

**UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA**

**ESTUDO DE CARACTERÍSTICAS FOLIARES DE
ESPÉCIES DE LENHOSAS DE CERRADO E SUA
RELAÇÃO COM OS ESPECTROS DE
REFLECTÂNCIA**

ANA PAULA FERREIRA DE CARVALHO

**Tese submetida ao Departamento de Ecologia do
Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de
Brasília, como parte dos requisitos do Programa de
Pós-Graduação para a obtenção do título de Doutor
em Ecologia.**

Brasília – DF

Julho 2005

AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha orientadora, Mercedes Bustamante, pela orientação, incentivo e confiança. Ao pesquisador Gregory Asner pela orientação e empenho na realização deste trabalho e especialmente à pesquisadora Roberta Martin pelo acompanhamento e pelas valiosas contribuições no desenvolvimento desta pesquisa durante o período de treinamento no Instituto Carnegie, Universidade de Stanford (CA).

À ajuda da Pesquisadora Alessandra Kozovits nas análises estatísticas.

À ajuda da pesquisadora Birgit Orthen nas análises de pigmentos e ao professor Augusto César Franco pela concessão de uso dos equipamentos do laboratório de Fisiologia Vegetal da UnB e pelas sugestões ao longo do trabalho.

Ao Instituto Nacional de Colonização e Reforma Agrária (INCRA) pela oportunidade e patrocínio deste estudo. Ao Instituto Brasileiro de Meio Ambiente pela concessão de licença para a realização deste estudo no Parque Nacional de Brasília.

Aos Técnicos Mardocheu Pereira Rocha, Antônio Gumiero Lima, Vandélio Mendes, Adriano Coelho Porto e aos colegas José Salomão, Ester Alves e Cristiane Rocha pelo auxílio nas coletas de campo.

Agradeço especialmente aos colegas José Salomão, Regina Sartori, Joselene Pereira e Zayra Prado pelo auxílio nas análises de laboratório, à colega Joice Ferreira pelo auxílio na análise dos dados fitossociológicos e às amigas Arminda Moreira, Alessandra Kozovits, Kátia Sivek e Êrika Fernandes pelo apoio e incentivo durante a realização deste trabalho.

Agradeço também ao Diretor do Instituto Carnegie, Dr. Christopher Field, pela oportunidade de pesquisa e aos técnicos Paulo Oliveira, David Knapp, Eben Broadbent e Kim Carlson, pelo apoio e incentivo durante o período de treinamento.

Ao secretariado do Programa de Pós-Graduação em ecologia, Fabiana, Herbert, Hugo e Bruno por todo apoio logístico durante o curso.

Aos meus familiares, em especial minha mãe, irmãos, marido e filho e aos amigos por toda a paciência, apoio e incentivo durante esta longa jornada.

SUMÁRIO

CAPÍTULO 1

INTRODUÇÃO	1
Resumo	1
Abstract	1
Aspectos gerais do Cerrado	3
Sensoriamento remoto em estudos ecológicos	4
Escalonamento em estudos ecológicos	10
Fontes de variabilidade espectral	12
Em nível de folhas (composição química)	12
Em nível de dossel	14
Grupos funcionais: estratégia para simplificação no escalonamento entre folhas e paisagem	15
Objetivos	17
Referências	18

CAPÍTULO 2

VARIAÇÕES SAZONAIS NAS CONCENTRAÇÕES DE PIGMENTOS E NUTRIENTES EM FOLHAS DE ESPÉCIES DE CERRADO COM DIFERENTES ESTRATÉGIAS FENOLÓGICAS	22
Resumo	22
Abstract	22
Introdução	23
Material e métodos	25
Área de estudo	25

Espécies estudadas	26
Análises foliares	30
Análises de pigmentos	30
Teor de umidade e área foliar específica	31
Análises de N e P	31
Análises estatísticas	32
Resultados	33
Espécies estudadas	33
Comparações em nível de espécies	34
Comparações em nível de comunidade: espécies comuns	36
Discussão	38
Referências	48
Anexos	53
CAPÍTULO 3	
RELACIONANDO AS PROPRIEDADES ÓPTICAS E QUÍMICAS EM PLANTAS DE CERRADO	71
Resumo	71
Abstract	72
Introdução	73
Revisão de literatura	74
Características espectrais de uma folha	74
Estimativa da composição bioquímica foliar a partir da reflectância espectral	81
Material e métodos	82
Área de estudo	82
Seleção de espécies	83

Medição das propriedades ópticas das folhas	85
Química foliar	85
Determinação de pigmentos foliares	87
Espessura de água equivalente (EWT_c), água foliar e área foliar específica (AFE)	88
Concentrações de N e P	88
Extração de informações espectrais	88
Índices de Vegetação	89
Análises estatísticas	90
Resultados	91
Química foliar	91
Correlações entre Índices de Vegetação (IVs) e química foliar	79
Correlações espectrais	102
Índices de Vegetação (IVs): Parâmetros agrupados por grupos espectrais	109
Discussão	109
Conclusões	119
Referências bibliográficas	121

Lista de Figuras

- Figura 1.1. Espectro de reflectância típico de uma folha verde. As principais feições de absorção aparecem indicadas pelas setas (Adaptado de Novo, 1989). 03
- Figura 1.2. Exemplo de variações nas feições de absorção: espectros de reflectância de folhas de *Acer plantanoides*, L. na região do visível e as respectivas concentrações de clorofila *a* em nmol.cm⁻². (Fonte: Gitelson *et al.*, 1996). 03
- Figura 1.3. Exemplo de imagem hiperespectral do sensor *Airborne Visible/Infrared Imaging Spectrometer* (AVIRIS), que adquire imagens em 224 bandas espectrais estreitas e contíguas. Sistemas como esse permitem a reconstrução dos espectros de reflectância de cada *pixel* (menor área imageada) da cena. (Fonte: Green *et al.*, 1998). 09
- Figura 1.4. Variações espectrais relativas em função da escala espacial e nível de organização biológica. As barras e setas indicam escalas típicas de medições diretas e dos sensores *Advanced Very High Resolution Radiometer* (AVHRR), *Landsat Multispectral Scanner* (MSS), *Landsat Thematic Mapper* (TM), *European Systeme Probatoire d' Observation de la Terre* (SPOT) e *European Radar Satellite*. (Fonte: Ustin *et al.*, 1993) 10
- Figura 2.1. Localização dos sítios de cerrado típico (CT) e cerrado ralo (CR) no Parque Nacional de Brasília, Brasília-DF. Imagem do sensor EO-1 Hyperion, 20/07/2001 (850/650/550 nm, RGB). (Fonte: Miura *et al.*, 2003). 27
- Figura 2.2. Acúmulo mensal de chuvas nos anos de 2003 e 2004 e normal climatológica relativa ao período de 1961 e 1990 em Brasília-DF. (Fonte INMET). 28
- Figura 2.3. Concentrações médias (e erro padrão) de pigmentos em folhas de espécies de lenhosas coletadas em áreas de cerrado típico e em cerrado ralo nos períodos de junho, setembro e dezembro de 2003 no Parque Nacional de Brasília, Brasília, DF. 39
- Figura 2.4. Teor de umidade, AFE e concentrações médias (e erro padrão) de N e P em folhas de espécies de lenhosas coletadas em áreas de cerrado senso típico e em cerrado ralo nos períodos de junho e novembro de 2004 no Parque Nacional de Brasília, Brasília, DF. 40
- Figura 2.5. Teor de umidade, AFE e concentrações médias (e erro padrão) de N e P em folhas de espécies sempre-verdes e decíduas coletadas em áreas de cerrado típico e em cerrado ralo nos períodos de períodos de junho e novembro de 2004 no Parque Nacional de Brasília, Brasília, DF. 41

- Figura 3.1. Seção transversal de uma folha. (Fonte: Taiz & Zeiger, 1991). 75
- Figura 3.2. Concentração de pigmentos (A), reflectância (B) e reflectância recíproca (C) de diferentes grupos de folhas da espécie *Acer plantanoides*, L. A coloração das folhas variou de amarelo (grupo 1) a verde escuro (grupo 7). (Fonte: Gitelson et al., 2002) 78
- Figura 3.3 Espectros de reflectância obtidos em laboratório a partir de folhas de carvalho frescas (linha fina) e da folha depois de secas (linha grossa). (Fonte: Kokaly et al., 1998). 80
- Figura 3.4. Localização do Parque Nacional de Brasília, DF – Brasil e dos sítios de cerrado típico (CT) e cerrado ralo (CR) no Parque Nacional de Brasília, Brasília-DF. Imagem do sensor EO-1 Hyperion, 20/07/2001 (850/650/550 nm, RGB). (Fonte: Miura et al., 2003). 69
- Figura 3.5 Esquema de utilização da esfera integradora para a obtenção dos espectros de reflectância e transmitância de folhas. A esfera possui três aberturas: entrada de luz, colocação da amostra e para a conexão com o espectrorradiômetro. Observa-se que para as medidas de transmitância a luz passa pela amostra (folha) e a outra entrada é vedada. 85
- Figura 3.6. Dendrograma da análise de grupos 93
- Figura 3.7. Grupos espectrais (GEs) de acordo com as concentrações de T_{cl} e de N foliar em base de área e das características fenológicas. GE 1 (*Eremanthus goyazensis*, *Eremanthus glomerulatus*, *Ouratea hexasperma* e *Roupala montana*), GE 2 (*Kielmeyera coriacea*, *Caryocar brasiliense*, *Qualea parviflora* e *Byrsonima coccolobifolia*), GE 3 (*Salacia crassifolia*, *Palicourea rigida*, *Miconia ligustroides*, *Eriotheca pubescens* e *Vellozia squamata*) e GE 4 (*Dalbergia miscolobium*, *Qualea grandiflora*, *Vochysia thyrsoidea*, *Sclerolobium paniculatum* e *Acosmium dasycarpum*). 94
- Figura 3.8. Correlações entre N% x T_{cl} (a) e entre N% x T_{car} (b) em folhas de espécies de Cerrado. As cores diferentes representam grupos espectrais. GE 1 – em azul (*Eremanthus goyazensis*, *Eremanthus glomerulatus*, *Ouratea hexasperma* e *Roupala montana*), GE 2 – em roxo (*Kielmeyera coriacea*, *Caryocar brasiliense*, *Qualea parviflora* e *Byrsonima coccolobifolia*), GE 3 – em laranja (*Salacia crassifolia*, *Palicourea rigida*, *Miconia ligustroides*, *Eriotheca pubescens* e *Vellozia squamata*) e GE 4 – em verde (*Dalbergia miscolobium*, *Qualea grandiflora*, *Vochysia thyrsoidea*, *Sclerolobium paniculatum* e *Acosmium dasycarpum*). 95
- Figura 3.9. Correlações entre T_{cl} x SR (a) e entre SumG x T_{car} (b). Cores diferentes representam diferentes grupos. GE 1 – em azul (*Eremanthus goyazensis*, *Eremanthus glomerulatus*, *Ouratea hexasperma* e *Roupala montana*), GE 2 – em roxo (*Kielmeyera coriacea*, *Caryocar brasiliense*, *Qualea parviflora* e *Byrsonima coccolobifolia*), GE 3 – em laranja (*Salacia* 99

crassifolia, *Palicourea rigida*, *Miconia ligustroides*, *Eriotheca pubescens* e *Vellozia squamata*) e GE 4 – em verde (*Dalbergia miscolobium*, *Qualea grandiflora*, *Vochysia thyrsoidea*, *Sclerolobium paniculatum* e *Acosmium dasycarpum*).

Figura 3.10. Correlação entre EWT_c x NDNI (a) e $Tcar:Tcl$ x EWT_{ind} (b). As 100 cores representam diferentes grupos. GE 1 – em azul (*Eremanthus goyazensis*, *Eremanthus glomerulatus*, *Ouratea hexasperma* e *Roupala montana*), GE 2 – em roxo (*Kielmeyera coriacea*, *Caryocar brasiliense*, *Qualea parviflora* e *Byrsonima coccolobifolia*), GE 3 – em laranja (*Salacia crassifolia*, *Palicourea rigida*, *Miconia ligustroides*, *Eriotheca pubescens* e *Vellozia squamata*) e GE 4 – em verde (*Dalbergia miscolobium*, *Qualea grandiflora*, *Vochysia thyrsoidea*, *Sclerolobium paniculatum* e *Acosmium dasycarpum*).

Figura 3.11. Correlações entre $Tcar:Tcl$ x ARI (a) e entre EWT_c x NDWI (b). 101 As cores representam diferentes grupos. GE 1 – em azul (*Eremanthus goyazensis*, *Eremanthus glomerulatus*, *Ouratea hexasperma* e *Roupala montana*), GE 2 – em roxo (*Kielmeyera coriacea*, *Caryocar brasiliense*, *Qualea parviflora* e *Byrsonima coccolobifolia*), GE 3 – em laranja (*Salacia crassifolia*, *Palicourea rigida*, *Miconia ligustroides*, *Eriotheca pubescens* e *Vellozia squamata*) e GE 4 – em verde (*Dalbergia miscolobium*, *Qualea grandiflora*, *Vochysia thyrsoidea*, *Sclerolobium paniculatum* e *Acosmium dasycarpum*).

Figura 3.12. Coeficientes de correlação espectral para concentrações de Tcl 104 (a), cla (b) e clb (c) em unidade de área ($mg.cm^{-2}$) (linha preta) e espectro médio de folhas de Cerrado (linha pontilhada vermelha).

Figura 3.13. Coeficientes de correlação espectral para concentrações de 105 Tcar (a) e Antocianinas (b) em unidade de área ($mg.cm^{-2}$) (linha preta) e espectro médio de folhas de Cerrado (linha pontilhada vermelha).

Figura 3.14. Coeficientes de correlação espectral para EWT_c (a), 106 considerando todas as espécies (b) e excluindo *P. rigida* e *D. miscolobium* (c).

Figura 3.15. Coeficientes de correlação espectral para concentrações de N 107 em unidade de área ($mg.cm^{-2}$) considerando todas as espécies (a) e excluindo folhas de *P. rigida* e *D. miscolobium* (b). Detalhe da correlação espectral para N em base de área (linha preta) e espectro médio de folhas de Cerrado (linha pontilhada vermelha).

