crescimento, sugerindo também que um amplo espectro de estratégias funcionais pode ocorrer em escala local no cerrado *sensu stricto*.

4.6 Referências

- Andrade, L.A.Z., Felfili, J.M. & Violatti, L. (2002) Fitossociologia de uma área de cerrado denso na RECOR-IBGE, Brasília-DF. *Acta Botanica Brasílica* 16: 255-240.
- Baudena, M., D'Andrea, F. & Provenzale, A. (2010) An idealized model for tree-grass coexistence in savannas: the role of life stage structure and fire disturbances. *Journal of Ecology* 98: 74-80.
- Allen, S.E., Grimshaw, H.M., Parkinson, J.A. & Quarmby, C. (1974) *Chemical analysis of ecological materials*. Oxford, Blackwell Scientific Publications, 565p.
- Caldas, L.S., Bravo, C., Piccolo, H. & Faria, C.R.S.M. (1992) Measurement of leaf area with a hand-scanner linked to a microcomputer. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 4: 17-20.
- Chen, F.-S., Niklas, K.J. & Zeng, D.-H. (2011) Important foliar traits depend on species-grouping: Analysis of a remnant temperate forest at the Keerqin Sandy Lands, China. *Plant and Soil* 340: 337-345.
- Eiten, G. (1972) The cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38: 201-349.
- Franco, A.C. (2002) Ecophysiology of woody plants. In: Oliveira, P.S & Marquis, R.J. 2002. *The cerrados of Brazil*. Columbia University Press, New York. 178-197.
- Franco, A.C. & Lüttge, U. (2002) Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical, efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Oecologia* 131:356-365

- Franco, A.C., Bustamante, M., Caldas, L.S., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Kozovits, A.R., Rundel, P. & Coradin, V.T.R. (2005) Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees* 19: 326-335.
- Fukami, T., Bezemer, T.M., Mortimer, S.R. & van der Putten, W.H. (2005) Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters* 8:1283-1290.
- Gotelli, N.J. & Ellison, A.M. 2004. A primer of ecological statistics. Sinauer Associates, MA, USA.
- Gottsberger, G. & Silberbauer-Gottsberger, I. (2006) Life in the cerrado: a South American tropical seasonal ecosystem. Vol I Origin, Structure, Dynamics and Plant use. Ulm: Reta Verlag.
- Givnish, T.J. (1988) Adaptation to sun and shade – a wholeplant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 63-92.
- Goldstein, G., Meinzer, F.C., Bucci, S.J., Scholz, F.G., Franco, A.C. & Hoffmann W.A. (2008) Water economy of Neotropical savanna trees: six paradigms revisited. *Tree Physiology* 28: 395-404.
- Haridasan, M. (2008) Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 20(3): 183-195.
- Harrison, S.P., Prentice, I.C., Barboni, D., Kohfeld, K.E., Ni, J. & Sutra, J.P. (2010) Ecophysiological and bioclimatic foundations for a global plant functional classification. *Journal of Vegetation Science* 21: 300-317.
- Hoffmann, W.A. (1996) The effects on fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *Journal of Ecology* 84: 383-393.
- Larcher, W. (2003) Physiological Plant Ecology. 4th Edition, Springer.
- Lilienfein, J., Wilcke, W., Zimmermann, R., Gerstberger, P., Araújo, G.M. & Zech, W. (2001) Nutrient storage in soil and biomass of native Brazilian Cerrado. *Journal of Plant Nutritional and Soil Science* 164:487-495.
- Lima, E.S., Felfili, J.M., Marimon, B.S. & Scariot, A. (2003) Diversidade, estrutura e distribuição espacial de palmeiras em um cerrado sensu stricto no Brasil Central – DF. *Revista Brasileira de Botânica* 26: 361-370.
- McLaughlin, S.B. & Wimmer, R. (1999) Calcium physiology and terrestrial ecosystem processes. *New Phytologist* 142: 373- 417.
- Mcgill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178-184.
- Medina, E. & Silva, J.F. (1990) Savannas of northern South America: a steady-state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrient availability. *Journal of Biogeography* 17: 403-413
- Meinzer, F.C., Goldstein, G., Franco, A.C., Bustamante, M., Iglar, E., Jackson, O., Caldas, L. & Rundel, P.W. (1999) Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Functional Ecology* 13: 273-282.
- Niklas, K.J., Cobb, E.D., Niinemets, U., Reich, P.B., Sellin, A., Shipley, B. & Wright, I.J. (2007) Diminishing returns in the scaling of functional leaf traits across and within species groups. *PNAS* 104: 8891-8896.
- Nippert, J.B. & Knapp, A.K. (2007) Soil water partitioning contributes to species existences in tallgrass prairie. *Oikos* 116: 1017-1029.
- Nippert, J.B., Fay, P.A. & Knapp, A.K. (2007) Photosynthetic traits in C3 and C4 grassland species in mesocosm and field environments. *Environmental and Experimental Botany* 60 (3): 412-420

- Oliveira-Filho, A.T. & Ratter, J.A. (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado Biome. In Oliveira PS, Marquis RJ, eds. *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna*. Columbia University Press, New York, pp.
- Prior, L.D., Bowman, D.M.J.S. & Eamus, D. (2004) Seasonal differences in leaf attributes in Australian tropical tree species: family and habitat comparisons. *Functional Ecology* 18: 707-718.
- Ratter, J.A., Ribeiro, J.F., Bridgewater, S. (1997) The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany*, **80**, 223-230.
- Reich, P.B., Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. (1997) From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Science* 94: 13730-13734.
- Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B. et al. (1999) Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80: 1955-1969.
- Reich, P.B. Buschena, C.; Tjoelker, M.G.; Wrage, K.; Knops, J. Tilman, D. & Machado, J.L. (2003) Variation in growth rate and ecophysiology among 34 grassland and savanna species under contrasting N supply: A test of functional group differences. *New Phytologist* 157(3): 617-631.
- Ribeiro JF, Walter BMT (2008) Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: Sano S, Almeida SP, Ribeiro JF (eds) Cerrado: Ecologia e flora. Planaltina: EMBRAPA Cerrados, pp. 19-45.
- Rossatto, D.R., Toniato, M.T.Z. & Durigan, G. (2008) Flora fanerogâmica não-arbórea do cerrado na Estação Ecológica de Assis-Sp. *Revista Brasileira de Botânica* 31: 409-424.
- Sankaran, M., Hanan, N.P., Scholes, R.J., Ratnam, J., Augustine, D.J., Cade, B.S., Gignoux, J., Higgins S, Roux X, Ludwig F, Ardo J, Banyikwa F, Bronn A, Bucini G, Caylor KK, Coughenour MB, Diouf A, Ekaya W, Feral CJ, February EC, Frost PG, Hiernaux P, Hrabar H, Metzger KL, Prins HHT, Ringrose S, Sea W, Tews J, Worden J, Zambatis N (2005) Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438: 846-849.
- Sankaran, M., Ratnam, J. & Hanan, N. (2008) Woody cover in African savannas: The role of resources, fire and herbivory. *Global Ecology and Biogeography* 17: 236-245.
- Santiago, L.S. & Wright, S.J. (2007) Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology* 21: 19-27.
- Sarmiento, G. & Monasterio, M. (1983) Life Forms and Phenology. In: Burliere, F. (Ed). 1983. Tropical Savannas. Elsevier, Amsterdam. Pp. 79-108.
- Taylor, S.H., Hulme, S.P., Rees, M., Ripley, B.S., Woodward, F.I. & Osborne, C.P. (2010) Ecophysiological traits in C3 and C4 grasses: a phylogenetically controlled screening experiment. *New Phytologist* 185: 780-791.
- Walter, H. (1971). *Natural savannas*. Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation. Oliver and Boyd, Edinburgh, UK.
- Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby D (2006) Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews* 81: 269-291.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. (2002) Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125-159.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M. et al. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.

Capítulo 5

**A variação e a integração fenotípica das
características funcionais foliares em plantas
do cerrado**

5.1 Introdução

Os componentes da diversidade e funcionalidade das comunidades vegetais e ecossistemas têm sido estudados ao longo do tempo utilizando-se uma ampla gama de abordagens. Tais abordagens tratam a respeito de descrições da composição, distribuição e diversidade de espécies, sendo muito utilizadas para se compreender a estruturação e os processos relacionados ao funcionamento das comunidades vegetais (Clements 1920, Dansereau 1951, Muller-Dombois & Ellenberg 1974, Magurran 2004). Recentemente na literatura ecológica pesquisadores têm focado em outras propriedades das plantas para ter uma melhor compreensão do funcionamento e estruturação de comunidades. Entre estes se destacam os estudos que tem utilizado atributos funcionais para examinar o efeito das estratégias individuais das plantas na formação e funcionamento de uma comunidade (chamada ecologia dos atributos funcionais), além de estudarem o efeito de grupos de espécies que apresentam estratégias ecológicas similares, os grupos funcionais (Westoby et al. 2002, Albert et al. 2010, Hushof & Swenson 2010, Harrison et al. 2010).

A ecologia de grupos funcionais e de seus atributos funcionais foliares tem demonstrado que as comunidades vegetais são muitas vezes compostas por fenótipos variáveis nessas características (de Bello et al. 2009, Hulshof & Swenson 2010). Este fato sugere que a complexidade natural dos sistemas estudados é maior do que se é compreendido até agora pelo uso de técnicas tradicionais para classificar e entender comunidades vegetais (Magurran 2004). Em métodos tradicionais a diversidade e funcionalidade são estudadas através de abordagens onde espécies e grupos específicos são classificados como entidades determinadas e distintas (Santiago & Wright 2007, Reich et al. 2003). Nestes casos têm-se utilizado a apresentação de valores de médias e buscado relações lineares entre os diversos atributos estudados (Shipley et al. 2006, Wright et al. 2004). A variabilidade dos atributos e sua correlação plena com um conjunto grande de outras variáveis são raramente abordadas.

Os valores dos diversos atributos funcionais podem ser entendidos como caracteres componentes de um fenótipo de determinadas espécies, de populações e até mesmo de comunidades vegetais (Messier et al. 2010). A evolução é baseada no fenótipo, sendo que a seleção natural atua fortemente nas variações obtidas pelos fenótipos (Scheiner 1993, Gingerich 2009). A compreensão de como são os padrões de variações nos atributos funcionais e de como esses estão correlacionados e integrados com os demais atributos (chamado de integração fenotípica *sensu* Gianoli & López-Palácio 2009) pode ser essencial para uma melhor compreensão da estrutura, diversidade e riqueza de valores funcionais em

comunidades vegetais e de seu possível potencial de evolução e diversificação frente às variantes ambientais (Scheiner 1993, Gianoli & López-Palacio 2009, Messier et al. 2010), já que a variação e possível integração entre esses atributos pode ser de extrema importância para determinar a co-existência de grande número de espécies, dado processos de variabilidade e filtragem ambiental (Ghalambor et al. 2009).

As comunidades vegetais do Cerrado são diversas em termos de espécies e grupos funcionais (Franco et al. 2005, Silva & Batalha 2009), tornando-se um modelo para a compreensão de como os atributos funcionais de suas espécies variam e como eles se correlacionam entre si. Este estudo teve por objetivo verificar se os padrões de variação de atributos foliares são diferenciados entre si e como é o grau de correlação entre os mesmos, além de testar se o grau de variabilidade de um atributo é determinado pelo grau de correlação que ele apresenta com os demais. Baseando-se nas opiniões teóricas e resultados experimentais desenvolvidos por Valladares et al. (2007), Gianoli & López-Palacio (2009) e Messier et al. (2010), aqui são testadas as seguintes hipóteses: 1 – a variabilidade e o grau de integração entre os atributos (integração fenotípica) é dependente do tipo de atributo funcional que se estuda, desta forma atributos fisiológicos, como trocas gasosas, serão naturalmente mais variáveis e menos correlacionados entre si, em relação a outros como os atributos nutricionais; 2 – a variabilidade do conjunto de atributos foliares será diferenciado entre as formas de crescimento e 3 – a integração fenotípica (grau de correlação de um atributo com demais atributos) vai restringir a variabilidade que um atributo pode apresentar; assim quanto mais correlacionado um atributo for com os demais, menos variável ele será.