Figura 3.16. Coeficientes de correlação espectral para concentrações de P 108 em unidade de área ($mg.cm^{-2}$) e detalhe da correlação espectral para concentrações de P (linha preta) e espectro médio de folhas de Cerrado (linha pontilhada vermelha).

Figura 3.17. Correlações entre T_{cl} x SR e entre T_{car} x SumG dos grupos 110
espectrais (GEs): em azul, GE 1 (*Eremanthus goyazensis*, *Eremanthus
glomerulatus*, *Ouratea hexasperma* e *Roupala montana*), em roxo, GE 2
(*Kielmeyera coriacea*, *Caryocar brasiliense*, *Qualea parviflora* e *Byrsonima
coccolobifolia*), em laranja, GE 3 (*Salacia crassifolia*, *Palicourea rigida*,
Miconia ligustroides, *Eriotheca pubescens* e *Vellozia squamata*) e em verde,
GE 4 (*Dalbergia miscolobium*, *Qualea grandiflora*, *Vochysia thyrsoidea*,
Sclerolobium paniculatum e *Acosmium dasycarpum*).

Figura 3.18. Correlações entre EWT_c x NDNI e entre T_{car}:T_{cl} x EWT_{ind} dos 111
grupos espectrais (GEs): em azul, GE 1 (*Eremanthus goyazensis*,
Eremanthus glomerulatus, *Ouratea hexasperma* e *Roupala montana*), em
roxo, GE 2 (*Kielmeyera coriacea*, *Caryocar brasiliense*, *Qualea parviflora* e
Byrsonima coccolobifolia), em laranja, GE 3 (*Salacia crassifolia*, *Palicourea
rigida*, *Miconia ligustroides*, *Eriotheca pubescens* e *Vellozia squamata*) e em
verde, GE 4 (*Dalbergia miscolobium*, *Qualea grandiflora*, *Vochysia
thyrsoidea*, *Sclerolobium paniculatum* e *Acosmium dasycarpum*).

Figura 3.19. Correlações entre T_{car}:T_{cl} x ARI e entre EWT_c X NDWI dos 112
grupos espectrais (GEs): em azul, GE 1 (*Eremanthus goyazensis*,
Eremanthus glomerulatus, *Ouratea hexasperma* e *Roupala montana*), em
roxo, GE 2 (*Kielmeyera coriacea*, *Caryocar brasiliense*, *Qualea parviflora* e
Byrsonima coccolobifolia), em laranja, GE 3 (*Salacia crassifolia*, *Palicourea
rigida*, *Miconia ligustroides*, *Eriotheca pubescens* e *Vellozia squamata*) e em
verde, GE 4 (*Dalbergia miscolobium*, *Qualea grandiflora*, *Vochysia
thyrsoidea*, *Sclerolobium paniculatum* e *Acosmium dasycarpum*).

Figura 3.20. Grupos espectrais (GEs) de acordo com AFE, EWT_c e 118
características fenológicas. GE 1 (*Eremanthus goyazensis*, *Eremanthus
glomerulatus*, *Ouratea hexasperma* e *Roupala montana*), GE 2 (*Kielmeyera
coriacea*, *Caryocar brasiliense*, *Qualea parviflora* e *Byrsonima
coccolobifolia*), GE 3 (*Salacia crassifolia*, *Palicourea rigida*, *Miconia
ligustroides*, *Eriotheca pubescens* e *Vellozia squamata*) e GE 4 (*Dalbergia
miscolobium*, *Qualea grandiflora*, *Vochysia thyrsoidea*, *Sclerolobium
paniculatum* e *Acosmium dasycarpum*).

Lista de Tabelas

- Tabela 2.1. Valores de índice de área foliar (IAF) e porcentagem de cobertura vegetal nos sítios de cerrado típico e cerrado ralo do PNB, Brasília-DF (Miura *et al.*, 2003). 27
- Tabela 2.2. Família, fenologia foliar e outras características para as espécies levantadas no cerrado típico e no cerrado ralo no Parque Nacional de Brasília, Brasília-DF. Os valores de IVI estão entre parênteses e as espécies comuns às duas áreas estão em negrito. 29
- Tabela 2.3. Períodos de incubação de discos foliares com DMSO para extração de pigmentos de folhas por espécie em área de cerrado típico e cerrado ralo no Parque Nacional de Brasília, Brasília-DF. 31
- Tabela 2.4. Valores de abundância relativa, dominância relativa, frequência relativa e IVI para as espécies levantadas no cerrado típico e no cerrado ralo do Parque Nacional de Brasília, Brasília-DF. As espécies comuns às duas áreas estão em negrito 33
- Tabela 2.5 Probabilidades de efeitos principais de sítio, fenologia e período (mês), e suas interações, para todos os parâmetros foliares estudados (resultado ANOVA). 42
- Tabela 2.6. Probabilidades (teste-t, $P < 0,05$) para diferenças de concentrações de N e P, razão N:P, conteúdo de água na folha (umidade) e AFE entre os grupos funcionais de espécies sempre-verdes e decíduas dentro de cada sítio nos meses de junho e novembro de 2004. 43
- Tabela 2.7 Coeficientes de correlação (r) e probabilidades (P) para as correlações entre AFE, N, P e umidade testadas separadamente por períodos (junho e novembro) e para os dois meses juntos. 47
- Anexo Tabela I. Concentrações de pigmentos foliares por unidade de área extraídas a partir de diferentes espécies lenhosas* de Cerrado. As folhas foram coletadas em junho de 2003 em dois sítios (cerrado ralo e cerrado sentido restrito) no Parque Nacional de Brasília. 53
- Anexo Tabela II. Valores de AFE, porcentagem de água foliar e concentrações de N e P para diferentes espécies lenhosas* de Cerrado. As folhas foram coletadas em julho de 2004 em dois sítios (cerrado ralo e cerrado sentido restrito) no Parque Nacional de Brasília. 56
- Anexo Tabela III. Concentrações de pigmentos foliares por unidade de áreas extraídas a partir de diferentes espécies lenhosas* de Cerrado. As folhas foram coletadas em setembro de 2003 em dois sítios (cerrado ralo e cerrado sentido restrito) no Parque Nacional de Brasília. 59

Anexo Tabela IV. Valores de AFE, percentagem de água foliar e 62 concentrações de N e P para diferentes espécies lenhosas* de Cerrado. As folhas foram coletadas em setembro de 2004 em dois sítios (cerrado ralo e cerrado sentido restrito) no Parque Nacional de Brasília.

Anexo Tabela V. Concentrações de pigmentos foliares por unidade de área 65 extraídos a partir de diferentes espécies lenhosas* de Cerrado. As folhas foram coletadas em novembro de 2003 em dois sítios (cerrado ralo e cerrado sentido restrito) no Parque Nacional de Brasília.

Anexo Tabela VI. Valores de AFE, percentagem de água foliar e 68 concentrações de N e P para diferentes espécies lenhosas* de Cerrado. As folhas foram coletadas em novembro de 2004 em dois sítios (cerrado ralo e cerrado sentido restrito) no Parque Nacional de Brasília.

Tabela 3.1. Lista de espécies (família, fenologia e outras características) 86 coletadas no Parque Nacional de Brasília.

Tabela 3.2. Índices de vegetação utilizados no presente estudo. 90

Tabela 3.3. Concentração de pigmentos, nutrientes e medidas biofísicas 92 obtidas a partir de folhas de indivíduos de 18 espécies de Cerrado.

Tabela 3.4 Matriz de correlação para dados de campo e índices de 97 vegetação.

Tabela 3.5. Comparação entre coeficientes de determinação (r^2) de 109 parâmetros agrupados por espécies e por grupos espectrais.

CAPÍTULO 1. INTRODUÇÃO

Resumo

Os espectros de reflectância foliares são muito variados em nível de constituintes bioquímicos e estrutura celular. No entanto, os espectros de reflectância de dosséis (conjuntos de folhas) apresentam menor variabilidade espectral. Essas mudanças em relação à variabilidade espectral resultam, em grande parte, da inclusão de componentes como arquitetura da vegetação, solos e componentes atmosféricos, com o aumento da escala espacial. O sensoriamento remoto é uma das tecnologias emergentes que apresenta potencial para estender medições em diferentes escala espaciais. Os dados de sensoriamento remoto podem ser utilizados para explorar propriedades ecológicas em modelos ecológicos depois da conversão dos números digitais, um processo que requer o uso de modelos. Um dos fatores chave no relacionamento do sensoriamento remoto com os modelos ecológicos é a identificação dos fatores responsáveis pela variância espectral em diferentes escalas. Alguma informação precisa ser transferida entre os níveis de organização se quisermos prever mudanças na paisagem a partir dos conhecimentos em fisiologia. Essa informação deve estar contida em alguns grupos que proporcionem a realização de predições significativas a cada nível superior. O agrupamento das plantas de acordo com as relações de forma-função parece ser o caminho mais direto e mais informativo para se fazer o escalonamento de folhas à dosséis e paisagens.

Abstract

Leaf reflectance spectra are most varied at the level of biochemical constituents and cell structure. However, canopy spectral reflectance present lower spectral variation. The changing variance results largely from the averaging of some components including vegetation, soils and atmospheric components, as spatial scale increase. Remote sensing is one of the emerging technologies that has potential to extend measurements over spatial scales. Remote sensing data can be used to explore ecological properties in ecological models after converted

from digital numbers, a process that usually requires the use of models. One of the key issues in relating remote sensing to ecological models is the identification of the factors that define the spectral variance across scales. Some information must be carried between organization levels if we hope to predict changes in landscapes from understanding of physiology. This information should be contained in some groups that provide each higher level with power to make meaningful predictions. Grouping plants according form-function relationships seems to be the most direct and informative way to scale from leaves to canopies and landscapes.

Aspectos gerais do Cerrado

Localizado no Planalto Central do Brasil, o Cerrado é o segundo maior bioma do país em área, ocupando mais de 200 milhões de hectares (cerca de 23% do seu território) e abrigando uma grande diversidade biológica. Essa diversidade deve-se à sua extensão territorial, posição central que ocupa (propiciando compartilhar espécies com quatro outras regiões), diversidade de tipologias vegetais (que abrigam cerca de 11 biotas distintas) e por conter trechos importantes das três maiores bacias hidrográficas brasileiras (Dias, 1992). Um estudo comparativo em 316 sítios de Cerrado em diferentes estados revelou grandes diferenças em relação à composição florística, apesar da similaridade estrutural, bem como espécies de distribuição geográfica ampla e restrita (Ratter *et al.*, 2000).

As formações do Cerrado englobam quatro tipos fitofisionômicos principais: o cerrado sentido restrito, o parque de cerrado, o palmeiral e a vereda. Fatores como condições edáficas, pH e saturação de alumínio, fertilidade, condições hídricas e profundidade do solo, frequência de queimadas e ações antrópicas parecem influir na estrutura, distribuição espacial dos indivíduos lenhosos e na composição florística da vegetação. A complexidade dos fatores condicionantes proporciona subdivisões fisionômicas distintas no cerrado sentido restrito: cerrado denso, cerrado típico, cerrado ralo e cerrado rupestre. A composição florística das três primeiras fisionomias inclui basicamente as mesmas espécies, cuja divisão reflete variações na forma dos agrupamentos e espaçamento entre os indivíduos lenhosos, num gradiente de densidade decrescente do cerrado denso ao cerrado ralo. O cerrado rupestre diferencia-se em relação às anteriores pelo substrato (solos tipicamente rasos com presença de afloramentos de rocha) e por

apresentar outras espécies características, adaptadas a esse ambiente (Ribeiro & Walter, 1998).

O Cerrado é caracterizado pela presença de invernos secos e verões chuvosos, um clima Aw segundo a classificação de Köppen. A média anual da precipitação é da ordem de 1500 mm, variando de 750 a 2000 mm, praticamente concentrada na estação chuvosa (outubro a março) (Adámoli *et al.*, 1987).

As boas características físicas dos solos facilitam a mecanização agrícola e a abertura de novas áreas. No entanto, o desmatamento indiscriminado e as queimadas vêm ocasionando problemas como perda de solos, poluição e perda de biodiversidade. Estudos recentes indicam que pelo menos 65% do bioma já sofreu algum tipo de antropização, dos quais 30% encontram-se fortemente alterados (Mantovani & Pereira, 1998).

Desta forma, o Cerrado, marcado pela intensa heterogeneidade natural e sujeito às rápidas conversões agrícolas, consiste de padrões de paisagem fragmentados compostos por misturas de espécies e de estruturas de dosséis. Estudos de vegetação baseados em características fisionômicas, florísticas e fitoecológicas vêm sendo desenvolvidos no âmbito do sensoriamento remoto. Além da complexidade de estruturas e diversidade de espécies, as diferentes estações ecológicas (responsáveis por alterações na fenologia) e os componentes sazonais da vegetação (ex. camada graminosa não fotossinteticamente ativa durante a estação seca), dificultam a diferenciação de padrões de vegetação de Cerrado a partir de imagens de satélite.

O sinal radiométrico da vegetação, captado por sensores remotos, é resultado de uma complexa interação entre fatores bioquímicos e biofísicos do dossel. Esse tipo de informação pode ser utilizado para explorar propriedades ecológicas e processos em modelos ecológicos somente depois da conversão dos números digitais, em diferentes comprimentos de onda, um processo que requer o uso de modelos: *i*) modelos de sensoriamento remoto para calibrar e converter os dados em formas mais utilizáveis, *ii*) modelos de conexão para traduzir os dados em variáveis ecológicas e *iii*) modelos ecológicos que utilizam as variáveis medidas para predizer estados e processos.

Sensoriamento remoto em estudos ecológicos

Análises da bioquímica de folhas e das folhas de diferentes espécies de uma comunidade vegetal podem ampliar o conhecimento sobre o funcionamento de ecossistemas. Processos como fotossíntese, produção primária líquida, evapotranspiração e decomposição estão relacionados à concentração de clorofila, nitrogênio, água, lignina e celulose em folhas (Running & Coughlan, 1988; Running, 1990; Goetz & Prince, 1996). A habilidade em detectar mudanças em processos do ecossistema é parte importante na definição dos ciclos biogeoquímicos e identificação das mudanças climáticas.