5.2 Materiais e Métodos

Área de estudo

O presente estudo foi conduzido na Reserva Ecológica do IBGE presente na cidade de Brasília – DF, localizado na intersecção das coordenadas S15°56'41'' e 47°53'07''W a uma altitude aproximada de 1100 m ao nível do mar. A precipitação média anual no período de 1993-2002 foi de 1462 mm, com uma estação seca ocorrendo entre Maio e Setembro. As temperaturas médias anuais variam ao redor de 22°C. A área de estudo selecionada compreende um cerrado *sensu stricto* típico, onde espécies arbóreas e herbáceas ocorrem lado a lado. Esta área apresenta-se com um Latossolo Vermelho com as seguintes características: pH = 5,28; matéria orgânica = 2,20 g.dm⁻³; P = 0,46 mg.dm⁻³; Al = 0,45 cmol.dm⁻³; K = 30,00 cmol.dm⁻³; Ca = 0,11 cmol.dm⁻³; Mg = 0,06 cmol.dm⁻³ e Fe= 89 cmol.dm⁻³.

Espécies estudadas

Em uma fisionomia típica de cerrado *sensu stricto*, foram escolhidas 57 espécies de diferentes formas de crescimento e de diferentes posições filogenéticas dentro da filogenia das angiospermas. As formas de crescimento aqui escolhidas (Tabela 1, Metodologia geral, página 25) compreendem um gradiente entre espécies lenhosas e herbáceas, sendo compostos por árvores, arbustos, subarbustos, ervas, gramíneas e palmeiras. Em cada uma destas formas de crescimento 10 espécies foram selecionados, com exceção das ervas e subarbustos, onde foram amostradas 11 espécies, e das palmeiras, onde apenas cinco espécies foram selecionadas. Todas estas espécies se apresentavam em condições de intensidade luminosa semelhante (onde as medidas foram realizadas no nível das folhas entre as 11-14 horas): Árvores = $1659 \pm 245 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; Arbustos = $1359 \pm 145 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; Subarbustos = $1259 \pm 345 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; Ervas = $1259 \pm 345 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; Gramíneas = $1459 \pm 145 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e Palmeiras = $1559 \pm 215 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Medidas das características funcionais

Em fevereiro de 2009, durante a estação chuvosa, foram medidas diversas características funcionais foliares relacionadas ao balanço de carbono e ao balanço nutricional. A fotossíntese máxima (A_{area}), transpiração foliar (E) e condutância estomática (gs) foram determinadas sob condição ambiente com um sistema aberto de trocas gasosas (LCpro, Analytical Development Co., Hoddesdon, U.K.), utilizando-se uma fonte de luz led com uma intensidade luminosa entre $1300\text{-}1400 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, mantendo a temperatura no interior da câmara em aproximadamente 27°C . Essas medidas foram tomadas em folhas expostas ao sol dos cinco indivíduos pré-selecionados, entre às 8:00 e 12:00. Para as gramíneas foi utilizada uma intensidade luminosa de $2000 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, devido à maior parte das espécies apresentarem metabolismo C_4 (ver Tabela 1 no ANEXO).

A respiração foliar (Resp) também foi medida, expondo-se as folhas a 3 minutos de escuro constante, sendo este obtido cobrindo-se a câmara do IRGA com papel alumínio. A temperatura no interior da câmara foi mantida a uma temperatura de 27°C . A área foliar específica (AFE) foi calculada dividindo-se a área foliar (obtida com o auxílio do software Área 2.0 (Caldas et al. 1995) pela massa seca da folha (obtida em balança de precisão de $\pm 0,0001\text{g}$). Em todos os casos, para AFE, utilizou-se o limbo foliar sem o pecíolo. Para folhas compostas apenas o folíolo foi utilizado (caso das Fabaceae e Arecaceae). A fotossíntese em base de massa seca foliar foi calculada pela multiplicação entre A_{massa} e

AFE (Rossatto et al. 2009). Também foram calculadas a eficiência do uso de água (EUA, dividindo-se A_{area} por E) e eficiência intrínseca do uso de água (EIUA, dividindo-se A_{area} por gs) (Larcher 2003). As folhas utilizadas no cálculo de AFE foram trituradas e utilizadas para análise de nutrientes foliares. Nestas análises foram determinadas as concentrações de N, P, K, Ca, Mg, Fe, Cu, Zn e Mn. Essas amostras foram digeridas utilizando uma mistura triácida (ácido nítrico, ácido clorídrico e ácido sulfúrico). O N foi determinado pelo método de micro-Kjeldhal (Allen et al. 1974). Fósforo total foi determinado por colorimetria. Para todos os demais elementos foi utilizada espectrofotometria de emissão de chama (Allen et al. 1974). Todas as análises de nutrientes foram realizadas no Laboratório de Solos do Departamento de Ecologia.

Medida de variabilidade dos atributos funcionais

Foi explorada a variabilidade que cada atributo funcional estudado apresenta, no nível de atributo e no nível do conjunto de atributos em grupos funcionais. Para este fim foi calculado um índice, aqui chamado de VAF (índice de variação de um atributo funcional), de forma análoga ao índice de plasticidade fenotípica proposto por Valladares et al. (2006). O cálculo de VAF foi o seguinte:

$$\text{VAF} = (\text{valor máximo do atributo} - \text{valor mínimo do atributo}) / \text{valor máximo do atributo}$$

Este cálculo foi realizado de duas formas para compreender melhor os padrões de variação das características selecionadas em duas escalas diferenciadas: A - foi calculado o índice para cada atributo estudado isoladamente (o valor da variabilidade em cada espécie foi considerado como uma réplica para a variação de cada característica); B - para as formas de crescimento (valor médio de variação foi obtido através de uma média da variabilidade de cada atributo em cada espécie de cada forma de crescimento). Estes cálculos fornecem informações de como cada atributo pode ser variável considerando-se um conjunto diverso de espécies representativas de um determinado ambiente (ou fitofisionomia) e quanto em média o conjunto de características varia nas folhas de cada forma de crescimento.

Integração fenotípica

A integração fenotípica, como proposta por Gianoli & Palácio-López (2009), se refere ao padrão e magnitude de correlações entre diversos atributos de um fenótipo (atributos fisiológicos, estruturais, etc). A integração fenotípica é estimada como o número de

correlações significativas (correlação paramétrica de Pearson, com $\alpha = 0,05$) que cada atributo apresenta com todos os demais atributos estudados. Como cada espécie é uma réplica ($n=57$), foi calculado o valor médio do número de correlações entre atributos para cada atributo. Esta análise foi conduzida em nível de característica funcional e em nível de formas de crescimento.

Análise estatística

Diferenças na variabilidade e integração dos atributos funcionais foram analisadas através de uma ANOVA de um fator, seguido de teste de Tukey para detecção de grupos homogêneos ($\alpha = 0,05$). A mesma análise foi conduzida para avaliar diferenças na variabilidade e integração dos atributos funcionais em nível de formas de crescimento e ao nível de características funcionais isoladas. Para verificar se a variabilidade num atributo é restringida pelo número de correlações que ele apresenta com os demais atributos (integração fenotípica) foi realizada uma regressão linear simples utilizando-se o software Sigma Plot 11.

5.3 Resultados

Variabilidade e correlação dos atributos funcionais foliares: Foram encontradas diferenças significativas na variabilidade média dos atributos funcionais estudados ($F_{16,867} = 9,665$ $P < 0,001$), sugerindo que a maioria das características ecofisiológicas (como Resp, A_{massa} , EIUA e Gs) são mais variáveis (ao redor de 0,4) quando comparadas às características funcionais relacionadas ao teor nutricional foliar (como as concentrações de N,P, Ca e Mg), as quais são menos variáveis (ao redor de 0,3) (Figura 1A). Em termos do número médio significativo de correlações positivas entre atributos, os resultados são mais variados ($F_{16,867} = 3,77$ $P < 0,001$), de forma que no caso da concentração de P e da AFE, por exemplo, o número médio de correlações com outros atributos é alto, enquanto Resp, concentração de Cu e Fe apresentam um número médio baixo de correlações significativas com outros atributos.

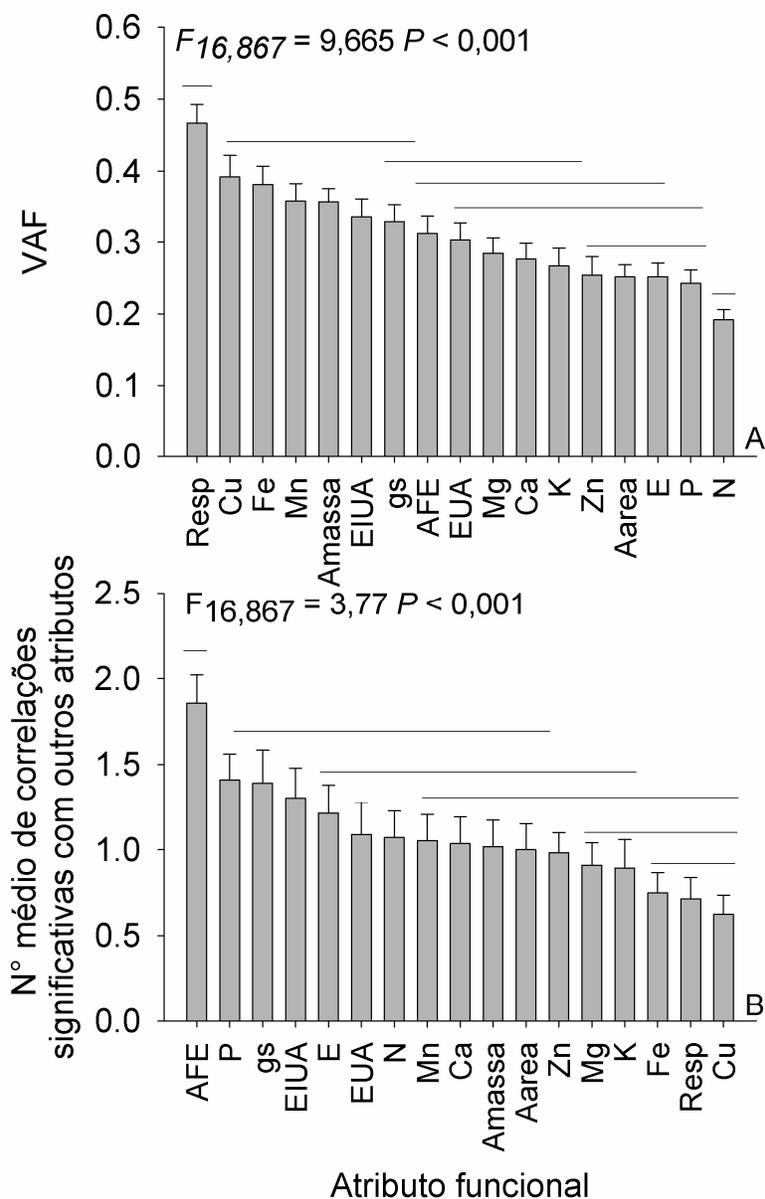


Figura 1. (A) A variação nos atributos funcionais foliares (VAF) e (B) o número médio de correlações significativas encontrado para cada atributo, considerando o conjunto de 57 espécies. Barras horizontais indicam grupos homogêneos de acordo com o teste de Tukey ($P < 0,05$). Barras verticais demonstram erro padrão ($n = 57$).

Variabilidade e correlação dos atributos funcionais foliares nos grupos funcionais: Quando se analisa a variação média que o conjunto de atributos funcionais apresenta em cada forma de crescimento distinta, é possível verificar que há diferenças ($F_{5,51} = 2,47$ $P = 0,04$) e que as formas de crescimento podem ser agrupadas em três grupos homogêneos: um com um conjunto de atributos mais variáveis (ao redor de 0,4) onde são encontradas as ervas e os

subarbustos; um com valores intermediários (ao redor de 0,35), onde são encontradas as árvores e os arbustos e um menos variável (valores menores que 0,3), formado pelas gramíneas e pelas palmeiras (Figura 2A). A formação destes grupos homogêneos diferiu quando se considera o número médio de correlações dos atributos funcionais foliares em cada forma de crescimento (Figura 2B). As formas de crescimento com maior número significativo de correlações entre seus atributos foliares foram às palmeiras e arbustos (maior que 20), enquanto ervas e gramíneas apresentaram um número menor de correlações significativas entre seus atributos (menor que 15).

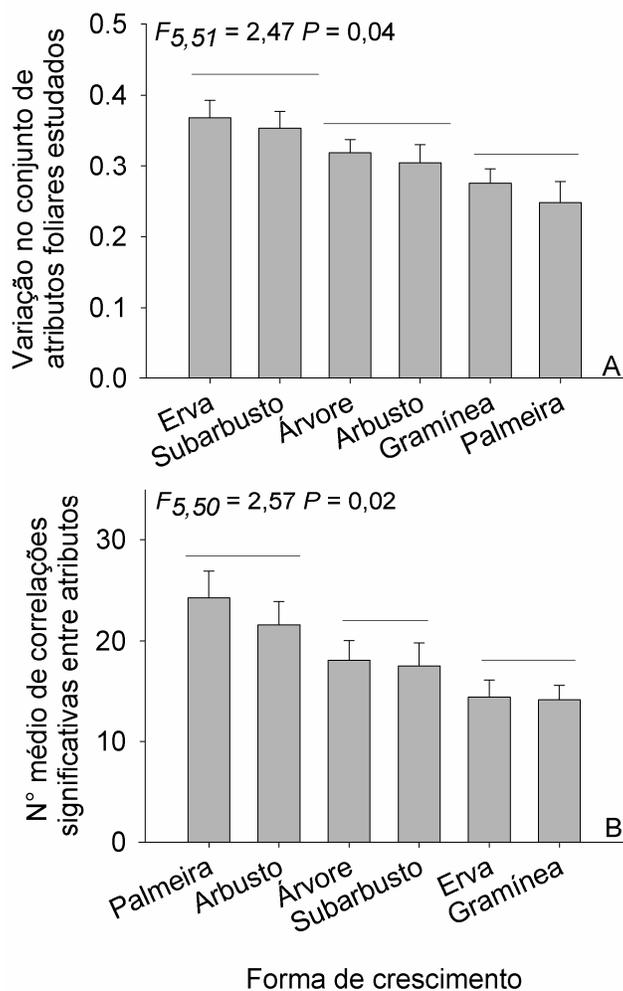


Figura 2. A variação no conjunto de atributos foliares das formas de crescimento (A) e o número médio de correlações significativas entre atributos para cada forma de crescimento estudada (B). Barras horizontais indicam grupos homogêneos de acordo com o teste de Tukey ($P < 0,05$). Barras verticais indicam o erro padrão ($n = 5$ para palmeira, $n = 11$ para ervas e subarbustos, $n = 10$ para demais formas de crescimento).

Relação entre variação e correlação entre atributos: Quando se analisa a variabilidade dos atributos estudados e o número de correlações significativas que cada uma apresenta com as demais há uma clara relação negativa entre elas ($r^2 = 0,44$ $P = 0,003$, análise de regressão) (Figura 3), demonstrando que o grau de correlação entre atributos limita a variação dos mesmos.

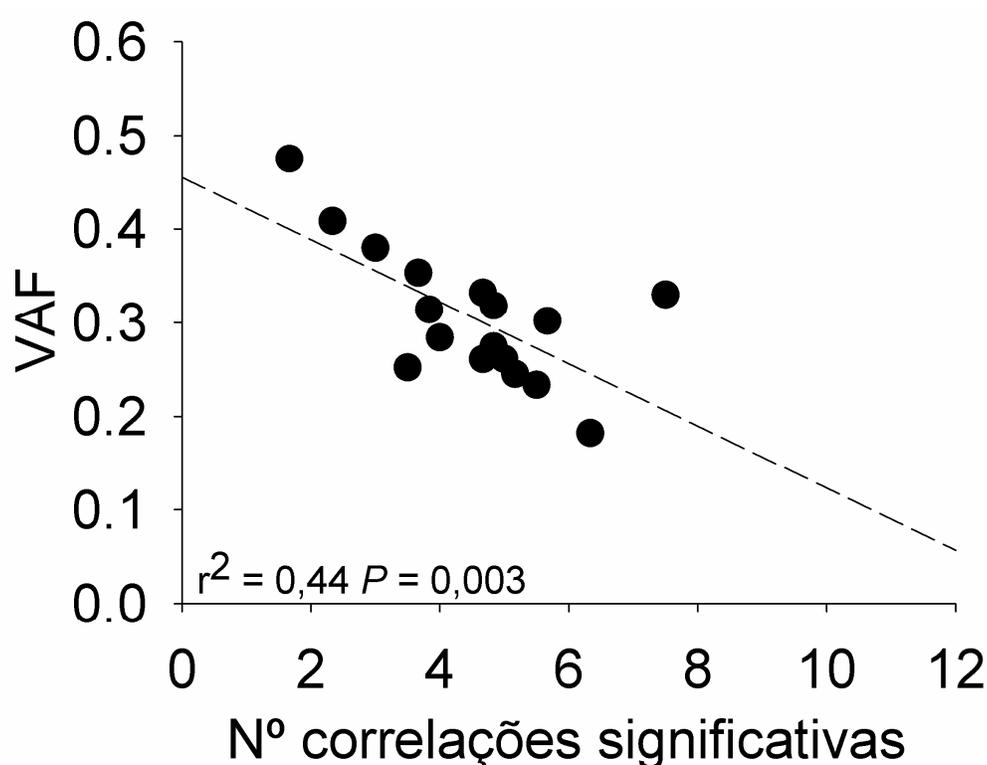


Figura 3. Relação entre a variação do atributo funcional (VAF) e o número de correlações significativas entre os atributos. Cada ponto representa um atributo funcional.

Se considerarmos apenas a variação e número de correlações significativas em nível de atributos funcionais, para cada forma de crescimento (Figura 4), a relação negativa aparece novamente ($r^2 > 0,30$ e $P < 0,05$), sendo não significativa apenas para as ervas ($r^2 = 0,12$ e $P = 0,094$). Essas relações tornam-se não significativas, novamente, quando se considera a relação entre a variação média das características e o nº de correlações em cada espécie de cada forma de crescimento ($r^2 = 0,011$ e $P = 0,85$, dados não mostrados)

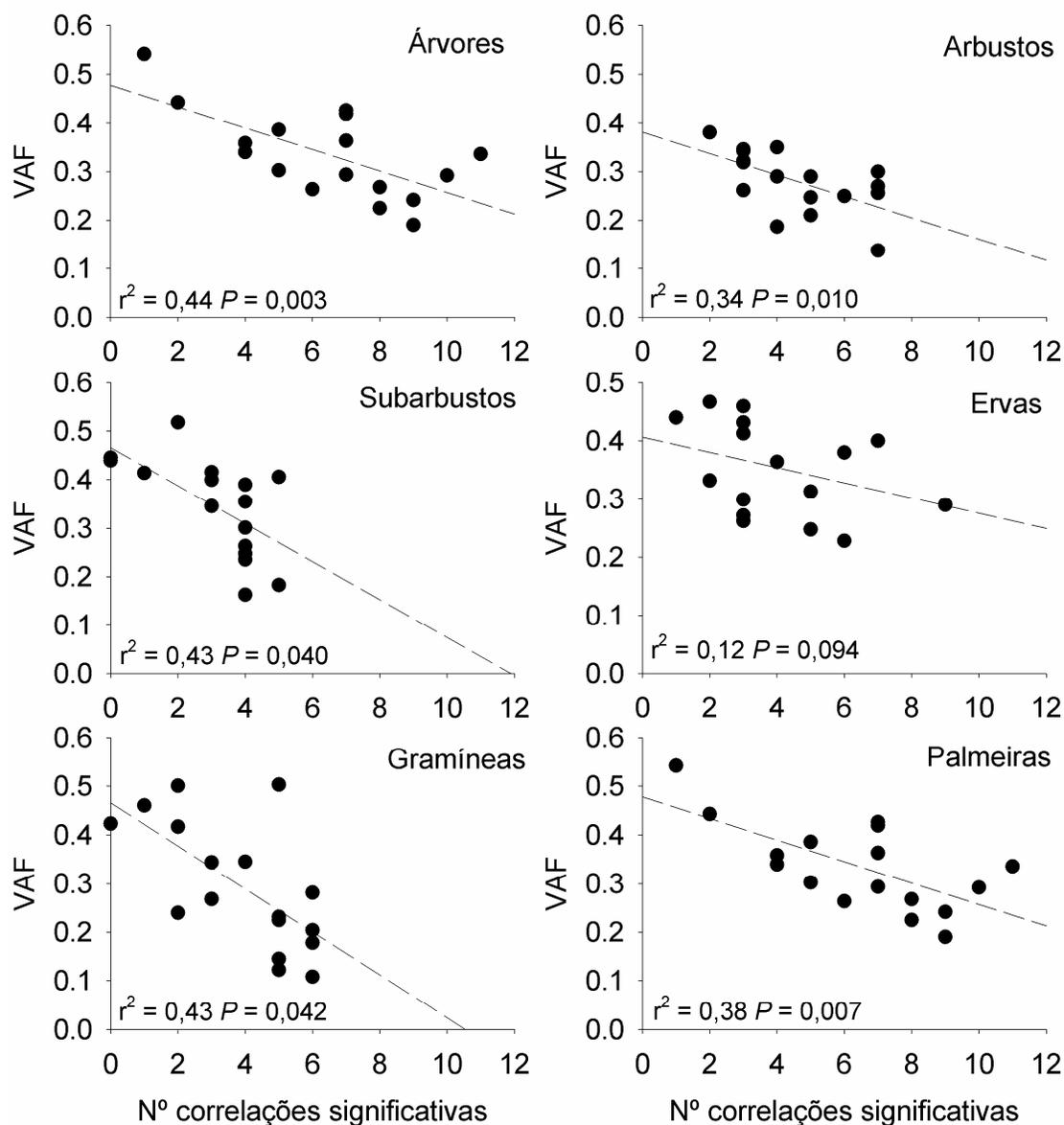


Figura 4. Relações entre a variação de atributo funcional (VAF) e o número de correlações significativas entre atributos. Cada ponto representa um atributo funcional.