Todas as plantas contêm os mesmos materiais básicos: clorofila e outros pigmentos, água, proteínas, amido, lipídeos e moléculas bioquímicas estruturais (como lignina e celulose). Desta forma, os espectros de reflectância das folhas na região entre 0,4 a 2,5 μm são nitidamente similares (Figura 1.1). No entanto, diferentes plantas contêm quantidades variáveis de cada um dos componentes, responsáveis por súbitas variações na forma das feições de absorção nos espectros de reflectância (Kokaly *et al.*, 1998) (Figura 1.2).

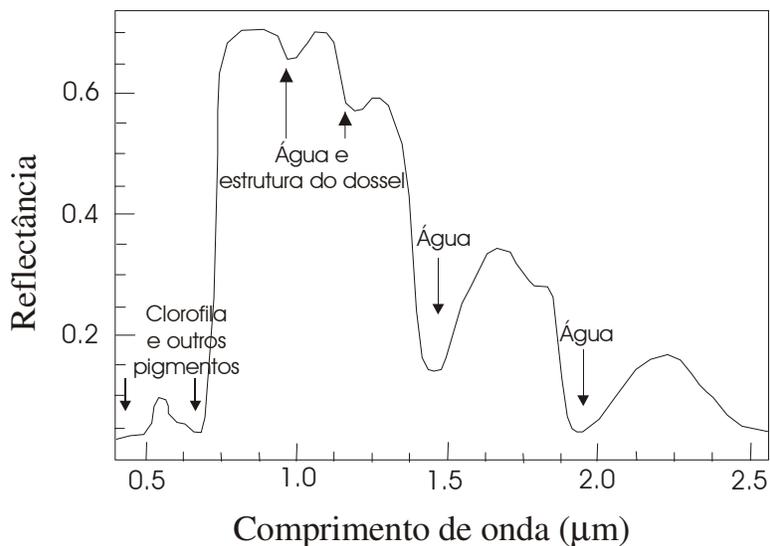


Figura 1.1 Espectro de reflectância típico de uma folha verde. As principais feições de absorção aparecem indicadas pelas setas (Adaptado de Novo, 1989).

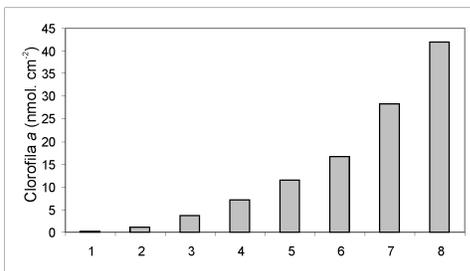
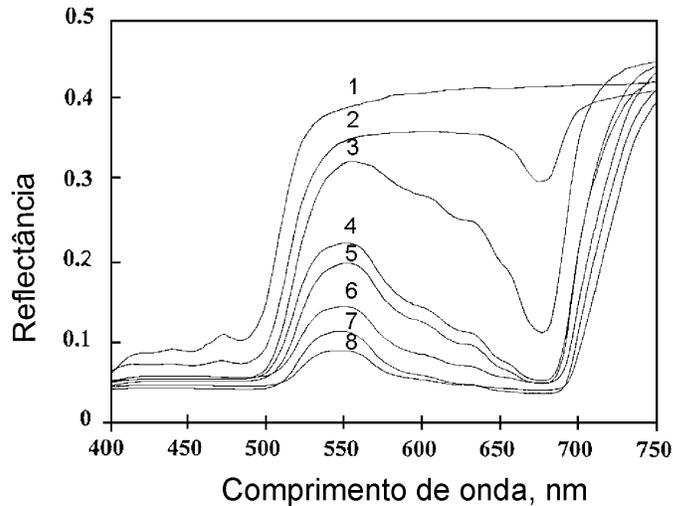


Figura 1.2 Exemplo de variações nas feições de absorção: espectros de reflectância de folhas de *Acer plantanoides*, L. na região do visível e as respectivas concentrações de clorofila *a* em nmol.cm^{-2} . (Fonte: Gitelson *et al.*, 1996)

Muitos constituintes de folhas responsáveis por feições de absorção vêm sendo quantificados e relacionados aos seus espectros (espectroscopia em laboratório e/ou campo) (Curran, 1989; Curran *et al.*, 1992) e, mais recentemente, em nível de paisagem em um ramo do sensoriamento remoto denominado espectroscopia de imageamento (Clark, 1999). No entanto, essas pesquisas vêm sendo conduzidas em ecossistemas de regiões temperadas (ex. Wessman *et al.*, 1988; Curran, 1989; Curran *et al.*, 1992; Jacquemoud *et al.*, 1996; Martin & Aber, 1997; Kokaly & Clark, 1999). A aplicação dessa linha de pesquisas em regiões tropicais, onde a diversidade de espécies é muito maior, consiste em um verdadeiro desafio.

Pesquisas envolvendo a reflectância espectral de dosséis vêm sendo desenvolvidas no intuito de se relacionar os dados provenientes de sensores

remotos, em diferentes regiões espectrais, aos diferentes tipos de vegetação. Estudos direcionados à melhor compreensão do fenômeno da interação entre a radiação eletromagnética e a vegetação incluem o desenvolvimento de modelos matemáticos. Goel (1988), em extensa revisão, procurou explicar as bases conceituais dessa interação bem como os modelos matemáticos para descrevê-la. Segundo essa autora, as medidas de reflectância são afetadas por parâmetros inerentes ao dossel e por fatores ambientais. Nesse sentido, definiu um sistema pertinente ao sensoriamento remoto da vegetação especificando o entendimento das influências desses parâmetros e fatores, composto pelos seguintes subsistemas:

- a) Fonte de radiação: normalmente o Sol, definida pelo conjunto de propriedades e parâmetros $\{a_i\}$, incluindo: a irradiância espectral $I\lambda$ e a localização espacial do ângulo zenital solar θ_s e do ângulo azimutal solar φ_s ;
- b) Atmosfera: caracterizada pelo conjunto de propriedades e parâmetros $\{b_i\}$, incluindo as concentrações espacialmente dependentes e as propriedades seletivas de absorção e de espalhamento pelos aerossóis, vapor d'água e ozônio nos diferentes comprimentos de onda;
- c) Dossel da vegetação: caracterizado pelo conjunto de propriedades e parâmetros $\{c_i\}$, incluindo parâmetros ópticos (reflectância e transmitância) e estruturais (formas geométricas e posições) de componentes da vegetação (folhas, galhos, frutos e flores), geometria de plantio e parâmetros ambientais (temperatura, umidade relativa, velocidade do vento e precipitação);
- d) Substrato ou solo: caracterizado pelo conjunto de propriedades e parâmetros $\{d_i\}$, incluindo reflectância e absorvância, rugosidade superficial, textura e umidade;
- e) Detector: caracterizado pelo conjunto de propriedades e parâmetros $\{e_i\}$, que definem a sensibilidade espectral, abertura, calibração, e posição espacial (ângulos zenital e azimutal de visada).

Nesse sistema, parte da radiação solar incidente na atmosfera é espalhada/refletida por partículas da atmosfera e parte passa através da atmosfera e é refletida a partir do dossel e do solo. Essa radiação espalhada/refletida é passível de detecção por sensores (detectores), que podem estar posicionados a poucos metros do dossel, acoplados em aviões ou satélites. Dessa forma, a série $\{R_i\}$ de atributos da radiação recebida e medida pelo sensor pode ser descrita como uma função daqueles subsistemas:

$$R_i = f\{a_i, b_i, c_i, d_i, e_i\} \quad \text{Equação 1}$$

Goel (1988) observou dois aspectos relevantes no estudo da relação entre a radiação detectada e os parâmetros desse sistema. O primeiro, envolvendo a definição de uma função ou algoritmo (f) que define $\{R_i\}$, conforme as características $(a_i, b_i, c_i, d_i, e_i)$, foi definido como o *problema direto*. O segundo, envolvendo a definição de uma função, relação ou algoritmo (g) responsável pela série $\{c_i\}$ de propriedades/parâmetros da vegetação com base nos valores medidos $\{R_i\}$, foi definido como o *problema inverso*.

O *problema inverso* ou o problema de se estimar os parâmetros do dossel (c_i) com base em dados de reflectância pode ser solucionado a partir da Equação 2. Desta forma, verifica-se que a solução do *problema direto* é um pré-requisito para a solução do *problema inverso*. No entanto, a autora salienta que como o número de medidas de reflectância é menor do que o número de parâmetros utilizados na sua determinação, o *problema inverso* é muito mais difícil de ser solucionado.

$$\{c_i\} = g\{R_i, a_i, b_i, d_i, e_i\} \quad \text{Equação 2}$$

A radiação solar incidente em um dossel é espalhada e refletida, sendo a direção e a composição espectral alteradas de forma bastante complexa, O fluxo de radiação eletromagnética incidente num dossel é composto por: a) aquela fração que não foi absorvida ou espalhada pela atmosfera (fluxo direto) e b) a que foi espalhada em direção descendente (fluxo difuso). O fluxo difuso depende das condições atmosféricas (poeira e vapor d'água) e varia com o comprimento de onda. Enquanto a direção do fluxo direto é caracterizada pelos ângulos zenital e

azimutal solares, a do fluxo difuso é determinada pela sua distribuição angular (Goel, 1988).

Quando o fluxo da radiação incide em um dos elementos da vegetação, está sujeito a dois processos: espalhamento e absorção. A razão entre o fluxo espalhado e o fluxo incidente é conhecida como *albedo* da folha. Por sua vez, o processo de espalhamento pode ser dividido em: reflexão e transmissão através da folha, dependendo das características do fluxo (comprimento de onda, ângulo de incidência e polarização) e da folha (propriedades superficiais, estrutura celular, composição, etc.). No interior do dossel, as folhas recebem dois tipos de radiação: a radiação solar que não foi interceptada por outros elementos da vegetação e a radiação interceptada e espalhada por esses elementos. Por sua vez, o sensor recebe vários tipos de fluxos: 1) o fluxo espalhado apenas uma vez por um elemento da vegetação (espalhamento simples), 2) o fluxo espalhado várias vezes por vários elementos da vegetação (espalhamento múltiplo), mas não chegando ao solo e 3) o fluxo refletido a partir do solo e não interceptado por elementos da vegetação ou interceptado e novamente espalhado em direção ao sensor. A descrição da radiação espalhada pela folha, de modo geral, depende das direções de incidência e reflexão. Experimentos com folhas de soja e milho revelaram que a reflectância e, em alguns casos, a transmitância, variaram com o ângulo de incidência e com o comprimento de onda. Em outras palavras, essas folhas não são isotrópicas ou Lambertianas (Goel, 1988).

Além das propriedades de reflexão e absorção, o percurso da radiação solar incidente dentro do dossel e o fluxo radiante em direção ao sensor (radiância) dependem também da distribuição espacial de elementos da vegetação bem como densidade e orientação (arquitetura) dos elementos da vegetação. A distribuição espacial resulta do arranjo das sementes no plantio (áreas agrícolas), do tipo de vegetação existente e do estágio de desenvolvimento das plantas. Vários modelos de reflectância de dosséis assumem que esses são compostos por sub-dosséis dispostos no solo em um padrão regular (plantio em linhas) ou randômico, segundo uma distribuição específica. Em se tratando de dosséis ou sub-dosséis homogêneos, assume-se que a densidade dos elementos

da vegetação seja uniforme, sendo essa caracterizada pelo índice de área foliar (IAF). O IAF é um importante parâmetro do dossel que representa a razão entre a área dos elementos da vegetação e a área do terreno. O IAF é medido mecanicamente em campo e consiste num dos principais parâmetros utilizados em modelos de crescimento da vegetação e evaporação, estando relacionado à biomassa. Em muitos modelos de reflectância de dosséis, a fração de distribuição angular foliar (DAF) é assumida como azimutalmente simétrica, o que parece ser uma boa aproximação para a maioria dos tipos de vegetação. A DAF varia sensivelmente entre os tipos de vegetação. No entanto, os dosséis geralmente são descritos por um dos seis tipos de distribuição: planófila, erectófila, plagiófila, extremófila, uniforme e esférica (Goel, 1988).

Esses parâmetros arquitetônicos afetam qualitativamente a reflectância da vegetação. Na região do visível (400 a 700 nm), onde a maior parte da radiação incidente é absorvida, o aumento do número de folhas (aumento do IAF) aumenta a quantidade de energia absorvida pela vegetação. No entanto, assim que o IAF atinge um determinado valor (entre 2 e 3), muito da radiação incidente é interceptado e absorvido pelas folhas, motivo pelo qual os aumentos progressivos do IAF não modificam a reflectância do dossel. Conseqüentemente, na região do VIS, a reflectância decresce quase exponencialmente com o aumento do IAF até atingir um valor próximo de zero, quando o IAF assume valores entre 2 e 3. Na região do infravermelho próximo (700 a 1300nm) onde a absorção é mínima, o aumento do IAF implica no aumento do espalhamento do fluxo e, conseqüentemente, da reflectância, também quase exponencialmente, até que o IAF atinja valores próximos à saturação (entre 6 e 8).

Os fatores que determinam a reflectância do dossel incluem o fluxo solar incidente, as propriedades dos elementos da vegetação, a arquitetura do dossel e o espalhamento proveniente do solo, sendo utilizados na modelagem da reflectância de dosséis (*problema direto*). Há basicamente 4 tipos de modelos: (a) geométricos, nos quais o dossel é considerado como um arranjo de sub-dosséis de formas geométricas, (b) meio túrbido, nos quais o dossel é tratado como um meio túrbido com partículas de absorção e espalhamento, (c) híbridos, nos quais

cada sub-dossel do modelo geométrico é tratado como um meio turbido e (d) simulação, nos quais o dossel é tratado como uma coleção estocástica de elementos da vegetação e o regime de radiação dentro do dossel é determinado por simulações (Goel, 1988).

Escalonamento em estudos ecológicos

Os fenômenos naturais ocorrem em diferentes escalas espaciais e temporais. Uma vasta quantidade de dados de diferentes tipos de observações encontra-se disponível, tais como dados fisiológicos, anatômicos, químicos, observações do solo e da atmosfera e sistemas de classificação da vegetação, sustentando o estudo da vegetação em pequenas e grandes escalas. No entanto, temos uma habilidade limitada para fazer medições representativas em escalas maiores que dosséis. Desta forma, técnicas como integração e escalonamento são utilizadas para tentar aplicar medições de curto tempo, obtidas em escalas menores, para fazer inferências de longo tempo, em escalas maiores (Norman, 1993).