5.4 Discussão

Escala de variabilidade difere entre os atributos funcionais e entre os grupos funcionais

Em termos de variabilidade de atributos funcionais observa-se que certos atributos podem ser mais variáveis que outros, especialmente aqueles relacionados ao balanço de carbono, eficiência no uso de água e algumas características relacionadas à concentração de nutrientes nas folhas, especialmente aquelas ligadas ao metabolismo foliar de micronutrientes (Figura 1). Esses resultados podem sugerir que a variabilidade de certos

atributos está ligada a respostas dos mesmos a variabilidade ambiental que estão sujeitas (Albert et al. 2010), de forma que as mais variáveis poderiam ser um reflexo da distribuição não regular de recursos na vegetação (Messier et al. 2010); esse seria o caso especialmente para os micronutrientes, que são variáveis em escalas espaciais pequenas (Aerts & Chapin 2000). Hulshof & Swenson (2010) demonstraram que em florestas na Costa Rica a maior parte da variabilidade em atributos funcionais foliares pode ser atribuída a diferenças entre espécies que ocupam áreas distintas e extraem recursos de maneira diferencial, e não a outros fatores. Assim há uma evidência no sentido da variabilidade maior em algumas características provavelmente estar ligada a distribuição não homogênea de recurso. Atributos pouco variáveis, como A_{area} por exemplo, sugeririam que estes estão sujeitos a distribuição mais ou menos homogênea dos recursos. Para o caso da A_{area} , isso poderia sugerir uma distribuição mais ou menos homogênea e abundante do recurso (a luz) nas condições do cerrado *sensu stricto* (Franco 2002), independente da forma de crescimento. Além disto, tal resultado poderia ser devido ao potencial rápido de aclimação dessas variáveis as variações de condições abióticas (Ghalambor et al. 2007). A maior parte das características ecofisiológicas parecem possuir a capacidade de se ajustar rapidamente em resposta a variações nos fatores abióticos (ex. luz); exemplos seriam a respiração no escuro e assimilação em base de massa (Albert et al. 2010).

Outras características importantes no estudo da ecologia de atributos funcionais, como a concentração foliar de N e P, no entanto, foram comparativamente atributos pouco variáveis (ao redor de 0,2) o que poderia sugerir que tais atributos estão selecionadas para uma faixa de variação dentro de um sistema específico (no caso o Cerrado), e que sua variação em altas escalas não levaria a uma melhor adaptabilidade. Em termos gerais a baixa variação nestas características chave corrobora o fato destas serem comumente e altamente relacionadas entre si em escalas locais e globais do espectro da economia das folhas em diferentes tipos de vegetação encontradas ao redor do globo (Wright et al. 2001, Westboy et al. 2002).

Quando se analisa a variabilidade média do conjunto de atributos funcionais em termos de grupos funcionais também se obtêm resultados interessantes (Figura 2). Neste caso observou-se que as gramíneas e as palmeiras formaram um grupo homogêneo, apresentando folhas com um conjunto de atributos pouco variável, enquanto ervas e subarbustos foi o grupo mais variável dentre os estudados. Diferenças na capacidade de variação em características funcionais foliares poderia sugerir uma maior homogeneidade na resposta e na capacidade de lidar com a variabilidade ambiental característica do cerrado, e

então sugerir distribuições locais (quando pouco variáveis) ou abrangentes (quando as características são altamente variáveis) (Mcgill et al. 2006). Como a variabilidade em atributos funcionais foliares pode sugerir um grande potencial de crescimento, sobrevivência e ocorrência de espécies em um amplo espectro geográfico, de fisionomias vegetais e de nichos (Kraft et al. 2007), os resultados apontam que as gramíneas e palmeiras aqui estudadas poderiam apresentar uma distribuição geográfica mais restrita por apresentarem baixa capacidade de variabilidade em suas características. Formas mais lenhosas (com variabilidade média mais alta) seriam amplamente distribuídas dentro de uma área geográfica ampla e até mesmo em diferentes fisionomias, o que normalmente é encontrado para uma série de espécies lenhosas do cerrado (Ratter et al. 2001, Ratter et al. 2003).

A alta variabilidade encontrada para as ervas e subarbustos poderia teoricamente sugerir um grande potencial para lidar com diferenças ambientais e assim ocupar diferentes nichos e ambientes (Fukami et al. 2005), já que estas formas apresentam atributos ligados a uma grande capacidade fisiológica e funcional para o crescimento (ver discussões no Capítulo 4, Página 95). No entanto pode-se ressaltar que mesmo tendo alta capacidade de variação dificilmente estas pequenas plantas poderiam ocupar ambientes sombreados e úmidos (como o das florestas), devido ao fato de que seus atributos não são os normalmente requeridos para plantas adaptadas a tais ambientes (Hoffmann et al. 2005). Muitas das espécies aqui estudadas apresentam uma alta capacidade de variação em suas características, no entanto são restritas a região central do cerrado (Mendonça et al. 2008). Contudo, o alto potencial de variabilidade destas espécies herbáceas poderia levar a diferenças regionais, levando a especiação, já que de fato em áreas distintas e mais periféricas dos cerrado, diferentes espécies dos mesmos gêneros estudados aqui ocorrem, com formas de crescimento muito similares (Ratter et al. 2003, Rossatto et al. 2008).

Integração fenotípica ocorre em diferentes escalas

Em termos de integração entre as características funcionais estudadas, foi encontrado que AFE e a concentração de alguns nutrientes apresentaram uma maior quantidade de correlações significativas com outras características, fato que sugere as conexões sinérgicas e o papel destas características na produtividade e crescimento vegetal (Reich et al. 2003). Por outro lado, o menor número de correlações positivas em características como Resp e concentrações de Cu, Fe, K, Mn e Zn parecem sugerir que estas características poderiam ser mais marginais no processo de aclimatação e adaptação das espécies aos fatores ambientais do Cerrado.

A resposta esperada na relação entre variabilidade de característica e nº de correlações que estas apresentam foi comprovada pela análise dos dados, quando se considera a característica funcional em si. Quando se analisa todas as características funcionais em conjunto é possível verificar uma clara relação negativa entre sua variabilidade e o número de correlações significativas que estas características apresentam entre si. Desta forma quando uma dada característica é mais variável que outra, ela normalmente não é altamente correlacionada com as demais (Gianoli 2004). Este fato já foi demonstrado para características morfológicas de espécies cultivadas em casa de vegetação (Gianoli & Palacio-López 2009), no entanto é demonstrada pela primeira vez para características funcionais chaves de espécies crescendo em seu ambiente natural. Resultados de estudos que abordam a integração fenotípica tem demonstrado que há uma tendência geral de fenótipos serem mais integrados em ambientes altamente estressantes, justamente por que a seleção natural irá favorecer fenótipos que não sofrem modificações constantes, já que mudanças drásticas poderiam estar sujeita a uma forte pressão seletiva, e ser eliminado do sistema (Ghambalor et al. 2009). Nos cerrados do Brasil central, tais pressões seletivas que poderiam atuar nos processos de integração fenotípica aqui estudados são o fogo, a baixa fertilidade do solo e a sazonalidade hídrica (Franco 2002).

5.5 Conclusões

Estudos recentes têm demonstrado a importância de se compreender a variabilidade de características foliares em estudos de ecologia funcional (Albert et al. 2010, Hulshof et al. 2010, Messier et al. 2010). A abordagem aqui utilizada demonstrou que alguns atributos chaves são mais variáveis e menos correlacionados que outros. Características chaves no funcionamento do ecossistema (como [N], [P], A_{area} e AFE) são pouco variáveis e mais integradas entre si. O entendimento da variação e integração pode ser extremamente importante para se compreender os filtros ambientais que atuam na seleção e manutenção de fenótipos com diferentes graus de variabilidade em um mesmo ecossistema onde as pressões ambientais são muito similares (Gianoli 2004, Ghambalor et al 2009).

5.6 Referências

- Aerts, R. & Chapin, F.S. (2000) The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of process and patterns. *Advances in Ecological Research* 20: 1-67.
- Albert, C.H., Thuiller, W., Yoccoz, N.G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P. & Lavorel, S. (2010) Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology* 98: 604-613.

- Allen, S.E., Grimshaw, H.M., Parkinson, J.A. & Quarmby, C. (1974) *Chemical analysis of ecological materials*. Oxford, Blackwell Scientific Publications, 565p.
- Clements, F.C. (1920) *Plant indicators: the relation of plant communities to process and practice*. The Carnegie Institute of Washington.
- Dansereau, P. (1951) Description and recording of vegetation upon a structural basis. *Ecology* 32(2): 172-229.
- de Bello, F., Thuiller, W., Leps, J., Choler, P., Cle´ment, J.-C., Macek, P., Sebastia, M.T. & Lavorel, S. (2009) Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. *Journal of Vegetation Science* 20: 475–486.
- Franco, A.C. (2002) Ecophysiology of woody plants. In: Oliveira, P.S & Marquis, R.J. (Eds.) *The cerrados of Brazil*. Columbia University Press, New York. 178-197.
- Franco, A.C., Bustamante, M., Caldas, L.S., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Kozovits, A.R., Rundel, P. & Coradin, V.T.R. (2005) Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees* 19: 326-335.
- Fukami, T., Bezemer, T.M., Mortimer, S.R. & van der Putten, W.H. (2005) Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters* 8:1283–1290.
- Ghalambor, C.K., McKay, J.K., Carroll, S.P. & Reznick, D.N. (2009) Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology* 21: 394-407.
- Gianoli, E. (2004) Plasticity of traits and correlations in two populations of *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae) differing in environmental heterogeneity. *International Journal of Plant Science* 165: 825-832.
- Gianoli, E. & Palácio-López, K. (2009) Phenotypic integration may constrain phenotypic plasticity in plants. *Oikos* 118: 1924-1928.
- Gingerich, P.D. (2009) Rates of Evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 657-675
- Harrison, S.P., Prentice, I.C., Barboni, D., Kohfeld, K.E., Ni, J. & Sutra, J.P. (2010) Ecophysiological and bioclimatic foundations for a global plant functional classification. *Journal of Vegetation Science* 21: 300-317.
- Hoffmann, W.A., Silva, E.R., Machado, G.C., Bucci, S.J., Scholz, F.G., Goldstein, G. & Meinzer, F.C. (2005) Seasonal leaf dynamics across a tree density gradient in a Brazilian savanna. *Oecologia* 145: 307-316.
- Hushoff, C.M. & Swenson, N.G. (2010) Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology* 24: 213-223.
- Kraft, N.J.B., Cornwell, W.K., Webb, C.O. & Ackerly, D.D. (2007) Trait evolution, community assembly and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist* 170: 271-278.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178–184.
- Magurran, A. (2004) *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing.
- Messier, J., McGill, B.J. & Lechowicz, M.J. (2010) How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters* 13: 838-848.
- Mendonça, R. C.; Felfili, J. M.; Walter, B. M. T.; Silva-Júnior, M. C.; Rezende, A. B.; Filgueiras, T. S.; Nogueira, P. E.; Fagg, C. W. Flora Vascular do Bioma Cerrado: checklist com 12.356 espécies. In: Sano, S. M.; Almeida, S. P.; Ribeiros J. F. (Org.) *Cerrado: Ecologia e Flora*. Volume 2. Brasília: Embrapa Cerrados, 2008. p. 213-228.
- Muller-Dombois, D. & ELLENBERG, H. (1974). *Aims and methods in vegetation ecology*. John Wiley & Sons, New York.