O termo escalonamento refere-se ao uso da informação em uma escala espacial ou temporal para inferir características em outra escala. Nesse caso, a palavra escala se refere a um tamanho característico ou a um "degrau" no tempo. Duas abordagens desempenham importante papel no escalonamento: os modelos "bottom up" e os modelos "top down". Os modelos *bottom up* começam das escalas menores para maiores e envolvem cálculos que se estendem desde medidas facilmente obtidas, em unidades razoavelmente bem entendidas, até processos em escalas mais abrangentes. Como a folha é facilmente mensurável e seu comportamento é bem caracterizado, normalmente é o ponto de partida. No entanto, essa é uma escolha arbitrária. Para os fisiologistas e bioquímicos, por exemplo, a folha consiste numa entidade bastante complexa com heterogeneidade estrutural e gradientes de luz e CO₂, bem como cloroplastos adaptados às condições de luz e sombra. Os modelos *bottom up* para dosséis vem obtendo notável sucesso considerando a complexidade dos ambientes do dossel e gradientes de luz, vapor d' água e CO₂. Os modelos *top down* podem ser vistos

como uma maneira de se fazer medições ou estimativas em escalas mais grosseiras que estabeleçam limites, levando à identificação de problemas e estimulando o teste de relações gerais em casos específicos. Algumas generalizações têm emergido, por exemplo, a relação entre a produção primária líquida (NPP) e a radiação fotossinteticamente ativa absorvida (APAR) pelo dossel de plantas (Caldwell *et al.*, 1993).

O sensoriamento remoto é uma das tecnologias emergentes que apresenta potencial para estender medições em diferentes escalas espaciais e em diferentes comprimentos de onda. Dados provenientes de diferentes sensores orbitais e aerotransportados encontram-se disponíveis para pesquisas, onde se incluem as imagens hiperespectrais (ex. Figura 1.3). A natureza contínua dos dados hiperespectrais oferece potencial para estudos envolvendo a composição química de dosséis. Muitos avanços nessa área ocorreram com o advento da espectroscopia de imageamento, que apresenta potencial para realizar medições das características radiativas de dosséis a partir das feições de absorção (*problema direto*). Dessa forma, a utilização dos espectros contínuos de reflectância (imagens hiperespectrais) e o estudo das feições de bandas estreitas (espectroscopia), obtidas a partir de sensores hiperespectrais, consiste numa importante ferramenta para o entendimento das mudanças nas características biofísicas e bioquímicas dos ecossistemas (Asner, 1998).

Os espectros foliares são muito variados em nível de constituintes bioquímicos e estrutura celular (Figura 1.4). No entanto, com o aumento da escala espacial, a variabilidade espectral diminui, num processo não linear. Essas modificações na variância espectral resultam, em grande parte, da inclusão de componentes como arquitetura da vegetação, solos e outros, por exemplo, os efeitos atmosféricos, com o aumento da escala espacial. Um dos fatores chave no relacionamento do sensoriamento remoto com os modelos ecológicos é a identificação dos fatores responsáveis pela variância espectral em diferentes escalas (Ustin *et al.*, 1993).

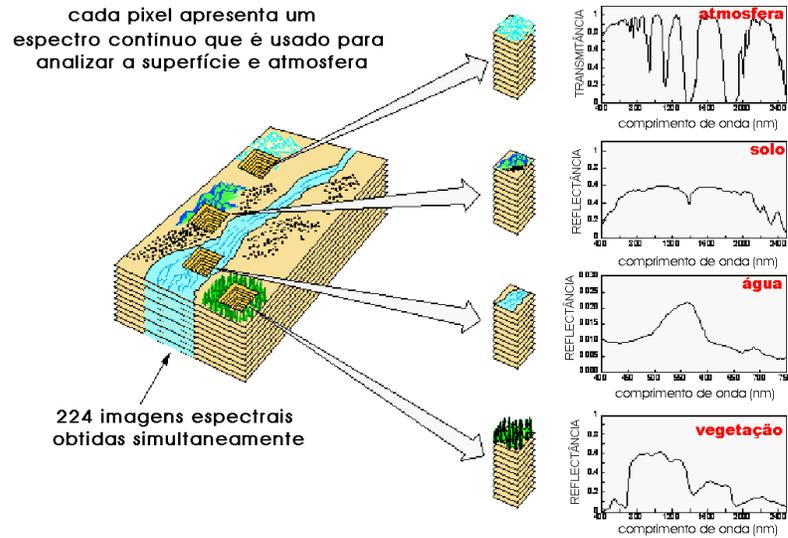


Figura 1.3 Exemplo de imagem hiperespectral do sensor *Airborne Visible/Infrared Imaging Spectrometer (AVIRIS)*, que adquire imagens em 224 bandas espectrais estreitas e contíguas. Sistemas como esse permitem a reconstrução dos espectros de reflectância de cada *pixel* (menor área imageada) da cena. (Fonte: Green *et al.*, 1998).

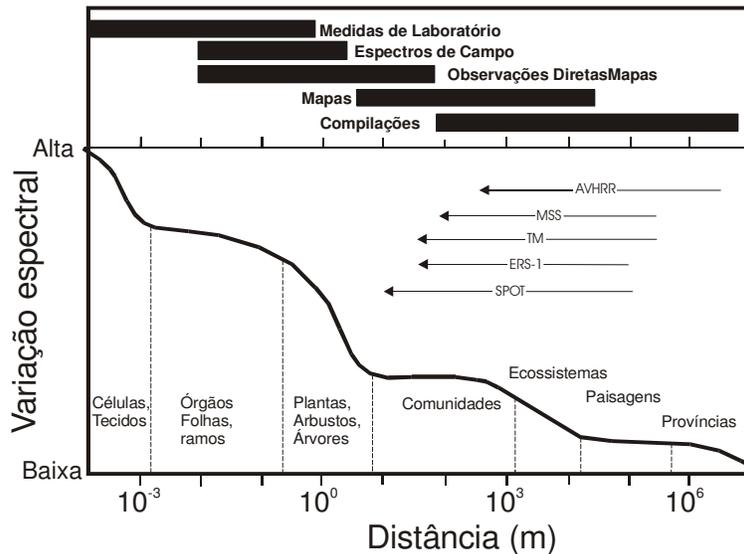


Figura 1.4 Variações espectrais relativas em função da escala espacial e nível de organização biológica. As barras e setas indicam escalas típicas de medições diretas e dos sensores *Advanced Very High Resolution Radiometer (AVHRR)*, *Landsat Multispectral Scanner (MSS)*, *Landsat Thematic Mapper (TM)*, *European Systeme Probatoire d' Observation de la Terre (SPOT)* e *European Radar Satellite*. (Fonte: Ustin *et al.*, 1993)

Fontes de variabilidade espectral

Em nível de folhas (composição química)

Em estudo comparativo considerando diferentes áreas de savanas, incluindo o Cerrado brasileiro, foi detectada uma ampla variação em conteúdo total de C e N em folhas de plantas lenhosas coletadas em solos com variações quanto ao estado nutricional e presença/ausência de fixadores de N (Asner, 1998). Nesse estudo, o conteúdo de água das folhas também variou significativamente, provavelmente devido à diferenças na estrutura do mesófilo, fisiologia e estresse. Ainda nesse trabalho foram encontrados valores foliares de lignina e celulose que excederam as concentrações presentes em outras pesquisas (ex. Jacquemoud *et al.*, 1996; Martin & Aber, 1997), revelando uma acentuada variação química entre as espécies do Cerrado. Uma provável explicação seria o amplo espectro de estratégias fenológicas que as espécies desenvolveram devido às condições extremas de deficiência de nutrientes e toxidez de alumínio no solo, associadas à alta frequência de fogo. Desta forma, como o conteúdo de lignina e celulose das folhas das espécies de Cerrado varia bastante e esses constituintes são importantes na determinação da morfologia e longevidade das folhas, ambos influenciam na fenologia (Eiten, 1972).

Uma possível explicação para o acúmulo de carbono nas plantas do Cerrado pode estar relacionada à disponibilidade de recursos. Plantas crescendo em ambientes com baixa disponibilidade de recursos (água ou nutrientes) apresentam crescimento lento e menor porte. Como a concentração de nutrientes nos tecidos é baixa, as plantas possuem baixo potencial para fotossintetizar. A retenção dos tecidos por longos períodos e as altas taxas de retranslocação implicam em uma ciclagem lenta de nutrientes. Nesses ambientes, as plantas investem em defesa química, pois: 1) a probabilidade de herbivoria com a maior duração da vida da folha, 2) os custos de reposição dos nutrientes perdidos com a herbivoria são altos então há uma seleção para minimizar essa perda e 3) as plantas acumulam carbono (de pronta demanda) em excesso para as taxas de crescimento nesse tipo de ambiente, então o investimento em carbono para defesa não deprecia o crescimento (Chapin III, 1993).

As clorofilas *a* (pigmento predominante) e *b* (pigmento acessório) são componentes das membranas fotossintéticas e ocorrem numa razão (*a/b*) de aproximadamente 3 para 1. As condições de crescimento e fatores ambientais podem modificar essa razão. Plantas expostas à luz possuem cloroplastos de alta luminosidade, exibindo razões de 3,2 a 4, enquanto as plantas de sombra possuem razões de 2,5 a 2,9. Os carotenóides das plantas verdes, necessários às funções de fotossíntese, são classificados como carotenóides primários, enquanto os das frutas e flores vermelhas como secundários. Os carotenóides primários diferenciam-se em: (a) carotenos com oxigênio livre e (b) xantofilas, que possuem oxigênio em diferentes formas (como um ou vários grupos hidróxi ou epóxi). Há dois tipos de isômeros para cada nível de oxidação (α - e β -carotenos). O β -caroteno é o precursor das xantofilas: zeaxantina, violaxantina e anteraxantina (Lichtenthaler, 1987).

Em condições de alta luminosidade a violaxantina pode ser convertida em anteraxantina e zeaxantina (pigmento fotoprotetor) por reações de de-epoxidase. Nessas operações, conhecidas como ciclo da xantofila, o β -caroteno atua na dissipação do excesso de energia para proteger a clorofila *a* da foto-oxidação. As inter-conversões dos pigmentos do ciclo da xantofila podem ser detectadas em plantas intactas por súbitas mudanças na absorvância 505-515 nm (Bilger *et al.*, 1989) ou reflectância em 531 nm (Gamon *et al.*, 1990). Como os ciclos de pigmentos são regulatórios e estão fortemente ligados à eficiência do uso da luz (Fotossistema II), foi proposto um índice de reflectância (o *Photochemical Reflectance Index*-PRI), incorporando a reflectância em 531 nm (sinal do ciclo da xantofila) e um comprimento de onda de referência ($PRI = R_{531} - R_{570} / R_{531} + R_{570}$), como um indicador da função fotossintética (Gamon *et al.*, 1992; Peñuelas *et al.*, 1995). O PRI e o nível de pigmentos carotenóides apresentaram alta correlação com as flutuações sazonais de CO₂ em nível de topo de dossel, ao meio-dia (Stylinski *et al.*, 2002).

Em nível de dossel

Estudos realizados em outros ecossistemas demonstraram que a variabilidade química de carbono e nitrogênio desempenha um pequeno papel na

determinação das características de reflectância de dosséis em comparação com o conteúdo de água e índice de área foliar (IAF) (Jacquemoud *et al.*, 1995, Jacquemoud *et al.*, 1996).

Em estudo recente considerando diferentes parâmetros responsáveis pela variabilidade espectral em savanas, Asner (1998) constatou que a variabilidade dos parâmetros estruturais (IAF e DAF, fração de distribuição de ângulo foliar) é significativa entre espécies e paisagens, exercendo controle dominante nos dados de reflectância de dosséis (exceto nas áreas com cobertura esparsa de árvores e de solo exposto). Segundo esse autor, as propriedades bioquímicas e ópticas das folhas não são representadas em escala de dosséis, a menos que os valores de IAF sejam altos. Nessas condições as fracas informações bioquímicas são realçadas em escala de dossel devido ao espalhamento múltiplo. Comparando o albedo proveniente do espalhamento simples (folha) com os dados modelados de reflectância do dossel e considerando diferentes cenários estruturais (IAF) e comprimentos de onda, esse autor concluiu que as propriedades ópticas das folhas eram mais bem expressas na região do NIR (maior espalhamento múltiplo), em condições de alto IAF. E ainda, que os atributos estruturais dos ecossistemas determinam a contribuição relativa das folhas, dosséis e paisagens no sinal de reflectância.

Outras conclusões importantes em relação aos fatores responsáveis pela reflectância espectral desse trabalho foram a contribuição dos componentes não fotossinteticamente ativos: caules lenhosos e *litter* em pé. O material lenhoso desempenha pequeno papel, mas muito significativo na reflectância de dosséis, especialmente naqueles com valores de $IAF < 5,0$. O autor ressalta que essa contribuição também depende da localização do material dentro do dossel. O *litter* em pé afeta significativamente as características de reflectância, quando em alta proporção. No entanto, as variações nas propriedades ópticas do *litter* desempenharam papel secundário na determinação da reflectância em relação aos atributos estruturais no referido trabalho.

Outro importante aspecto do trabalho de Asner (1998), foi o estudo da reflectância em diferentes tipos de vegetação: *grasslands*, *shrublands* e

woodlands; tendo esse último incluído o Cerrado brasileiro (Reserva Ecológica do IBGE, DF). A análise desse sítio revelou que as variações na reflectância dos dosséis foram primariamente devidas à variabilidade do DAF, com contribuição secundária das propriedades ópticas das folhas. As variações em termos de IAF foram negligíveis e comuns a outras áreas de *woodlands* tropicais e temperados (variando de 3,1 a 5,9). Os valores de DAF variaram entre 24° e 68°, o que confere uma orientação mais vertical à folhagem. Essa característica é interessante, pois permite que fótons atravessem o dossel mais livre de colisões e, portanto, atinjam maior profundidade, o que aumenta a interação com a folhagem (e aumenta a contribuição bioquímica na reflectância do dossel). Dessa forma, o autor sugere que os ecossistemas mais fechados (*woodlands*) sejam melhores candidatos para análises químicas em nível de folhas e dosséis devido ao fechamento do dossel e à espessura óptica da folhagem.

Dentro desse contexto, o estudo da variabilidade dos parâmetros bioquímicos e das propriedades ópticas de folhas de espécies do Cerrado pode ampliar o nosso conhecimento a respeito do funcionamento deste ecossistema, constituindo um ponto de partida para a condução de estudos futuros envolvendo o escalonamento de dados de folhas a dosséis (conjunto de folhas) e paisagens.

Grupos Funcionais: estratégia para simplificação no escalonamento entre folhas e paisagem

Como a transferência de matéria e energia é um processo necessário em todos os níveis (de indivíduos a paisagens), o escalonamento da informação obtida em determinado nível da organização para outro deve ser relativamente direto. No entanto, a precisão das predições declina com a adição de informações e complexidade. Dessa forma, a informação e a complexidade precisam ser agrupadas.

A decisão de qual grupo usar quando se faz o escalonamento entre diferentes níveis talvez seja um dos maiores desafios nas pesquisas envolvendo o escalonamento. Alguma informação precisa ser transferida entre os níveis para que se possa prever mudanças na paisagem a partir dos conhecimentos em

fisiologia. Essa informação deve estar contida em alguns grupos que proporcionem a realização de predições significativas a cada nível superior. Além disso, é importante que esses grupos sejam universalmente aplicáveis para se evitar a criação de novos tipos de grupos para cada ecossistema e modelo de ecossistema (Dawson & Chapin III, 1993).

É muito difícil utilizar todas as espécies de um ecossistema tropical. As espécies e gêneros possuem uma grande variedade de detalhes. Na utilização de modelos é necessário limitar o número de espécies, a inclusão de cada nova espécie implica num novo conjunto de parâmetros, o que aumenta a complexidade e diminui o potencial de análise. Dessa forma, as plantas precisam ser agrupadas para simplificar a tarefa de escalonar, sem que ocorra perda do poder preditivo. Para Dawson & Chapin III (1993), o agrupamento de acordo com as relações de forma-função observadas na maioria das plantas vasculares é o caminho mais direto e mais informativo para se fazer o escalonamento de folhas à paisagem, uma vez que as fortes relações entre forma-função são: 1) bem conhecidas (ex. sempre-verde vs. decíduas, ervas vs. gramíneas vs. árvores), 2) obtidas de forma relativamente fácil por constituírem os fundamentos para muitas pesquisas em ecofisiologia e 3) a forma pela qual os modelos *bottom up* predizem respostas em níveis superiores ou que os modelos *top-down* são validados.

Uma abordagem convencional no escalonamento, tanto nos modelos *bottom up* como nos *top down*, é usar a média e a variância das respostas em nível de folhas como uma forma de descrever os padrões em nível de paisagem. Quando a média e a variância de uma resposta particular ou distribuição de respostas é utilizada, o agrupamento dessas respostas deve ser feito pela forma e função da planta sempre que as respostas sejam relevantes para as questões de escala. Outra abordagem é usar a distribuição de respostas ao invés de um valor discreto dentro de um grupo funcional. No entanto, a estratégia mais adequada irá depender dos objetivos do escalonamento, do nível de resolução desejada e dos parâmetros que serão preditos.

Três questões fundamentais devem ser colocadas antes de iniciar os esforços no escalonamento: 1) *Onde os grupos funcionais de forma-função são*

úteis nos esforços de escala?; 2) Como deve ser a abrangência desses grupos (todas as árvores, decíduas vs. sempre-verdes) para que se tenha informação aplicável? e 3) Quais processos fisiológicos são mais críticos para extrapolar as previsões entre escalas dentro do grupo circunscrito? As respostas dessas questões conduzem à definição de critérios para delinear grupos “forma-funcionais”, possibilitando seu enquadramento em algum dos grupos existentes.

Objetivos

O objetivo deste estudo é determinar características foliares como: concentração de pigmentos (clorofilas a e b, carotenóides e antocianinas), teor de água, área foliar específica e nutrientes (N e P) em folhas de espécies lenhosas de Cerrado e relacioná-las aos dados de reflectância espectral foliar.

O presente estudo encontra-se dividido em três capítulos. No segundo capítulo avaliou-se a variação sazonal das características foliares através da comparação de coletas realizadas em períodos diferentes ao longo do ano. Estudou-se também como tais parâmetros variam em comunidades com diferentes densidades de cobertura (cerrado típico e cerrado ralo) e entre dois grupos funcionais (sempre-verdes e decíduas). No terceiro capítulo, associou-se as características bioquímicas foliares aos seus espectros de reflectância em nível de espécies e grupos funcionais.

O estudo foi desenvolvido no Cerrado que é um Bioma que sofre grande influência da sazonalidade climática. A hipótese central do trabalho é que na estação seca, quando as plantas apresentam menor teor de umidade, há uma maior diferenciação entre as espécies em relação às características espectrais. Apesar da grande diversidade de espécies e variabilidade dos parâmetros químicos, a separação em grupos funcionais deve permitir destacar as características espectrais convergentes entre as espécies.

REFERÊNCIAS

- ADÂMOLI, J., MACÊDO, J., AZEVEDO, L.G., NETTO, J.M. 1987. Caracterização da região dos cerrados. *In: Solos dos cerrados: tecnologias e estratégias de manejo.* (W.J. Goedert, ed.). Planaltina: EMBRAPA-CPAC, São Paulo: Nobel, p.33-98.
- ASNER, G.P. 1998. Biophysical and biochemical sources of variability in canopy reflectance. *Remote Sensing of Environment* 64:234-253.
- BILGER, W., BJÖRKMAN, O. & THAYER, S.S. 1989. Light-induced spectral absorbance changes in relation to photosynthesis and the epoxidation state of xanthophyll cycle components in cotton leaves. *Plant Physiology* 91:542-551.
- CALDWELL, M.M.; MATSON, P.A. WESSMAN, C. & GAMON, J. 1993. prospects for Scaling. *In: Scaling Physiological Processes: Leaf to Globe* (J.R. Ehleringer & C.B. Field, eds), San Diego: Academic Press, p.223-230.
- CHAPIN III, F. S. 1993. Functional role of grow forms in ecosystem and and global processes. *In: Scaling physiological processes: leaf to globe* (J.R. Ehleringer & C.B. Field, eds), San Diego: Academic Press, p.287-312.
- CLARK, R.N. 1999. Spectroscopy of rocks and minerals, and principles of spectroscopy. *In: Remote Sensing for Earth Sciences* (A.N. Rencz & R. A. Ryerson, eds), *Manual of Remote Sensing*, Vol. 3, New York: John Wiley & Sons, p.3-58.
- COUTINHO, L.M. 1990. Fire in the ecology of the Brazilian Cerrado. *In: J. G. Goldammer. Fire in the tropical biota: ecosystem processes and global challenges.* Berlim, Springer-Verlag, p.82-103.
- CURRAN, P.J. 1989. Remote sensing of foliar chemistry. *Remote Sensing of Environment* 30:271-278.
- CURRAN, P.J.; DUNGAN, J.L.; MACLER, B.A.; PLUMMER, S.E. & PETERSON, D.L. 1992. Reflectance spectroscopy of fresh whole leaves for the estimation of chemical concentration. *Remote Sensing of Environment* 39:153-166.

- DAWSON, T. E. & CHAPIN III, F. S. 1993. Grouping plantas by their form-function characteristics as an avenue for simplification in scaling between leaves and landscapes. *In* *Scaling Physiological Processes: Leaf to Globe* (J.R. Ehleringer & C.B. Field, eds), San Diego: Academic Press, p. 313-319.
- DIAS, B.F. 1992. Cerrados: Uma caracterização. In: *Alternativas de desenvolvimento dos Cerrados: Manejo e Conservação dos recursos naturais renováveis* (B.F.S. Dias, Coord.). Fundação Pró-Natureza. Brasília, Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. 97p.
- EITEN, G. 1972. The Cerrado Vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38:201-341.
- FELFILI, J.M. & SILVA JR, M.C. 1993. A comparative study of cerrado (sensu stricto) vegetation in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9:277-299.
- GAMON, J.A., PEÑULEAS, J. & FIELD, C.B. 1992. A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. *Remote Sensing of Environment* 41:35-44.
- GITELSON, A.A, KAUFMAN, Y.J. & MERZLYAK, M.N. 1996. Use of a green channel in remote sensing of global vegetation from EOS-MODIS. *Remote Sensing of Environment* 58:289-298.
- GOEL, N.S. 1998. Models of vegetation canopy reflectance and their use in estimation of biophysical parameters from reflectance data. Great Britain: Academic Publishers GmbH. *Remote Sensing Reviews*, 4:1-212.
- GOETZ, S.J. & PRINCE, S.D. 1996. Remote sensing of net primary production in boreal forest stands. *Agricultural and Forest Meteorology* 78:149-179.
- GREEN, R.O., PAVRI, B., FAUST, J. WILLIAMS, O. & CHOVIS, C. 1998. Inflight validation of AVIRIS calibration in 1996 and 1997, Summaries of the Seventh JPL Airborne Earth Science Workshop, JPL Pub. 97-21, Vol. 1, p.199-203.
- JACQUEMOUD, S., USTIN, S.L., VERDEBOUT, J., SCHMUCK, G., ANDREOLI, G. & HOSGOOD, B. 1995. Prospect redux. Summaries of the fifth JPL Airborne Earth Science Workshop, JPL Publication 95-1 v.1, p.99-103.

- JACQUEMOUD, S.; USTIN, S.L.; VERDEBOUT, J.; SCHMUCK, G.; ANDREOLI, G. & HOSGOOD, B. 1996. Estimating leaf biochemistry using the PROSPEC leaf optical properties model. *Remote Sensing of Environment* 56:194-202.
- KOKALY, R. & CLARK, R.N. 1999. Spectroscopic determination of leaf biochemistry using band-depth analysis of absorption features and stepwise linear regression. *Remote Sensing of Environment* 67:267-287.
- KOKALY, R.; CLARK, R.N. & LIVO, K.E. 1998. Mapping the biology and mineralogy of Yellowstone National Park using imaging spectroscopy. *Summaries of the 4th Annual JPL Airborne Geoscience Workshop*, JPL Publication 97-21, v.1, p.235-244.
- LICHTENTHALER, H.K. 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes, *Methods in Enzymology* 148:350-382.
- MANTOVANI, J.E. & PEREIRA, A. 1998. Estimativa da integridade da cobertura vegetal de Cerrado através de dados TM/Landsat. *Anais do IX Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto*, Santos, SP (*CD-ROM*).
- MARTIN, M.E. & ABER, J.D. 1997. High spectral resolution remote sensing of forest canopy lignin, nitrogen and ecosystem processes. *Remote Sensing of Environment* 41:61-73.
- MERZLYAK, M.N. & CHIVKUNOVA, O.L. 2001. Optical properties and nondestructive estimation of anthocyanin content in plant leaves. *Photochemistry and Photobiology* 74:38-45.
- NORMAN, J.M. 1993. Scaling processes between leaf and canopy levels. *In: Scaling Physiological Processes: Leaf to Globe* (J.R. Ehleringer & C.B. Field, eds), San Diego: Academic Press, p.41-76.
- NOVO, E.M.L.M. 1989. *Sensoriamento Remoto: Princípios e Aplicações*. 2^a. ed., Edgard Blücher: São Paulo. 308p.
- PEÑUELAS, J., FILLELA, I., & GAMON, J.A. 1995. Assessment of photosynthetic radiation-use efficiency with spectral reflectance. *New Phytologist* 131:291-296.

- RATTER, J.A.; BRIDGEWATER, S.; RIBEIRO, J.F.; DIAS, T.A.B. & SILVA, M.R. 2000. Distribuição das espécies lenhosas da fitofisionomia Cerrado sentido restrito nos estados compreendidos pelo bioma Cerrado. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer* 5:5-43.
- RIBEIRO, J.F. & WALTER, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. *In: Cerrado: Ambiente e Flora* (Sano, S.m & Almeida, S.P., eds.). Planaltina: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. P.89-166.
- RUNNING, S.W. & COUGHLAN, J.C. 1988. A general model of forest ecosystem processes for regional applications. *Ecological Modeling* 42:125-154.
- RUNNING, S.W., 1990. Estimating terrestrial primary productivity by combining remote sensing ecosystem simulation. *In: Ecological Studies, Vol "Remote Sensing of Biosphere Functioning"* (H.A. Mooney & R. Hobbs, eds). Springer-Verlag, p.65-86.
- SARMIENTO, G. 1984. The ecology of neotropical savannas. Cambridge, Harvard University Press. 256p.
- STYLINSKI, C.D., GAMON, J.A. & OECHEL, W.C. 2002. Seasonal patterns of reflectance indices, carotenoid pigments and photosynthesis of evergreen chaparral species. *Oecologia* 131:366-374.
- USTIN, S.L.; SMITH, O.L. & ADAMS, J.B. 1993. Remote sensing of ecological processes: a strategy for developing and testing ecological models using spectral mixture analysis. *In Scaling Physiological Processes: Leaf to Globe* (J.R. Ehleringer & C.B. Field, eds), San Diego: Academic Press, p.339-357.
- WALKER, B.H. 1987. Determinants of tropical savannas. Paris: IUBS Monograph Series, 156p.
- WESSMAN, C.A.; ABER, J.D.; PETERSON, D.L. & MELILLO, J.M. 1988. Remote sensing of canopy chemistry and nitrogen cycling in temperate forest ecosystems. *Nature*, 335:154-156.