- Scheiner, S.M. (1993) Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 35–68.
- Silva, I.A. & Batalha, M.A. (2009) Co-occurrence of tree species at fine spatial scale in a woodland cerrado, southeastern Brazil. *Plant Ecology* 200: 277-286.
- Shipley, B., Lechowicz, M.J., Wright, I. & Reich, P.B. (2006) Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology* 87: 535-541.
- Ratter, J.A., Bridgewater, S. & Ribeiro, J.F. (2001) Espécies lenhosas da fitofisionomias cerrado sentido amplo em 170 localidades do bioma cerrado. *Boletim do Herbário Ezechias de Paula Heringer* 7:5-112.
- Ratter, J.A., Bridgewater, S. & Ribeiro, J.F. (2003) Analysis of the floristic composition of the Brazilian Cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh Journal of Botany* 60: 57-109.
- Reich, P.B., Buschena, C., Tjoelker, M.G., Wrage, K., Knops, J. Tilman, D. & Machado, J.L. (2003) Variation in growth rate and ecophysiology among 34 grassland and savanna species under contrasting N supply: A test of functional group differences. *New Phytologist* 157(3): 617-631.
- Rossatto, D.R.; Toniato, M.T.Z. & Durigan, G. (2008) Flora fanerogâmica não-arbórea do cerrado na Estação Ecológica de Assis-Sp. *Revista Brasileira de Botânica* 31: 409-424.
- Santiago, L.S. & Wright, S.J. (2007) Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology* 21: 19-27.
- Valladares, F., Sanchez, D. & Zavala, M.A. (2006) Quantitative estimation of phenotypic plasticity. *Journal of Ecology* 94: 1103–1116.
- Valladares, F., Gianoli, E. & Gómez, J.M. (2007) Ecological limits to phenotypic plasticity. *New Phytologist* 176: 749-763.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. (2002) Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125–159.
- Wright, I.J., Reich, P.B. & Westoby, M. (2001) Strategy-shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high and low rainfall, and high and low nutrient habitats. *Functional Ecology* 15: 423-434.
- Wright, I.J et al. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 621-827.

Capítulo 6

**O efeito da filogenia em parâmetros funcionais
foliares de espécies co-ocorrentes de um
cerrado *sensu stricto***

6.1 Introdução

O Cerrado ocupa aproximadamente 22% do território brasileiro, estando presente de latitudes 2°N até aproximadamente 24°S (Ratter et al. 1997). Esta ampla abrangência do bioma o expõe a diferenças climáticas e edáficas, resultando em uma grande variedade de nichos na paisagem que são ocupados por uma diversidade de fitofisionomias e de espécies vegetais (Oliveira-Filho & Ratter 2002). Como resultado desta diversidade abiótica e biótica o Cerrado é considerado um dos 25 hot-spots de diversidade do mundo (Myers 1990). Contudo, esta diversidade apresenta-se enormemente variável em escalas regionais, de modo que em termos geográficos, a diversidade vegetal é maior em sua região core, ocorrente entre latitudes 11 e 17°S (Ratter et al. 2003).

Um hectare de vegetação típica de cerrado (cerrado *sensu stricto*) pode possuir cerca de 200 espécies de diferentes formas de crescimento (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). Para a fisionomia de cerrado *sensu stricto* como um todo é relatada a existência de aproximadamente 1885 espécies (Ribeiro & Walter 2008), incluindo formas de crescimento como árvores, arbustos, ervas, gramíneas e palmeiras (Eiten 1972, Ribeiro & Walter 2008). Esta diversidade não é relacionada apenas ao grande número de espécies, mas também a uma grande diversidade filogenética, já que em uma mesma localidade é possível encontrar plantas de diferentes famílias, que são componentes de todos os grandes clados monofiléticos da filogenia das angiospermas (Mendonça et al. 2008).

A grande diversidade de espécies e de grupos funcionais, relacionados a diferentes formas de crescimento resulta em uma variedade de estratégias para lidar com as fortes pressões ambientais características do ambiente de cerrado (Franco 2002). Entre as principais pressões ambientais, está a estação seca que ocorre entre Maio e Setembro, quando as chuvas não são freqüentes (Franco 2002); o fogo, que é outro fator presente e influente neste sistema e pode afetar fortemente a composição de espécies e a estrutura da vegetação (Eiten 1972) e as condições do solo, que também são apontadas como fatores limitantes, devido a seu baixo conteúdo nutricional e alta concentração de alumínio (Haridasan 2000, 2008). A alta incidência luminosa também é um fator apresentado como limitante, pois durante a estação seca as plantas são expostas a alta intensidade luminosa, que pode afetar o funcionamento do aparato fotossintético (Franco & Lüttge 2002).

As variáveis ambientais expostas anteriormente devem afetar as estratégias funcionais das plantas, de maneira que o estudo dessas características adaptativas, e de sua possível base filogenética, pode trazer importantes informações para elucidar os mecanismos que permitem a co-existência de uma grande diversidade de espécies de distintas formas de

crescimento e de diversos grupos filogenéticos em sistemas de alta diversidade (McGill et al. 2006) como a vegetação de cerrado *sensu stricto*, em termos locais e regionais. Em muitos casos organismos componentes de uma comunidade podem compartilhar estratégias similares devido a seu grau de proximidade evolutiva (Freckleton et al. 2002, Cavender-Bares et al. 2009, Ackerly 2009). Por outro lado as espécies componentes de uma comunidade podem ser distantes em seu parentesco, e apresentarem síndromes adaptativas similares, sugerindo convergência nas respostas às pressões seletivas do ambiente. Essa convergência em características leva ao estudo das comunidades por meio da abordagem dos grupos funcionais, ou seja, congregando as espécies em grupos que apresentam estratégias ecológicas similares (Reich et al. 2003, Petchey & Gaston 2006). Muito recentemente na literatura ecológico-evolutiva estudos têm dado ênfase a ambos os fatores, porém poucos têm utilizado ambos simultaneamente para compreender melhor a estruturação e diversidade dessas comunidades em escalas locais (Silva & Batalha 2009, Kraft & Ackerly 2010).

É esperado que as relações filogenéticas, em comunidades muito diversas, possam afetar características funcionais das plantas (Kraft & Ackerly 2010) as quais são importantes a sua adaptação ao meio abiótico, especialmente as relacionadas ao balanço nutricional e de carbono em nível foliar. Desta forma este estudo tem por objetivo testar se atributos foliares de espécies co-ocorrentes em uma área local de cerrado *sensu stricto* em Brasília-DF apresentam um sinal filogenético. Aqui é testado se: 1) as características funcionais ecofisiológicas e nutricionais apresentam um efeito filogenético; 2) os conjuntos de características apresentam uma relação linear entre seus contrastes filogenéticos, sugerindo padrões de divergência/convergência filogenética para a comunidade estudada e 3) os grupos funcionais são mais importantes do que as relações filogenéticas na explicação da variabilidade das características funcionais estudadas.

6.2 Materiais e Métodos

Área de estudo e seleção de espécies

Em Janeiro de 2009 foi selecionada uma área típica de cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do IBGE, localizada em Brasília - DF. O local escolhido está a uma altitude aproximada de 1104 metros acima do nível do mar, apresentando uma média de pluviosidade (de 1993-2002) ao redor de 1460 mm. Em uma área delimitada foram selecionadas 57 espécies vegetais de diferentes famílias e de diferentes posições na filogenia das Angiospermas (Figura 1), podendo ser caracterizadas também como pertencentes a diferentes grupos funcionais, considerados aqui como formas de crescimento diferenciadas

(ver Metodologia Geral). As formas de crescimento escolhidas compreendem um gradiente entre as formas de vida lenhosas e herbáceas, sendo caracterizadas como árvores, arbustos, subarbustos, ervas, gramíneas e palmeiras. Todas estas espécies se apresentavam numa mesma condição edáfica (pH = 5,28; matéria orgânica = 2,20 g.dm⁻³; P = 0,46 mg.dm⁻³; Al = 0,45 cmol.dm⁻³; K = 30,00 cmol.dm⁻³; Ca = 0,11 cmol.dm⁻³; Mg = 0,06 cmol.dm⁻³ e Fe= 89 cmol.dm⁻³) e de luminosidade (onde as medidas foram realizadas no nível das folhas entre as 11-14 horas): Árvores = 1659±245 μmol m⁻²s⁻¹; Arbustos = 1359±145 μmol m⁻²s⁻¹; Subarbustos = 1259±345 μmol m⁻²s⁻¹; Ervas = 1259±345 μmol m⁻²s⁻¹; Gramíneas = 1459±145 μmol m⁻²s⁻¹ e Palmeiras = 1559±215 μmol m⁻²s⁻¹.

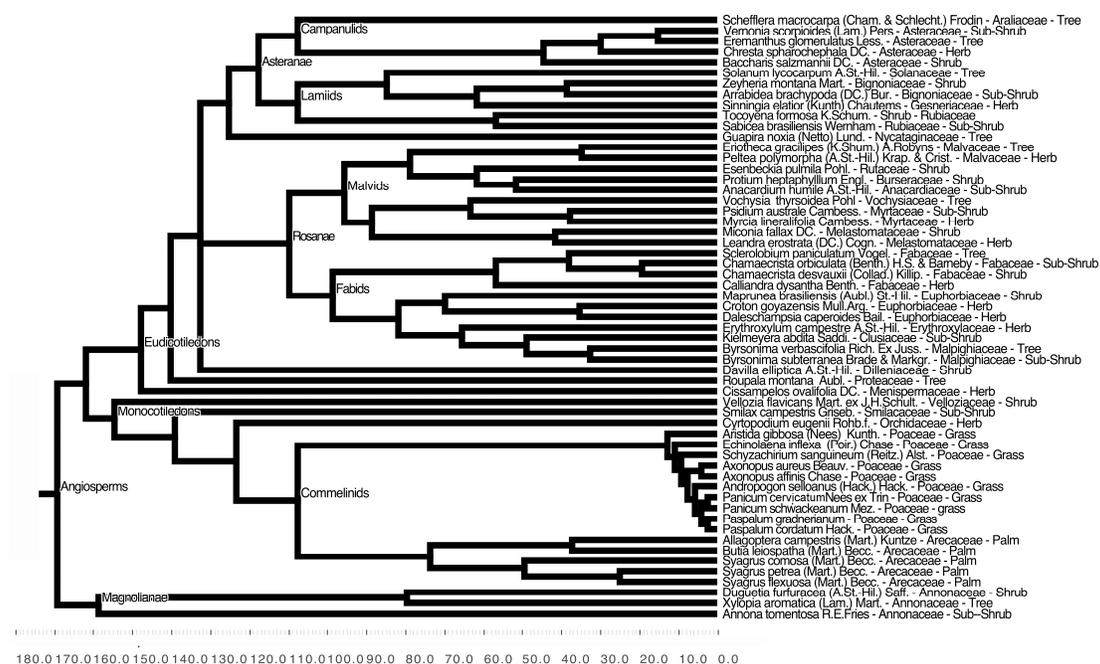


Figura 1. Composição filogenética da área de cerrado *sensu stricto* amostrada. A árvore filogenética foi obtida utilizando o software Phylomatic 2.0, considerando-se a filogenia das angiospermas proposta por APG III (2009). A barra na parte de baixo representa o tamanho dos ramos (em milhões de anos).

Características funcionais estudadas

Para este estudo foram utilizadas todas as características funcionais foliares medidas para as espécies e apresentadas no Capítulo 4. Essas características funcionais foram em número de 17 e podem ser divididas em dois grupos: um primeiro grupo composto por características ecofisiológicas, que se relacionam com os processos de trocas gasosas e produtividade

(fotossíntese máxima em base de área (A_{max}), fotossíntese máxima em base de massa (A_{massa}), respiração no escuro (D_{resp}), transpiração foliar (E), condutância estomática (gs), área foliar específica (AFE), eficiência do uso de água (EUA) e eficiência intrínseca do uso de água (EIUA)); e um segundo grupo composto por características nutricionais foliares, que se relacionam com os processos de nutrição mineral (concentrações foliares de N, P, K, Ca, Mg, Fe, Cu, Zn e Mn).