CAPÍTULO 2. VARIAÇÕES SAZONAIS NAS CONCENTRAÇÕES DE PIGMENTOS E NUTRIENTES EM FOLHAS DE ESPÉCIES DE CERRADO COM DIFERENTES ESTRATÉGIAS FENOLÓGICAS

Resumo

Os pigmentos participam da absorção da luz pelas plantas e estão inteiramente relacionados à função fisiológica das folhas. Os nutrientes foliares refletem as restrições edáficas ao crescimento e as adaptações biológicas à sobrevivência e reprodução. As folhas de comunidades de plantas vêm sendo alvo de estudos visando o estabelecimento de relações entre as condições ambientais e as propriedades foliares. Neste estudo foram medidas as concentrações de pigmentos (clorofilas *a*, *b*, carotenóides e antocianinas), N e P foliares, área foliar específica e teor de umidade em folhas de dezoito espécies lenhosas de Cerrado ao longo de três períodos distintos: início do período seco (junho), fim da seca (setembro) e início das chuvas (novembro). A magnitude de variação desses parâmetros foi avaliada em nível de espécies e de comunidade em dois sítios de cerrado com diferenças estruturais (cerrado típico e cerrado ralo). Nas análises de comunidade foram consideradas apenas as seis espécies dominantes comuns aos dois sítios, levando-se em conta fatores como sítio, período e fenologia (sendo três decíduas e três sempre-verdes). As concentrações de pigmentos foram maiores no início da seca em comparação com o final da seca. Em junho, as diferenças entre os sítios foram significativas. Maiores valores de AFE e menores razões clorofila *a*:*b* foram encontrados no cerrado típico (mais denso) em comparação com o cerrado ralo. As concentrações de nutrientes foram maiores em novembro e significativamente diferentes entre as espécies sempre-verdes e decíduas. Os resultados mostraram que, em geral, as concentrações de nutrientes variaram mais em função da fenologia e da sazonalidade do que em relação às diferenças estruturais nos sítios, ao contrário do que foi observado para os pigmentos foliares.

Abstract

Foliar pigments are involved in the light absorption by plants and are related to functioning of leaves. The nutrient contents in leaves reflect the edaphic limitations to growth as well as the biological adaptations for survival and reproduction. Several studies have been conducted in order to screen plant traits and their relation with environmental factors. In the present study, concentrations of pigments (chlorophylls *a*, *b*, carotenoids and anthocyanin), N and P, specific leaf area and water content were measured in leaves of eighteen Cerrado species at the beginning of the dry season (June), end of dry season (September) and beginning of the rainy season (November). Variations of the parameters were evaluated at species and community levels in two sites of cerrado vegetation with differences in structure (*cerrado típico* and *cerrado ralo*). Only the six dominant species that were present in both sites were considered and analyzed according to site, period and leaf phenology (being three deciduous and three evergreen species). Pigment concentrations were higher at the beginning of the dry season than at the end of dry season. In June, the differences between sites were significant. In the *cerrado típico*, area with higher plant density, were observed higher SLA and lower chlorophyll *a*:*b* ratio in comparison with the opened area. The concentrations of nutrients were higher in November and differed significantly between evergreen and deciduous species. The results indicated that, in general, nutrient concentrations varied more in function of the phenology and seasonality while pigments were more sensitive to changes in vegetation structure.

INTRODUÇÃO

As folhas verdes são fundamentais para o funcionamento dos ecossistemas terrestres. A fixação do nitrogênio e a assimilação de carbono pelas plantas bem como a decomposibilidade das folhas controlam os ciclos biogeoquímicos. Os produtos da fotossíntese e nutrientes minerais são utilizados na construção de folhas. Estas, por sua vez, produzem os fotossintetatos utilizados para adquirir nutrientes minerais e sustentar o metabolismo que são re-distribuídos às folhas, tecidos de sustentação e outras partes da planta. Desta forma, todas as plantas

utilizam o mesmo processo de investimento e re-investimento em carbono e nutrientes minerais (Wright *et al.*, 2001).

Estudos recentes vêm sendo conduzidos no sentido de descrever características de plantas e suas relações com os fatores ambientais para promover comparações em nível global (Grime 1997, Thompson *et al.* 1997; McIntyre *et al.* 1999, Garnier *et al.* 2001). Características foliares são freqüentemente citadas como os principais indicadores no relacionamento do uso de recursos pelas plantas, biomassa e funcionamento do ecossistema (Westoby 1998; Weiher *et al.* 1999; Craine *et al.* 2001) por serem de fácil quantificação e estarem fortemente relacionadas à fisiologia das plantas (Weiher *et al.* 1999, Garnier *et al.* 2001). A utilização de parâmetros relativos às características das plantas com propósitos de análise ou classificação (utilizadas em modelos de grande escala) deve ser consistente no espaço e no tempo (Garnier *et al.* 2001).

As características foliares são geralmente medidas no auge da estação de crescimento quando as condições ambientais favorecem a assimilação de carbono e há abundância de folhas expandidas e saudáveis. Muitos conjuntos de dados encontram-se disponíveis para o estudo das características foliares e suas inter-relações em ambientes temperados (Niinemets, 2001). No entanto, há grande deficiência de dados para ambientes sazonais de florestas tropicais secas e savanas (Murphy & Lugo 1986; Eamus & Prior 2001, *apud* Prior *et al.*, 2004).

A vegetação das savanas é composta por uma camada contínua de gramíneas e outra descontínua de árvores (Huntley & Walker, 1985). Os maiores limitantes de produtividade desses ecossistemas são a baixa disponibilidade de água na estação seca, a baixa fertilidade dos solos e o fogo (Prior *et al.* 2003). Entre as savanas sazonais incluem-se os Cerrados do Brasil Central, onde a camada arbórea é composta por uma mistura espécies sempre-verdes e decíduas. O entendimento da coexistência de espécies com diferentes estratégias fenológicas demanda ainda maiores estudos. Partindo do pressuposto de altas taxas de transpiração e prolongamento das taxas de depressão fotossintética ao meio-dia, tanto para espécies decíduas quanto para espécies sempre-verdes nas estações de seca e de chuva (Johnson *et al.* 1983; Franco 1998; Moraes & Prado,

1998; Meinzer *et al.* 1999; Naves-Barbiero *et al.* 2000; Franco & Lüttge 2002, citados por Franco *et al.* 2005) e contrariando a hipótese de que as espécies decíduas tivessem estratégia menos conservadora de água em relação às sempre-verdes, Franco *et al.* (2005) estudaram diferenças entre as espécies decíduas e sempre-verdes em termos de eficiência no uso da água no auge da estação seca. Nessa época as espécies decíduas teriam um aumento na eficiência na carboxilação, o que poderia ser obtido pela produção de folhas novas com maior concentração de N. Os resultados experimentais desse trabalho mostraram que as espécies decíduas obtiveram maiores valores de A_{mass} (Assimilação de CO_2 máxima por massa), N e P foliares e maior eficiência no uso da água no fim da estação seca com a emissão de folhas novas e com menor custo de construção das folhas (maior área foliar específica - AFE). Maiores valores de AFE, N e A_{max} (taxa de assimilação fotossintética máxima) também foram encontrados para espécies decíduas por Eamus *et al.* (1999b), suportando a hipótese de que folhas de vida mais longa possuem maior custo de construção e que ocorre um maior investimento em N em folhas de vida mais curta, o que possibilita maiores valores de A_{max} num intervalo de *payback* menor.

Apesar da relevância dos pigmentos fotossintéticos para o funcionamento de folhas, ainda não há trabalhos que relacionem as variações sazonais em suas concentrações com as concentrações de nutrientes e estrutura foliar em espécies de cerrado com diferentes padrões fenológicos. Nesse sentido, o presente trabalho avalia a variação sazonal nas concentrações foliares de clorofilas, carotenóides, antocianinas, nitrogênio, fósforo e área foliar específica em espécies de cerrado crescendo em dois sítios com diferentes densidades de lenhosas.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi conduzido no Parque Nacional de Brasília- PNB, (15°35', 15°45' S e 48°05', 48°53' WGr, Brasília, Distrito Federal) que conta com um área total de 30.556 ha. O PNB está situado na região nuclear do Cerrado (Figura 2.1), caracterizada por forte sazonalidade de chuvas e altas temperaturas de ar, um o

clima Aw de acordo com a classificação de Köppen. A média anual de precipitação na região fica em torno de 1500 mm, variando de 750 a 2000 mm, praticamente concentrada nos meses de outubro a março (Adámoli *et al.*, 1987). O acúmulo mensal de chuvas na região do PNB nos anos de 2003 e 2004 é apresentado na Figura 2.2.

Duas comunidades de cerrado com diferentes densidades de cobertura de lenhosas, distantes 10 km uma da outra, foram selecionadas e classificadas como cerrado típico e cerrado ralo. O cerrado típico é uma formação savânica composta por árvores decíduas e sempre-verdes (cobertura entre 50 e 70%) dispersas sobre uma camada graminosa. O cerrado ralo apresenta arbustos e árvores menores (cobertura entre 5 a 20%) com uma camada de gramíneas e ervas mais destacada (Ribeiro & Walter, 1998). A Tabela 2.1 apresenta valores de índice de área foliar (IAF) e percentagem de cobertura de copas para os sítios em estudo de acordo com Miura *et al.* (2003).

Espécies estudadas

Foi realizado um inventário da vegetação nos dois sítios de estudo para comparar a composição das espécies lenhosas. O IVI (soma da abundância, dominância e frequência relativas) foi utilizado para selecionar as espécies mais representativas em cada sítio. As plantas lenhosas foram inventariadas utilizando-se o método Ponto-Quadrante (Cottam & Curtis, 1956). Quatro transectos de 250 m (espaçados de 50 m) foram estabelecidos em cada área no sentido Norte-Sul, cobrindo uma área total de 37.500 m². Nesses transectos foram marcados pontos a cada 10 m para amostrar as quatro plantas lenhosas mais próximas com diâmetro \geq 5 cm a 30 cm do solo, sendo uma em cada um dos quadrantes (NO, NE, SO, SE). Além da identificação das espécies foram também medidas a altura e a circunferência à altura do peito (CAP). Esses dados foram utilizados para o cálculo dos parâmetros do Índice de Valor de Importância (IVI) e a análise foi feita utilizando-se o programa FITOPAC (Shepherd, 1994). Na tabela 2.2 são apresentadas as espécies selecionadas de acordo com a hierarquia do IVI em cada sítio. A classificação em relação à fenologia foliar (Tabela 2.2) envolveu as

seguintes categorias: decíduas (mais de duas semanas sem folhas), brevidecíduas (até duas semanas sem folhas), sempre-verdes de crescimento sazonal e sempre-verdes de crescimento contínuo (pouca redução da copa, sem troca completa na estação de crescimento) (Oliveira, 2005).

A tabela 2.4 apresenta os parâmetros utilizados no cálculo do IVI para cada um dos sítios. A espécie *Mimosa clausenii* foi uma das espécies com alto valor de IVI na área de cerrado ralo (10.18), mas não foi utilizada neste estudo devido à pequena dimensão dos folíolos. A espécie *Miconia ligustroides* foi então incluída em função de sua alta densidade no cerrado ralo, apesar de não ter sido incluída no inventário devido ao diâmetro inferior a 5 cm.

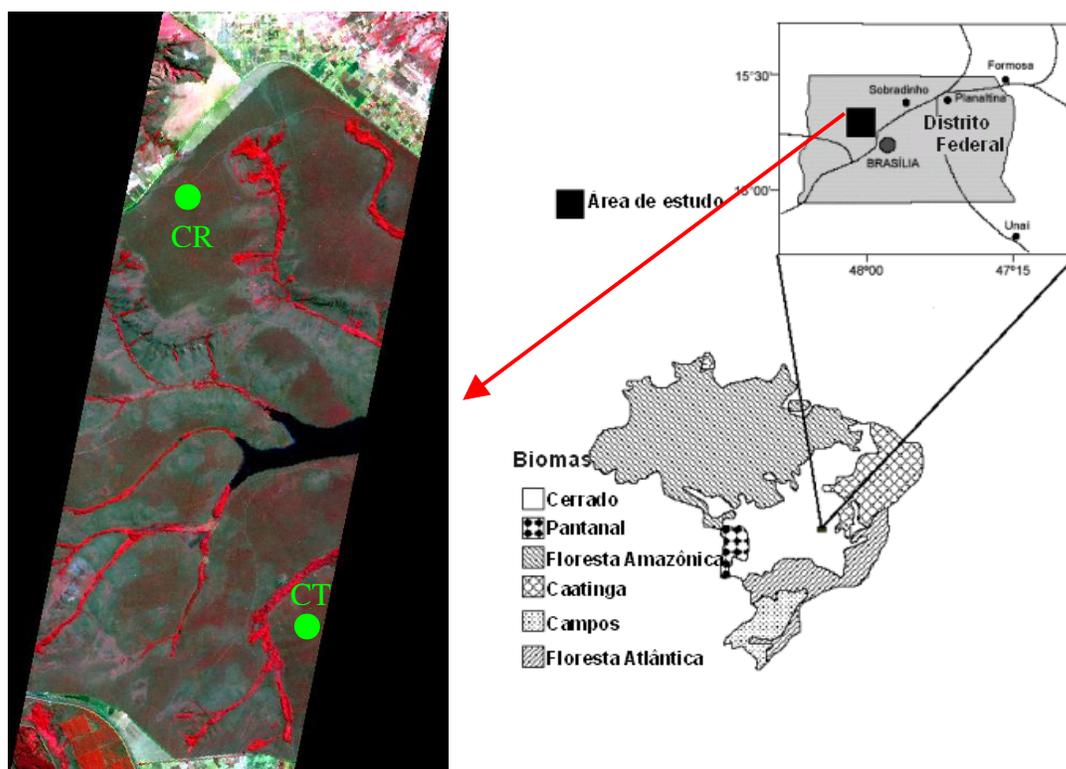


Figura 2.1 Localização dos sítios de cerrado típico (CT) e cerrado ralo (CR) no Parque Nacional de Brasília, Brasília-DF. Imagem do sensor EO-1 Hyperion, 20/07/2001 (850/650/550 nm, RGB). Fonte: Miura *et al.*, 2003.

Tabela 2.1 Valores de índice de área foliar (IAF) e porcentagem de cobertura de vegetação e solo nos sítios de cerrado típico e cerrado ralo do PNB, Brasília-DF em julho de 2002 (Fonte: Miura *et al.*, 2003).

	IAF	Cobertura de copas (%)	Cobertura fotossintética (%)	Cobertura não-fotossintética (%)	Solo (%)
Cerrado ralo	0,83 - total 0,44 - árvores 0,38 - gramíneas	10	34	63%	3
Cerrado típico	1,01 - total 0,23 - árvores 0,77 - gramíneas	13	30	69%	<1

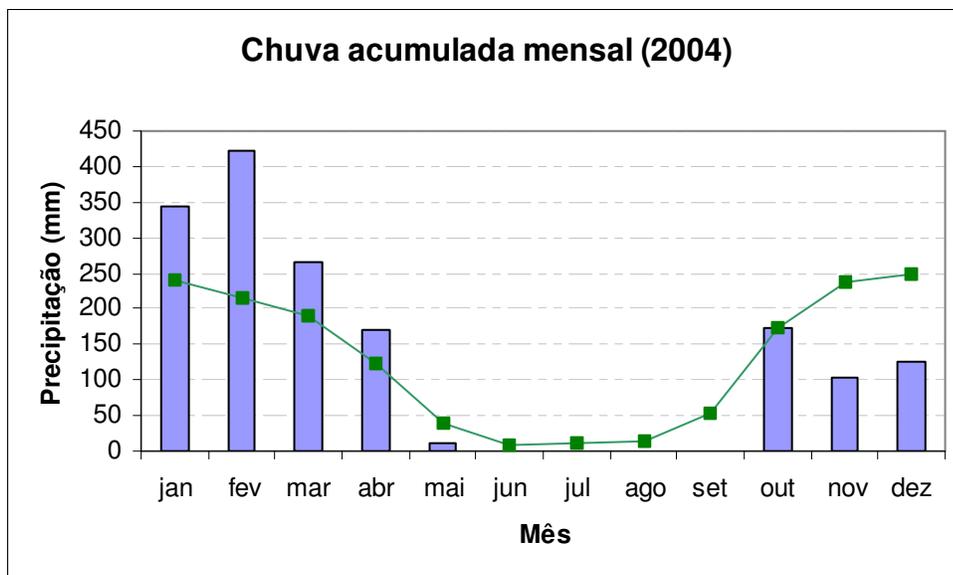
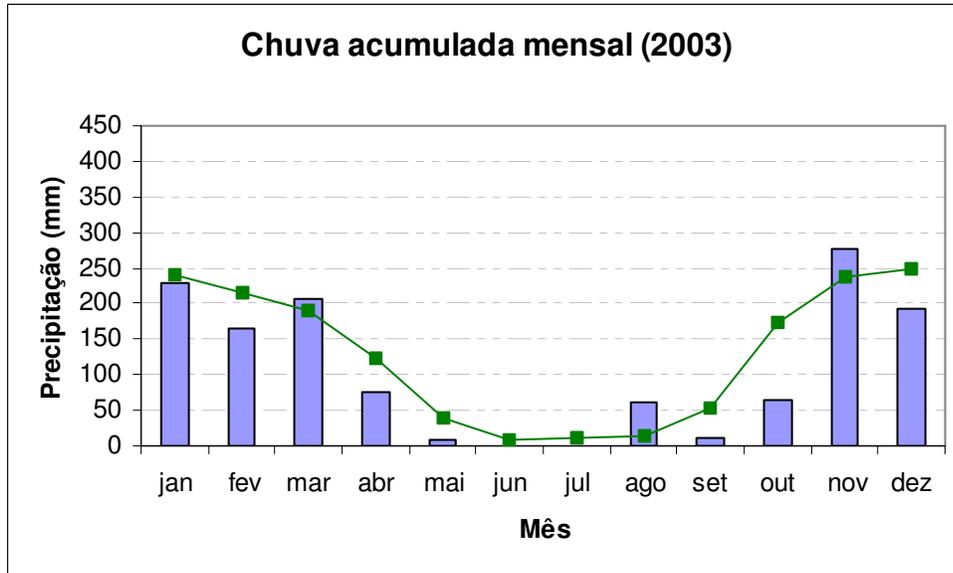


Figura 2.2 Acúmulo mensal de chuvas nos anos de 2003 e 2004 e normal climatológica relativa ao período de 1961 e 1990 em Brasília-DF (Fonte: INMET).

Tabela 2.2 Família, fenologia foliar e outras características para as espécies de maior valor de IVI levantadas no cerrado típico e no cerrado ralo do Parque Nacional de Brasília, Brasília-DF. Os valores de IVI estão entre parênteses e as espécies comuns às duas áreas estão em negrito.

Cerrado típico	Família	Fenologia	Outras características
1. <i>Eriotheca pubescens</i> (26,5)	Bombacaceae	Breve-decídua	
2. <i>Qualea grandiflora</i> (17,09)	Vochysiaceae	Breve-decídua	Acumuladora de AI
3. <i>Caryocar brasiliense</i> (16,94)	Caryocaraceae	Breve-decídua	
4. <i>Qualea parviflora</i> (16,73)	Vochysiaceae	Breve-decídua	Acumuladora de AI
5. <i>Vellozia squamata</i> (16,41)	Velloziaceae	Sempre verde	Planta de ressurreição ¹
6. <i>Byrsonima coccolobifolia</i> (14,09)	Malpighiaceae	Breve-decídua	
7. <i>Roupala montana</i> (13,72)	Proteaceae	Sempre verde (crescimento sazonal)	
8. <i>Sclerolobium paniculatum</i> (13,59)	Leguminosae	Sempre verde	Não fixadora de N
9. <i>Eremanthus goyazensis</i> (13,56)	Compositae	Sempre verde	
10. <i>Dalbergia miscolobium</i> (12,90)	Leguminosae	Breve-decídua	Fixadora de N
11. <i>Kielmeyera coriacea</i> (12,11)	Guttiferae	Decídua	
12. <i>Salacia crassifolia</i> (11,52)	Hippocrateaceae	Sempre verde	

Cerrado ralo	Família	Fenologia	Outras características
1. <i>Eremanthus glomerulatus</i> (44,21)	Compositae	Sempre verde	
2. <i>Vochysia thyrsoidea</i> (26,45)	Vochysiaceae	Sempre verde	Acumuladora de AI
3. <i>Ouratea hexasperma</i> (23,60)	Ochnaceae	Sempre verde (crescimento sazonal)	
4. <i>Byrsonima coccolobifolia</i> (22,67)	Malpighiaceae	Breve-decídua	
5. <i>Roupala montana</i> (22,52)	Proteaceae	Sempre verde (crescimento sazonal)	
6. <i>Qualea parviflora</i> (13,54)	Vochysiaceae	Breve-decídua	Acumuladora de AI
7. <i>Sclerolobium paniculatum</i> (13,05)	Leguminosae	Sempre verde	Não fixadora de N
8. <i>Acosmium dasycarpum</i> (10,24)	Leguminosae	Decídua	
9. <i>Mimosa clausenii</i> (10,18)	Leguminosae		
10. <i>Vellozia squamata</i> (10,03)	Velloziaceae	Sempre verde	Planta de ressurreição ¹
11. <i>Kielmeyera coriacea</i> (9,08)	Guttiferae	Decídua	
12. <i>Miconia ligustroides</i>	Melastomataceae	Sempre verde	Acumuladora de AI

¹Oliveira (2004)

Análises foliares

Foram amostrados os indivíduos com maiores valores de IVI de cada sítio (Tabela 2.2), utilizando-se como critério de seleção folhas expandidas localizadas no topo do dossel. Foram utilizadas 5-6 folhas de diferentes indivíduos de cada espécie. As amostragens foram feitas a uma distância de pelo menos 10 m da estrada. As coletas foram feitas entre 10:00 e 12:00 horas da manhã. As folhas foram armazenadas em embalagens tetrapak, protegidas da luz e mantidas em recipiente térmico com gelo até realização das análises em laboratório.

A análise de pigmentos foliares foi realizada em três períodos durante o ano de 2003: início do período seco (junho), auge da seca (setembro) e período chuvoso (novembro). As amostragens para teor de umidade, AFE e concentrações de N e P foram realizadas nos mesmos períodos no ano de 2004.

Análises de Pigmentos

A extração de clorofila *a*, clorofila *b* e carotenóides totais foi feita a partir de discos foliares de 0,55 cm de diâmetro, incubados em 1 ml de dimetilsulfóxido (DMSO) em banho-maria (65 °C). O tempo de incubação necessário para a extração dos pigmentos foi determinado para cada espécie em testes preliminares (Tabela 2.3) de acordo com as características da folha (cutícula e espessura da folha). Os extratos foram transferidos para cubetas e os valores de absorvância foram lidos contra uma solução DMSO (branco) utilizando um espectrofotômetro da marca Genesys 2 PC (Thermo Spectronic). Esse equipamento opera no intervalo de 200 e 1100 nm com ± 1 nm de acurácia, ± 0.5 nm de precisão e 3 nm de resolução espectral no modo “*scan*”. As concentrações de clorofila *a* e *b* foram calculadas de acordo com as equações de Arnon (1949): $cl_a (\mu\text{g}.\text{mL}^{-1}) = 12,7 A_{663} - 2,69 A_{645}$; $cl_b (\mu\text{g}.\text{mL}^{-1}) = 22,9 A_{645} - 4,68 A_{663}$; $Tcl=cl_a+cl_b$. A estimativa de carotenóides totais foi feita a partir da equação de Lichtenthaler & Wellburn (1983): $Tcar (\mu\text{g}.\text{mL}^{-1}) = (1000 A_{470} - 3,27 cl_a - 104 cl_b)/229$. As antocianinas foram extraídas a partir de outros discos de 0,55 cm de diâmetro, retirados da mesma folha, incubados em 1 ml de metanol-HCl (0,1 %HCl, v/v) a -16 °C e mantidos a 4

°C no escuro por for 24 horas. Os extratos foram transferidos para cubetas e a absorvância lida contra uma solução de metanol-HCl (branco). As concentrações de antocianina foram calculadas de acordo com as equações de Murray & Hackett (1991) com correção do efeito da clorofila (AA) por meio da subtração de 24% da absorvância do comprimento de onda máximo da clorofila (A_{653}): $AA (\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}) = A_{532} - 0,24 A_{653}$.

Teor de umidade e Área Foliar Específica

O teor de umidade das folhas foi determinado pela diferença entre o peso fresco e o peso seco das folhas: $[(\text{PF}-\text{PS})/\text{PF}]\times 100$. As folhas foram então secas em estufa a 70 °C até atingirem peso constante.

Para determinar os valores de área foliar específica (AFE) foi utilizada a massa seca e a área foliar de cada folha. A área foliar foi determinada a partir do programa AREA (Caldas *et al.*, 1992), cujo cálculo é feito a partir da imagem binária de uma folha. As imagens das folhas foram adquiridas a partir de um *scanner* de mesa.

Análises de N e P

As amostras de folhas secas foram trituradas, sendo uma sub-amostra foi destinada à análise de concentração de N e P. O nitrogênio foi determinado de acordo com o procedimento Kjeldal padrão com digestão em ácido sulfúrico. A determinação do fósforo foi feita a partir de espectrofotometria de plasma.

Tabela 2.3 Períodos de incubação de discos foliares com DMSO para extração de pigmentos de folhas por espécie em área de cerrado típico e cerrado ralo no Parque Nacional de Brasília, Brasília-DF.

Espécie	Tempo de incubação (horas)	Sítio de ocorrência
<i>Acosmium dasycarpum</i>	12	CT
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	2	CT e CR
<i>Caryocar brasiliense</i>	2	CT
<i>Dalbergia miscolobium</i>	2	CT
<i>Eremanthus glomerulatus</i>	3	CR
<i>Eremanthus goyazensis</i>	2	CT

<i>Eriotheca pubescens</i>	12	CT
<i>Kielmeyera coriacea</i>	3	CT e CR
<i>Miconia ligustroides</i>	2	CR
<i>Ouratea hexasperma</i>	6	CR
<i>Qualea grandiflora</i>	2	CT
<i>Qualea parviflora</i>	2	CT e CR
<i>Roupala Montana</i>	2	CT e CR
<i>Salacia crassifolia</i>	3	CT
<i>Sclerolobium paniculatum</i>	12	CT e CR
<i>Vellozia squamata</i>	12	CT e CR
<i>Vochysia thyrsoidea</i>	5	CR

Análises Estatísticas

Algumas espécies estudadas apresentaram folhas novas, folhas senescentes, ausência de folhas ou variações na coloração ao longo do ano. Para efeito das análises foram feitas as seguintes considerações: 1. *Qualea parviflora* – espécie que perde todas as folhas no fim do período seco/início do período chuvoso (setembro-outubro). No entanto, na época da amostragem (setembro 2003) as árvores ainda apresentavam folhas senescentes, que foram utilizadas nas análises de pigmentos; 2. *Byrsonima coccolobifolia* – espécie que apresenta folhas com coloração bastante variável (verde, amarelo e vermelho na mesma folha). Nas análises estatísticas foram utilizadas apenas as folhas verdes em junho e uma proporção de 6 folhas verdes para 1 folha totalmente vermelha em setembro; 3. *Roupala montana* e *Ouratea hexasperma* - espécies que apresentam folhas novas (expandidas) e velhas em novembro. Nas análises estatísticas foi utilizada uma proporção de 2 folhas velhas para 4 folhas novas, em novembro; 4. *Vochysia thyrsoidea* e *Sclerolobium paniculatum* – espécies que apresentam folhas novas (expandidas) em novembro. Nas análises estatísticas foram utilizadas apenas as folhas velhas, que representavam aproximadamente 90% das folhas nessa época; 5. As espécies *Dalbergia miscolobium*, *Qualea parviflora*, *Qualea grandiflora*, *Eremanthus goyazensis*, *Acosmium dasycarpum* e *Caryocar brasiliense* não apresentavam folhas na amostragem de setembro de 2004, quando foram estimadas as concentrações de nutrientes, teor de umidade foliar e AFE.

Os dados de clorofila b, razão clorofilas a:b, carotenóides totais, antocianinas, umidade das folhas, AFE, nitrogênio, fósforo e razão N:P não apresentaram distribuição normal (teste Kolmogorov-Smirnov) e foram transformados para uma base logarítmica natural. Os gráficos apresentam as médias de valores não transformados.

As médias de concentração dos pigmentos entre sítios em cada um dos períodos amostrados foram comparadas pelo teste-t, para as espécies comuns aos dois sítios. As variações sazonais foram testadas através de análise de variância (ANOVA) de medidas repetidas utilizando o pacote estatístico do SPSS (v.10.0).

RESULTADOS

Espécies estudadas

A tabela 2.4 apresenta as espécies ordenadas de acordo com os valores do IVI e os parâmetros utilizados no seu cálculo para cada um dos sítios.