Reconstrução filogenética

Para a reconstrução filogenética geralmente são utilizados dados de genética molecular (Soltis et al. 2000, Davies et al. 2004), que estão disponíveis gratuitamente para milhares de organismos no banco de dados do “Genebank” database (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>). Uma busca nesta base de dados, procurando-se os marcadores moleculares mais comumente usados para reconstruções filogenéticas (rbcL, gene da pep carboxilase, etc), mostrou que não havia informação disponível suficiente para construir uma árvore filogenética das 57 espécies aqui estudadas. Desta forma adotou-se a construção de uma árvore filogenética baseada em informação taxonômica usando o módulo on-line Phylomatic 2.0, disponível em www.phylocom.edu/phyloomatic e o software Phylocom 4.1 (Webb et al. 2008), disponível no mesmo web-site. Estes programas eletrônicos retornam uma árvore filogenética de trabalho após a introdução dos nome dos gêneros e famílias utilizados nesse estudo, utilizando por base uma árvore filogenética disponível on-line (R20091110.NEW) e baseada na classificação filogenética mais recente proposta por APG III (2009). Mesmo após esta construção, algumas politomias foram evidentes pois a árvore utilizada não apresentava uma precisão ao nível de gênero. Para resolver essas politomias foram consultadas filogenias específicas para cada situação, especialmente consultando o site do APG (Angiosperm phylogeny group: www.mobot.org/mobot/research/apweb). Para ter uma melhor resolução das relações dentro de famílias foi consultada literatura específica: Giussani et al. (2001) para a ordem Poales; Meerow et al. (2009) para a ordem Arecales e Korotkova et al. (2009) para a ordem Malpighiales. A árvore obtida então foi modificada manualmente utilizando o software Mesquite versão 2.72 (Maddison & Maddison 2009).

Para obtenção da distância filogenética entre as espécies, as idades dos ramos da árvore apresentada na Figura 1 foram ajustadas utilizando-se um algoritmo chamado Bladj no programa Phylocom 4.1 (Webb et al. 2008). O método utilizado em questão faz uso da idade de cada ramo conhecido da filogenia (como famílias, ordens, etc) das angiospermas e calcula a idade de todos os ramos apresentados na árvore obtida. Os dados de idade dos

ramos conhecidos das Angiospermas foram tomadas em Wikstrom et al. (2001). Esse método é comumente utilizado em estudos onde a árvore filogenética não pode ser obtida através de dados moleculares e tem sido amplamente utilizado com sucesso na literatura ecológica (Valladares et al. 2008, Ackerly 2009, Batalha et al. 2011).

Análise do efeito filogenético e estatística

Para verificar se a filogenia tem um efeito nas características funcionais estudadas foi utilizado o módulo “Analysis of Traits” (AOT) software Phylocom 4.1. Este módulo calcula o sinal filogenético baseado no método descrito por Blomberg et al. (2003), que utiliza os contrastes filogenéticos obtidos da árvore filogenética em questão. Os contrastes são calculados utilizando-se os dados reais obtidos nas medidas dos caracteres funcionais (média para cada espécie), em seguida estes dados são permutados aleatoriamente entre as diversas pontas da árvore filogenética. Se um sinal filogenético positivo é encontrado para certa característica, os valores de variância dos contrastes filogenéticos destas características apresentam valor próximo de zero (variância zero), quando se usa os valores reais das características (Ackerly & Reich 1999). Esse sinal filogenético pode indicar que certas características funcionais num grupo de espécies evoluíram com um padrão inicial convergente ou divergente. Se a variância dos contrastes reais for maior do que o esperado pelo acaso, grupos pareados evoluíram por divergências. Se a variância dos contrastes reais for menor do que o esperado pelo acaso, as divergências entre grupos pareados foram muito pequenas, e então grupos pareados evoluíram por convergência (Webb et al. 2008). A significância do sinal filogenético foi testada aqui se utilizando uma permutação de 20.000 vezes.

A possível divergência entre características funcionais correlacionadas (AFE x nutrientes, A_{massa} x AFE e D_{resp} x AFE, A_{max} x gs, AFE x N, AFE x P, N x P e Ca x Mg) foi verificada. Para esta análise foram utilizados os valores padronizados dos contrastes filogenéticos independentes (PIC) calculados para cada nó da árvore filogenética apresentada na Figura 1. Esses dados foram obtidos através do módulo AOT referido anteriormente. Os valores de contrastes filogenéticos (PIC) de cada nó para dada característica funcional foram correlacionados com os PIC's de outras características funcionais para estimar o grau de correlação na convergência da evolução desses parâmetros. Se uma correlação significativa e positiva for encontrada, isto significa que as características funcionais correlacionadas divergiram de uma mesma maneira na comunidade de espécies amostradas. A correlação

entre PIC's das variáveis funcionais foi estimada com o uso de uma regressão linear simples realizada no software SigmaPlot 11.

Para verificar qual fator tem mais influência nas características funcionais (filogenia ou grupo funcional) foi utilizada uma abordagem onde são calculados valores de explicabilidade na partição de variâncias utilizando a soma dos quadrados de uma análise de variância (Rosenthal & Rosnow 1985). Para este fim os dados das características funcionais foram analisados utilizando-se uma Anova de efeitos aninhados (NESTED DESIGN ANOVA, Zar 2010), onde foram considerados dois fatores: um aleatório, considerado aqui como posição filogenética das espécies (grandes grupos monofiléticos, porém informais na filogenia das angiospermas (descritos em APG III (2009): Monocotiledôneas, Malvídeas, Fabídeas, Campanulídeas, Lamiídeas e Magnoliídeas, ver Figura 1) e um fator fixo, que é a forma de crescimento que as espécies podem adotar (árvore, arbustos, subarbusto, erva, gramíneas e palmeiras). O fator forma de crescimento estava aninhado dentro do fator grupos monofiléticos das Angiospermas. Para comparar quanto da variância interespecífica de cada característica estudada pode ser atribuída a diferenças devidas a posição filogenética ou a diferenças entre as formas de crescimento, foram calculados os valores de r^2 para cada característica. Esses cálculos seguiram Rosenthal & Rosnow (1985) onde $r^2 = SS_{\text{fator}} / SS_{\text{total}}$; SS_{fator} é a soma dos quadrados para o fator (filogenia ou forma de crescimento) e SS_{total} é a soma dos quadrados total.

6.3 Resultados

Efeito da filogenia nas características funcionais: Nem todas as características funcionais foliares apresentaram um sinal filogenético positivo (Tabela 1) para a comunidade de plantas amostradas. Para todas as características ecofisiológicas estudadas, o sinal filogenético não estava presente (variância alta e $P > 0,15$) (Tabela 1), indicando que a variância dos contrastes não diferiam do que seria esperado pelo acaso. Por outro lado, os valores de concentração foliar de macronutrientes apresentaram um sinal filogenético positivo (N,P, K, Ca e Mg). Nesse caso o sinal foi positivo, pois a variância dos contrastes foi baixa ($< 0,1$) e sua significância foi alta $P < 0,01$ (Tabela 1). Os valores de variância dos contrastes menores do que o esperado pelo acaso indicam que para essas características nutricionais, a sua divergência entre grupos irmãos foi baixa, mostrando uma alta conservação dos valores nos ápices da árvore filogenética construída para as 57 espécies estudadas.

Tabela 1 – Sinal filogenético nas características funcionais estudadas para espécies de uma comunidade de cerrado que foi calculado utilizando o módulo AOT do software Phylocom. Dados significantes são mostrados em negrito. Os resultados foram obtidos através de uma permutação de 20.000 vezes.

Característica funcional	Variância do contraste	Significância(P)
A _{max}	0,975	0,667593
Gs	0,145	0,33256
E	0,12	0,572273
EUA	0,071	0,312193
EIUA	44,178	0,790407
AFE	84,689	0,743933
A _{massa}	297,824	0,724853
D _{resp}	0,078	0,350713
N	0,477	0,000233
P	0,001	0,003247
Ca	0,001	0,006365
K	0,002	0,005778
Mg	0,001	0,001167
Fe	33506,4	0,81816
Zn	13,041	0,694967
Cu	0,776	0,085267
Mn	0,00266	0,002213

Divergência correlacionada em características funcionais: A correlação dos contrastes filogenéticos independentes foi significativa para a maioria das características funcionais estudadas ($P < 0,05$) (Figura 2). Esses dados sugerem que a maior parte das características ecofisiológicas e nutricionais apresentaram padrões de divergência similar dentro de grupos na filogenia de espécies do cerrado estudadas. Essa divergência correlacionada foi relativamente alta entre área foliar específica e fotossíntese em base de massa ($r^2 = 0,57$ $P < 0,01$), entre a concentração de N e P ($r^2 = 0,37$ $P < 0,01$), entre a concentração de P e área foliar específica ($r^2 = 0,30$ $P < 0,01$) e entre a concentração de Ca e Mg ($r^2 = 0,12$ $P < 0,01$). Relações não significativas foram encontradas entre fotossíntese máxima em base de área e AFE ($r^2 = 0,03$ $P = 0,15$) e entre AFE e concentrações foliares de Ca e Mg ($r^2 = 0,12$ $P = 0,12$).

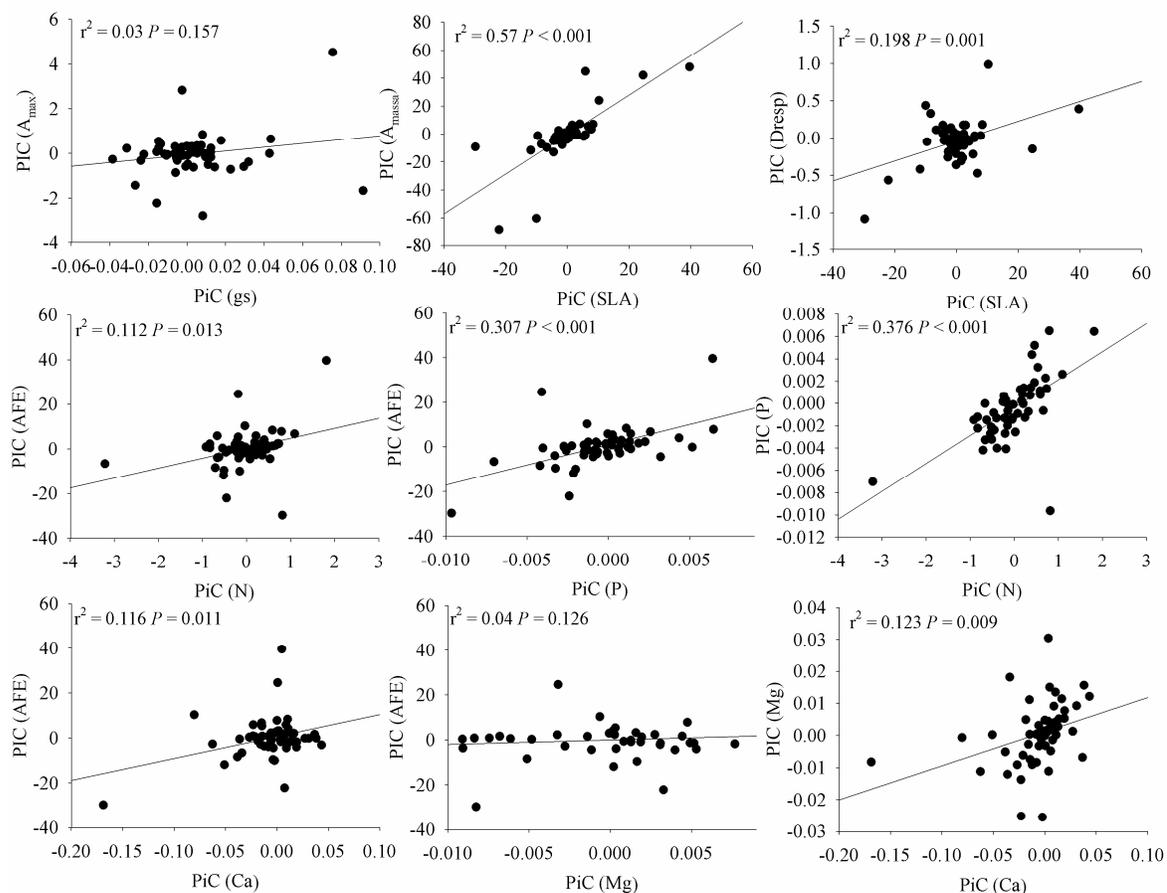


Figura 2 – Relações entre os contrastes filogenéticos independentes (PIC) para as características funcionais estudadas; A_{\max} = fotossíntese máxima em base de área ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); gs = condutância estomática ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); D_{resp} = respiração foliar ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); A_{massa} = fotossíntese em base de massa ($\mu\text{mol Kg}^{-1} \text{s}^{-1}$); AFE área foliar específica ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$); N = concentração foliar de nitrogênio (mg.kg^{-1}); P = concentração foliar de fósforo (mg.kg^{-1}); Ca = concentração foliar de cálcio (mg.kg^{-1}); Mg = concentração foliar de magnésio (mg.kg^{-1}).

Efeito dos grupos funcionais e da filogenia na variabilidade das características funcionais estudadas: Para a maioria das características estudadas tanto o grupo funcional (forma de crescimento) quanto à posição filogenética tiveram um efeito significativo para explicar a variância interespecífica encontrada nessas variáveis (Tabela 2), no entanto para a maior parte das características, a influência (valor de r^2) é superiormente causada pelo fator grupo funcional (Tabela 2). Para algumas características de nutrição foliar, a filogenia teve valores de explicabilidade mais altos ($> 10\%$) do que para as características mais relacionadas com

trocas gasosas (< 10%), no entanto somente para a concentração foliar de potássio (K) a explicabilidade foi semelhante entre os fatores analisados (Tabela 2).

Tabela 2 – Fração da variância interespecífica total (r^2) que é explicada pela filogenia ou pelo grupo funcional. Os valores de r^2 foram calculados através dos dados das somas dos quadrados das ANOVA's realizadas, como explicitado nos métodos. Todos os valores das características foram transformados antes das análises (\log_{10}). Significância: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

Característica estudada	r^2 filogenia	r^2 grupo funcional
Ecofisiológicas		
Fotossíntese máxima (A_{\max})	6,27*	30,95**
Condutância estomática (gs)	2,94	19,45**
Transpiração (E)	6,55	40,19**
Eficiência uso de água (EUA)	5,94	34,05**
Eficiência uso de água (EIUA)	3,97	28,20**
Respiração foliar (D_{resp})	8,02*	44,57**
Área foliar específica (AFE)	6,04	34,13**
Fotossíntese em base de massa (A_{massa})	6,57	33,08**
Balço nutricional		
Nitrogênio foliar (N)	13,55**	74,45**
Fósforo foliar (P)	11,30**	46,83**
Potássio foliar (K)	19,91**	18,13**
Cálcio foliar (Ca)	12,73**	30,55**
Magnésio foliar (Mg)	14,00**	34,95**
Cobre foliar (Cu)	2,38	10,42
Zinco foliar (Zn)	3,52	7,02
Ferro foliar (Fe)	3,63	21,62
Manganês foliar (Mn)	24,58**	35,69

6.4 Discussão

As características ecofisiológicas (fotossíntese, respiração, eficiência do uso de água, por exemplo) parecem ser muito mais variáveis e pouco afetadas pela filogenia (Tabela 1 e Tabela 2). Normalmente observa-se que características morfológicas e anatômicas das espécies (como densidade de madeira, tipo de estômato, tipos de tecidos, forma da folha, etc) são mais fortemente influenciadas e determinadas pela filogenia (Beaulieu et al. 2008, Rossatto et al. 2009). Já as características fisiológicas das folhas seriam normalmente mais variáveis e apresentariam maior plasticidade para ajustá-las frente à grande variação abiótica ocorrente em escalas espaciais e temporais (Hoffmann et al. 2005, Valladares et al. 2008). Desta forma essas características estariam sobre constante pressão seletiva por múltiplos fatores ambientais, no caso do cerrado especialmente por água, luz e nutrientes. Este pode explicar por que a variação dessas características foi mais atribuída a formas de crescimento (Tabela 2) do que a própria relação filogenética entre as espécies estudadas (He et al. 2010). Apesar da ausência do sinal filogenético as correlações para os PIC's das características ecofisiológicas mostraram resultados positivos, especialmente entre AFE e A_{massa} e AFE e D_{resp} , sugerindo que a divergência dessas características dá-se em conjunto: quando um grupo diverge aumentando os valores de área foliar específica, é acompanhado por um aumento na A_{massa} e D_{resp} . Os resultados demonstram que os padrões globais encontrados na correlação dessas características (Wright et al. 2004) podem apresentar um processo coordenado de divergência evolutiva (Kerkhoff et al. 2006) quando se analisam certas comunidades como a de cerrado *sensu stricto* aqui estudada.

Para o fator nutricional foliar, considerado importante para o crescimento e para o metabolismo vegetal, como N, P, K, Ca e Mg, foi encontrada uma forte influência do fator filogenético (Tabela 1). Desta maneira, mesmo que forma de crescimento das espécies influa diretamente (exigindo certo compromisso e características nutricionais foliares específicas), as espécies aqui amostradas ocorrentes numa comunidade de pequena escala apresentam afinidades em suas características funcionais devido a fatores filogenéticos (Kerkhoff et al. 2006). Exemplos interessantes seriam as gramíneas, que por estarem num clado específico (Poaceae) apresentam baixas concentrações de nutrientes como N, P, porém altas concentrações de Fe, como demonstrado no capítulo 4, ou as palmeiras (Arecaceae), que apresentam maiores concentrações de K, ou mesmo as plantas de diferentes formas de crescimento que estão dentro do clado das Fabóideas (Figura 1), onde estão localizadas as leguminosas fixadoras de nitrogênio (Bouchenak-Khelladi et al. 2010). A concentração de alguns nutrientes, como alumínio e manganês são freqüentemente encontrados na literatura

como altamente influenciados pelas relações filogenéticas (Jansen et al. 2002, Fernando et al. 2009), e este resultado seria de certa forma esperado para estas características. As correlações entre os PIC's das características nutricionais também apontam para a conservação no padrão de divergência correlacionada das características: assim grupos que evoluíram apresentando menores concentrações foliares de fósforo, também o fizeram para as concentrações de nitrogênio, o mesmo para as concentrações foliares de cálcio e magnésio (Kerckhoff et al. 2006).

Na literatura a respeito de efeitos filogenéticos em processos ecológicos têm-se demonstrado que a estruturação das comunidades vegetais diversas podem se dar de distintas maneiras, mas principalmente sendo afetada por um filtro ambiental e por competição excludente, envolvendo efeitos filogenéticos (parentesco) (Webb et al. 2002, Valladares et al. 2008). A teoria original proposta por Webb et al. (2002) sugere que quando as características funcionais são conservadas, o filtro ambiental deve selecionar espécies muito próximas e com características que conseguem tolerar as condições ambientais, enquanto a competição deve selecionar por taxa não relacionados devido a um decréscimo na sobreposição das características (Ackerly 2004; Swenson et al. 2007). Por outro lado, quando as características funcionais convergem, espera-se que os filtros ambientais devem realizar a reunião de espécies não relacionadas, mas que apresentam características semelhantes. As características funcionais quando conservadas, levariam a um sinal filogenético positivo, que impõe que espécies mais próximas são funcionalmente mais parecidas (Webb et al. 2008). Os resultados aqui obtidos demonstram que na comunidade de plantas amostradas, a reunião das espécies poderia dar-se basicamente por um efeito de convergências nas características funcionais, especialmente para o caso das características ecofisiológicas que não apresentaram nenhum sinal filogenético significativo (Swenson et al. 2007). Desta forma as espécies estudadas tenderiam a se agrupar nessas pequenas escalas devido a uma grande pressão ambiental, que levaria a formação de um agrupamento de espécies tão distintas filogeneticamente em grupos funcionais específicos (já que a árvore apresentada na Figura 1 apresenta espécies de vários grupos filogenicamente distintos).

Em termos nutricionais os resultados indicariam uma reunião das espécies por conservação nas características nutricionais foliares, já que houve um sinal filogenético positivo e que sugeriria então a reunião de espécies de parentesco filogenético próximo. Porém também se poderia advogar por uma influência ambiental maior, mesmo que a concentração de alguns nutrientes seja influenciada filogeneticamente (Tabela 1), já que a maior parte da variação pode ser caracterizada pelo grupo funcional e não pelo fator

filogenia (Tabela 2). Resultados de análises similares em área disjunta do cerrado no Estado de São Paulo (Silva & Batalha 2009) e para o cerrado de Goiás (Batalha et al. 2011), mostraram que para a comunidade de espécies arbóreas a estruturação se daria através de uma convergência nas características funcionais, já que os autores sugerem a reunião de espécies não relacionadas através de um filtro ambiental (Batalha et al. 2011).

Anderson et al. (2011) estudando apenas duas características funcionais em comunidades de gramíneas no Serengueti, mostraram que a área foliar específica apresentou um forte sinal filogenético entre as espécies, mas no entanto o outro parâmetro analisado (altura) apresentou uma evolução ao acaso (modelo Browniano, ausência de sinal filogenético). Os autores apontaram que a reunião de espécies em certas comunidades pode ser dar na realidade pelos dois processos expostos nos parágrafos anteriores, de forma que a repulsão e atração filogenética e os filtros ambientais (levando a uma convergência) podem ser causadores da reunião dessas espécies nas comunidades (Mayfield & Levine 2010).

6.5 Conclusões

Os resultados demonstrando uma ausência de sinal filogenético nas características ecofisiológicas, as quais normalmente determinam fortemente a adaptação de espécies a muito dos fatores abióticos de seus ambientes, indicam que estas são evolutivamente muito lábeis, evoluindo de uma maneira rápida (Ackerly & Nyffeler 2004, Silvertown et al. 2006). No entanto, há padrões de evolução convergente e coordenada entre várias características ecofisiológicas (como fotossíntese em base de massa e área foliar específica, N e P e Ca e Mg). Os resultados ainda demonstram que as condições abióticas que selecionaram as formas de crescimento têm um efeito muito maior na variabilidade das mesmas do que o próprio fator evolutivo de parentesco. Por outro lado, o sinal filogenético positivo nas características nutricionais foliares aponta para a direção da conservação dessas características, independente da forma de crescimento.

6.5 Referências

- Ackerly, D.D. (2004) Evolution of leaf form in the California chaparral: adaptation and community assembly. *American Naturalist*, 163, 654–671.
- Ackerly, D. (2009) Conservatism and diversification of plant functional traits: Evolutionary rates versus phylogenetic signal. *PNAS* 106: 19699-19706.
- Ackerly, D. & Nyffeler, R. (2004) Evolutionary Diversification of Continuous Traits: Phylogenetic Tests and Application to Seed Size in the California Flora. *Evolutionary Ecology* 18: 249-272.

- Ackerly, D. D., & P. B. Reich. (1999) Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts. *American Journal of Botany* 86:1272–1281.
- Anderson, T.M., Shaw, J. & Olff, H. (2011) Ecology's cruel dilemma, phylogenetic trait evolution and the assembly of Serengeti plant communities. *Journal of Ecology* 99: 797-806.
- Angiosperm Phylogeny Group 2009) An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of The Linnean Society* 161(2): 105-121.
- Batalha, M.A., Silva, I.A., Cianciaruso, M.V. & Carvalho, G.H. (2011) Trait diversity on the phylogeny of cerrado woody species. *Oikos*. Doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19513.x.
- Beaulieu, J.M., Leitch, I.J., Patel, S., Pendharkar, A. & Knight, C.A. (2008) Genome size is a strong predictor of cell size and stomatal density in Angiosperms. *New Phytologist* 179: 975-986.
- Blomberg, S.P., Garland, T. & Ives, A.R. (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution* 57:717–745.
- Buchenak-Khelladi, Y, Muring, O., Hurter & J. van der Bank, M. (2006) The evolutionary history and biogeography of Mimosoideae (Leguminosae): An emphasis on African acacias. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57: 495-508.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A. & Kembel, S.W. (2009) The merging community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12: 693-715.
- Davies, T.J., Barraclough, T.G., Chase, M.K., Soltis, P.S., Soltis, D.E. & Savolanein, V. (2004) Darwin's abominable mystery: Insights from a supertree of the angiosperms. *PNAS* 101: 1904-1909.
- Eiten, G. (1972) The cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38: 201-349.
- Franco, A.C. (2002) Ecophysiology of woody plants. In: Oliveira, P.S & Marquis, R.J. (Eds.) *The cerrados of Brazil*. Columbia University Press, New York. 178-197.
- Franco, A.C. & Lüttge, U. (2002) Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical, efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Oecologia* 131: 356-365.
- Fernando, D.R., Guymer, G., Reeves, R.D., Woodrow, I.E., Baker, A.J. & Batianoff, G.N. (2009) Foliar Mn accumulation in eastern Australian herbarium specimens: prospecting for 'new' Mn hyperaccumulators and its potential application in taxonomy. *Annals of Botany* 103: 931–939.
- Freckleton, R.P., Harvey, P.H. & Pagel, M. (2002) Phylogenetic analysis and comparative data: A test and review of evidence. *The American Naturalist* 160: 712-724.
- Giussani L. M. J. H., Cota-Sánchez, F. O., & Kellogg, E.A. (2001) A molecular phylogeny of the grass subfamily Panicoideae (Poaceae) shows multiple origins of C₄ photosynthesis. *American Journal of Botany* 88: 1993-2012.
- Gottsberger, G. & Silberbauer-Gottsberger, I. (2006) *Life in the cerrado: a South American tropical seasonal ecosystem. Vol I Origin, Structure, Dynamics and Plant use*. Ulm: Reta Verlag.
- Haridasan, M. (2000) Nutrição mineral das plantas nativas do cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 12: 54-64.
- Haridasan, M. (2008) Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 20(3): 183-195.
- He, J-S, Wang, X, Schimid, B, Flynn, D.F.B., Li, X, Reich, P.B. & Fang, J. (2010) Taxonomic identity, phylogeny, climate and soil fertility as drivers of leaf traits across Chinese grassland biomes. *Journal of Plant Research* 123: 551-561.

- Hoffmann, W.A., Franco, A.C., Moreira, M.Z. & Haridasan, M. (2005) Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology* 19: 932-940.
- Jansen, S., Broadley, M.R. & Smets, E. (2002) Aluminium hyperaccumulation in angiosperms: A review of its phylogenetic significance. *Botanical Review* 68: 235-269.
- Kerkhoff, A.J., Fagan, W.F., Elser, J.J. & Enquist, B.J. (2006) Phylogenetic and Growth Form Variation in the Scaling of Nitrogen and Phosphorus in the Seed Plants. *The American Naturalist* 168: 103-122.
- Korotkova, N., Schneider, J.V., Quandt, D., Worberg, A., Zizka, G. & Borsch, T. (2009) Phylogeny of the eudicot order Malpighiales: analysis of a recalcitrant clade with sequences of the petD group II intron. *Plant Systematics and Evolution* 282: 201-228.
- Kraft, N.J.B. & Ackerly, D.D. (2010) Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs* 80: 401-422.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. (2009) Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.72 <http://www.mesquiteproject.org>.
- Mayfield, M.M. & Levine, J.M. (2010) Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* 13: 1085–1093.
- Mcgill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178–184.
- Meerow, A.W., Noblick, L., Borrone, J.W., Couvreur, T.L.P., Mauro-Herrera, M., Hahn, W.J., Kuhn, D.N., Nakamura, K., Oleas, N.H. & Schnell, R.J. (2009) Phylogenetic analysis of seven WRKY genes across the palm subtribe attaleinae (areceaceae) identifies Syagrus as sister group of the coconut. *Plos ONE* 4(10): e7353.
- Mendonça, R. C.; Felfili, J. M.; Walter, B. M. T.; Silva-Júnior, M. C.; Rezende, A. B.; Filgueiras, T. S.; Nogueira, P. E.; Fagg, C. W. Flora Vascular do Bioma Cerrado: checklist com 12.356 espécies. In: Sano, S. M.; Almeida, S. P.; Ribeiros J. F. (Org.) *Cerrado: Ecologia e Flora*. Volume 2. Brasília: Embrapa Cerrados, 2008. p. 213-228.
- Myers, N. (1990) The Biodiversity Challenge: Expanded Hot-Spots Analysis. *Environmentalist* 10 (4): 243-256.
- Oliveira-Filho AT, Ratter JA. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado Biome. In Oliveira PS, Marquis RJ, eds. *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna*. Columbia University Press, New York.
- Petchey, O.W. & Gaston, K.J. 2006. Functional diversity: back do basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741-758.
- Ratter, J.A., Ribeiro, J.F., Bridgewater, S. (1997) The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* 80, 223-230.
- Ratter, J.A., Bridgewater, S. & Ribeiro, J.F. (2003) Analysis of the floristic composition of the Brazilian Cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh Journal of Botany* 60: 57-109.
- Reich, P.B., Buschena, C.; Tjoelker, M.G.; Wrage, K.; Knops, J. Tilman, D. & Machado, J.L. 2003. Variation in growth rate and ecophysiology among 34 grassland and savanna species under contrasting N supply: A test of functional group differences. *New Phytologist* 157(3): 617-631.
- Ribeiro, J. F. & Walter, B. M. T. “Fitofisionomias do Bioma Cerrado”. In: Sano, S. M.; Almeida, S. P. e Ribeiro, J. F. (Eds.). *Cerrado: ecologia e flora*. Volume I. 2008.
- Rosenthal, R. & Rosnow, R.L. (1985) *Contrast Analysis: Focused Comparisons in the Analysis of Variance*. Cambridge University Press, New York.

- Rossatto, D.R., Hoffmann, W.A. & Franco, A.C. (2009) Stomatal traits of cerrado and gallery forest congeneric pairs growing in a transitional region in central Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 23: 499-508.
- Silva, I.A. & Batalha, M.A. (2009) Co-occurrence of tree species at fine spatial scale in a woodland cerrado, southeastern Brazil. *Plant Ecology* 200: 277-286.
- Silvertown, J., Dodd, M., Gowing, D., Lawson, C. & McConway, K. (2006) Phylogeny and the hierarchical organization of plant diversity. *Ecology* 87: S39-S49.
- Soltis, D.E., Soltis, P.S. & Chase, M.W. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA rbcL, and atpB sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 133: 381-461.
- Swenson, N.G., Enquist, B.J., Thompson, J. & Zimmerman, J.K. (2007) The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology*, 88, 1770–1780.
- Valladares, F., Tena, D., Matesanz, S., Bochet, E., Balaguer, L., Costa-Tenorio, M., Tormo, J. & García-Fayos, P. (2008). Functional traits and phylogeny: what is the main ecological process determining species assemblage in roadside plant communities? *Journal of Vegetation Science* 19: 381-392.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D. & Kembel, S. W. (2008) Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics* 24: 2098-2100.
- Webb, C.O., Ackerly, D. D., Kembel, S. W. & Donoghue, M.J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475-505.
- Wikstrom, N., Savolainen, V. & Chase, M.W. (2001) Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings of Royal Society London B* 268: 2211– 2220.
- Zar, J.H. 2010. Biostatistical analysis. 4th edition. Prentice-Hall.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo encontrou uma série de divergências nos valores de atributos funcionais para espécies de cerrado *sensu stricto*, representadas aqui como grupos funcionais baseados nas formas de crescimento (hábito). Desta forma houve diferença nos padrões de captação de água, nas características estruturais e funcionais relacionadas ao balanço de carbono e de nutrientes de suas folhas, além de diferenças nos valores de variação de seus atributos e diferenças devido a um efeito filogenético.

As formas de crescimento divergem nos padrões de utilização dos recursos hídricos do solo e também em seu balanço hídrico, demonstrando que a co-ocorrência de espécies pertencentes a diferentes grupos funcionais no cerrado *sensu stricto* poderia ocorrer pela exploração de diferentes fontes de água ao longo do perfil do solo. A exploração de diferentes regiões do solo também foi demonstrada quando se analisa apenas um grupo de formas de crescimento (as árvores). Desta forma variações na profundidade do lençol freático ao longo de um gradiente topográfico influencia fortemente não só os padrões de extração de água do solo pelos elementos arbóreos, mas também a estrutura e composição da vegetação lenhosa.

Considerando-se o conjunto das espécies foi possível demonstrar que variáveis ecofisiológicas não foram influenciadas pelo grau de parentesco entre as espécies, enquanto as características nutricionais sofreram influencia da filogenia. Mesmo assim a maior parte da variabilidade nas características estudadas foi devido às formas de crescimento adotadas por cada espécie e não devido as suas relações filogenéticas. Contudo, independente da forma de crescimento, as características ecofisiológicas e nutricionais estudadas apresentaram uma amplitude de variação que foi limitada pelo seu grau de correlação com outras variáveis.

Os resultados demonstraram claras diferenças em diversos atributos funcionais entre as formas de crescimento, mostrando uma equivalência nos atributos foliares entre espécies com mesma forma de crescimento.

ANEXO

Tabela 1. Assinatura isotópica de carbono para as gramíneas aqui estudadas.

Espécie	Família	Assinatura isotópica	Metabolismo
<i>Aristida gibbosa</i> (Nees.) Kunth	Poaceae	-13,7	C ₄
<i>Echinoalaena inflexa</i> (Poir.) Chase	Poaceae	-28,5	C ₃
<i>Schyzachirium sanguineum</i> (Reitz.) Alst.	Poaceae	-13,4	C ₄
<i>Axonopus aureus</i> Beauv.	Poaceae	-13,9	C ₄
<i>Axonopus affinis</i> Chase	Poaceae	-13,2	C ₄
<i>Andropogon selloanus</i> (Hack.) Hack.	Poaceae	-13,8	C ₄
<i>Panicum cervicatum</i> Chase	Poaceae	-14,2	C ₄
<i>Panicum schwackeanum</i> Mez.	Poaceae	-14,0	C ₄
<i>Paspalum gardnerianum</i> Nees	Poaceae	-14,1	C ₄
<i>Paspalum cordatum</i> Hack.	Poaceae	-14,0	C ₄

Valores de assinatura isotópica foram obtidos pela razão C13/C12 verificada em um espectrômetro de massa. Amostras das folhas secas foram enviadas ao Stable Istotopes Ecology Laboratory na University of Miami, Miami – FL, USA.