Tabela 2.4 Valores de abundância relativa, dominância relativa, freqüência relativa e IVI para as espécies levantadas no cerrado típico e no cerrado ralo do Parque Nacional de Brasília, Brasília-DF. As espécies comuns às duas áreas estão em negrito.

Cerrado típico	Abundância relativa	Dominância relativa	Freqüência relativa	IVI
1. <i>Eriotheca pubescens</i>	6,8	13,4	6,3	26,5
2. <i>Qualea grandiflora</i>	4,0	8,7	4,4	17,1
3. <i>Caryocar brasiliense</i>	4,0	9,1	3,8	16,9
4. <i>Qualea parviflora</i>	4,5	7,3	4,9	16,7
5. <i>Vellozia squamata</i>	3,0	10,7	2,7	16,4
6. <i>Byrsonima coccolobifolia</i>	5,5	3,1	5,5	14,1
7. <i>Roupala Montana</i>	6,2	2,3	5,2	13,7
8. <i>Sclerolobium paniculatum</i>	3,7	6,0	3,8	13,5
9. <i>Eremanthus goyazensis</i>	5,5	2,9	5,2	13,6
10. <i>Dalbergia miscolobium</i>	4,5	3,8	4,6	12,9
11. <i>Kielmeyera coriacea</i>	5,0	2,2	4,9	12,1
12. <i>Salacia crassifolia</i>	4,2	2,6	4,6	11,4

Cerrado ralo	Abundância relativa	Dominância relativa	Freqüência relativa	IVI
--------------	---------------------	---------------------	---------------------	-----

1. <i>Eremanthus glomerulatus</i>	18,2	10,8	15,2	44,2
2. <i>Vochysia thyrsoidea</i>	5,7	14,7	6,0	26,4
3. <i>Ouratea hexasperma</i>	4,2	14,5	4,9	23,6
4. <i>Byrsonima coccolobifolia</i>	7,5	7,4	7,7	22,6
5. <i>Roupala montana</i>	10,0	4,5	8,0	22,5
6. <i>Qualea parviflora</i>	3,5	7,1	2,9	13,5
7. <i>Sclerolobium paniculatum</i>	3,7	5,0	4,3	13,0
8. <i>Acosmium dasycarpum</i>	4,2	1,1	4,9	10,2
9. <i>Mimosa clausenii</i> *	4,0	1,9	4,3	10,2
10. <i>Vellozia squamata</i>	2,0	6,0	2,0	10,0
11. <i>Kielmeyera coriacea</i>	3,0	2,6	3,4	9,0

*A espécie *Mimosa clausenii* não foi utilizada devido às diminutas dimensões das folhas.

IVI = abundância relativa + dominância relativa + freqüência relativa.
 Abundância relativa = (número de árvores por espécie por ha/número total de árvores por ha)x100, dominância relativa=(área basal de cada espécie por ha/área basal total)x100 e freqüência relativa=(freqüência absoluta/% de parcelas em que ocorre uma espécie)x100.

Comparações em nível de espécies

Em geral, espécies sempre-verdes (*Vellozia squamata* e *Sclerolobium paniculatum*) apresentaram maiores concentrações de clorofila *a*. Os valores médios de concentração de clorofila *a* variaram em junho de 27,2 $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*Eremanthus goyazensis*) a 64,9 $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*V. squamata*, cerrado típico), em setembro de 4,3 $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*Qualea parviflora*) a 56,0 $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*S. paniculatum*) e em novembro de 20,9 $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*Roupala montana*) a 62,3 $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*V. squamata*) (Anexo Tabelas I, III e V). As espécies *Kielmeyera coriacea* e *Dalbergia miscolobium* não apresentaram folhas em setembro de 2003. *Q. parviflora* e *Byrsonima coccolobifolia* apresentavam folhas senescentes nesse período que foram incluídas nas análises de pigmentos.

Tendência similar foi observada em relação à concentração de clorofila total (clorofila *a+b*), destacando-se também a espécie sempre-verde *Eriotheca pubescens* entre as maiores concentrações. Os valores médios de clorofila total variaram de 34,8 $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*E. goyazensis*) a 82,7 $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*E. pubescens*) em junho, de 17,6 $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*Qualea grandiflora*) a 84,6 $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*S. paniculatum*) em setembro e de 28,4 $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*R. montana*) a 75,9 $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*V. squamata*) em novembro.

A espécie *V. squamata* foi a que apresentou os maiores valores para a razão entre clorofila *a* e clorofila *b*. Os baixos valores dessa razão para a espécie *S. paniculatum* em junho e setembro são reflexo da variabilidade entre as amostras, pois metade das amostras apresentou valores mais baixos de clorofila *a* e, conseqüentemente, para a razão clorofila *a/b*. Os valores para a razão entre clorofila *a* e clorofila *b* variaram de 2,6 (*S. paniculatum*) a 4,8 (*V. squamata*) em junho, de 2,0 (*S. paniculatum*) a 4,0 (*Miconia ligustroides*) em setembro e de 2,6 (*R. montana*) a 4,6 (*V. squamata*) em novembro.

Os maiores valores de concentração de carotenóides para espécies decíduas e breve-decíduas (*Caryocar brasiliense* e *Acosmium dasycarpum*) no período seco e para a espécie sempre-verde *V. thyrsoidea* no período chuvoso. O maior valor médio de concentração de carotenóides para a espécie *C. brasiliense* em junho deveu-se à alta variabilidade entre as amostras (3 amostras com valores

em torno de 8 e 3 amostras com valores em torno de 25). Os valores médios de concentração de carotenóides variaram de $6,2 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*V. squamata*) a $17,6 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*C. brasiliense*) em junho, de $4,0 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*C. brasiliense*) a $14,8 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*A. dasycarpum*) em setembro e de $2,6 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*R. montana*) a $11,7 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*V. thyrsoidea*) em novembro.

A espécie sempre-verde *S. paniculatum* apresentou os maiores valores de concentração de antocianina no período seco, enquanto a espécie *E. goyazensis* destacou-se entre os maiores valores no período chuvoso. Os valores médios de concentração de antocianina variaram de $4,6 \cdot 10^{-2} \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*Q. parviflora*) a $69,3 \cdot 10^{-2} \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*S. paniculatum*) em junho, de $0,9 \cdot 10^{-2} \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*V. squamata*) a $115,6 \cdot 10^{-2} \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*S. paniculatum*) em setembro e de $3,6 \cdot 10^{-2} \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*Q. parviflora*) a $97,8 \cdot 10^{-2} \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*E. goyazensis*) em novembro.

No período seco, os maiores valores em relação ao teor de umidade foram os relativos à espécie *V. squamata*, enquanto no período chuvoso, destacou-se a espécie *Kielmeyera. coriacea*. O teor de umidade variou de 43.6% (*R. montana* e *S. paniculatum*) a 63.9% (*V. squamata*) em junho, de 44.0% (*R. montana*) a 65.4% (*V. squamata*) em setembro e de 44.8% (*S. paniculatum*) a 68.2% (*K. coriacea*) em novembro. Os menores valores de AFE foram os relativos à espécie *Miconia ligustroides* e os maiores, à espécie *V. thyrsoidea*. Os valores de AFE variaram de $33,0 \text{ cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ (*V. thyrsoidea*) a $88,3 \text{ cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ (*M. ligustroides*) em junho, de $36,4 \text{ cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ (*V. thyrsoidea*) a $67,8 \text{ cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ (*Ouratea hexasperma*) em setembro e de $43,6 \text{ cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ (*V. squamata*) a $101,5 \text{ cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ (*M. ligustroides*) em novembro (Anexo Tabelas II, IV e VI).

Os maiores valores de concentração de N foliar foram os relativos às espécies leguminosas (*D. miscolobium*, *S. paniculatum* e *A. dasycarpum*). Os valores médios de concentração de N foliar variaram de $14,0 \text{ mg}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*Q. parviflora*) a $46,0 \text{ mg}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*D. miscolobium*) em junho, de $16,0 \text{ mg}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*E. glomerulatus*) a $33,9 \text{ mg}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*S. paniculatum*) em setembro e de $19,0 \text{ mg}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*Q. parviflora*) a $36,8 \text{ mg}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*A. dasycarpum*) em novembro. Os maiores valores de concentração de P foliar foram os relativos à espécie *V. squamata*. Os valores médios de concentração de P foliar variaram de $0,6 \text{ mg}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*R. montana* e *M.*

ligustroides) a 1,9 mg.cm⁻² (*V. squamata*) em junho, de 0,4 mg.cm⁻² (*Eremanthus glomerulatus*) a 1,4 mg.cm⁻² (*V. squamata*) em setembro e de 0,5 mg.cm⁻² (*M. ligustroides*) a 2,5 mg.cm⁻² (*V. squamata*) em novembro. Os maiores valores para a razão N:P foram os relativos às espécies *V. squamata* e *D. miscolobium*. Os valores médios de concentração da razão N:P variaram de 14,2 (*K. coriacea* e *V. squamata*) a 37,9 (*D. miscolobium*) em junho, de 20,4 (*V. squamata*) a 72,5 (*S. paniculatum*) em setembro e de 17,9 (*V. squamata*) a 41,0 (*D. miscolobium*) em novembro.

Comparações em nível de comunidade: espécies comuns

Considerando-se as espécies comuns entre os dois sítios (*Vellozia squamata*, *Sclerolobium paniculatum*, *Qualea parviflora*, *Kielmeyera coriacea*, *Byrsonima coccolobifolia* e *Roupala montana*), a média da concentração de clorofila total (**Tcl**) foi significativamente maior no sítio de cerrado típico em relação ao cerrado ralo em junho (teste-t; $P \leq 0,05$) enquanto nos demais períodos (setembro e novembro) não houve diferenças significativas entre os sítios (Figura 2.3). Nos dois sítios houve uma redução significativa (ANOVA; $P \leq 0,05$) da concentração de clorofila total entre junho e setembro com posterior aumento em novembro. As interações foram significativas entre sítio e período bem como entre os três fatores (sítio, fenologia e períodos, Tabela 2.5).

As comparações para as concentrações de clorofila *a* (**cla**), pigmento predominante da clorofila total) e clorofila *b* (**clb**) apresentaram os mesmos resultados acima relatados para clorofila total em relação às variações entre sítios e períodos amostrados (Figura 2.3). Entretanto, para clorofila *a* as interações somente foram significativas ao considerar-se os três fatores enquanto para clorofila *b* as interações ocorreram entre sítio e época do ano e entre fenologia e época do ano (Tabela 2.5).

Já a média da razão entre clorofila *a* e clorofila *b* (**razão a:b**) foi significativamente maior (teste-t, $P \leq 0,05$) no cerrado ralo em relação ao cerrado típico no início da seca (junho). Como para a concentração de clorofilas, também não houve diferenças significativas entre sítios nos outros períodos (Figura 2.3).

Ao comparar-se os sítios, separadamente, por períodos, observou-se uma redução significativa da razão a:b entre junho e setembro no cerrado ralo (ANOVA, $P \leq 0,05$), mas não houve variações sazonais no cerrado típico. As interações entre o sítio e o mês foram significativas.

A concentração média de carotenóides totais (**Tcar**) não diferiu entre os sítios nos três períodos amostrados e entre sempre-verdes e decíduas (Figura 2.3, Tabela 2.5). No entanto, entre os períodos as médias tanto no cerrado ralo como no cerrado típico foram significativamente maiores em junho que em setembro e novembro (ANOVA, $P \leq 0,05$). Somente a interação entre os três fatores foi significativa.

A razão entre clorofila total e carotenóides totais (**Tcl:Tcar**) foi significativamente menor no cerrado ralo em relação ao cerrado típico no início da seca (junho) (teste-t, $P \leq 0,05$) mas não houve diferenças entre os sítios nos demais períodos amostrados. Também não foram observadas diferenças significativas entre períodos, as médias (ANOVA, $P \leq 0,05$) (Tabela 2.5).

A concentração média de antocianinas (**ant**) não diferiu entre os sítios nos três períodos amostrados (Figura 2.3). No entanto, comparando-se os períodos no mesmo sítio, apenas a média no cerrado ralo foi significativamente maior em setembro (ANOVA, $P \leq 0,05$) (Figura 2.3 e Tabela 2.5). Os valores medidos em junho são intermediários entre as outras duas épocas do ano (ANOVA, $P < 0,05$). As interações foram significativas entre fenologia e épocas do ano e entre os três fatores.

O **teor de umidade** foi significativamente maior em novembro em comparação a junho (Figura 2.4 e Tabela 2.6) e para as espécies decíduas em relação às sempre-verdes (Figura 2.5), não havendo diferenças entre os sítios. As interações foram significativas entre fenologia e épocas do ano. Já em relação a **AFE**, observou-se valores significativos mais altos no cerrado típico em relação ao cerrado ralo no mês de junho (Figura 2.4). Considerando um mesmo sítio, não houve diferenças entre as épocas do ano (Figura 2.4, Tabela 2.6). Como para o teor de umidade, a AFE também foi maior nas decíduas em relação às sempre-verdes (Figura 2.5). Dentro do grupo das decíduas, observou-se menor valor de

AFE no cerrado ralo em comparação com o cerrado típico (Figura 2.5). As interações foram significativas para sítio e época do ano e fenologia e época do ano (Tabela 2.5).

A concentração foliar de nitrogênio [**N**] não diferiu entre os sítios, mas tanto no cerrado ralo como no cerrado típico foi significativamente (teste-t, $P \leq 0,05$) maior em novembro que em junho (Figura 2.4, Tabela 2.6) e em espécies sempre-verdes em relação às decíduas nos dois sítios (Figura 2.5). A concentração foliar de fósforo [**P**] não diferiu entre sítios e épocas do ano amostradas, mas tanto no cerrado ralo como no cerrado típico foi significativamente maior (teste-t, $P \leq 0,05$) em novembro que em junho (Figura 2.4) e em espécies sempre-verdes em relação às decíduas nos dois sítios (Figura 2.5). A [P] não diferiu entre sítios e épocas amostradas, mas diferiu significativamente entre os grupos fenológicos, com concentrações mais altas nas espécies sempre-verdes. As médias da entre N e P foliares (**razão N:P**), entretanto, diferiram somente entre as épocas amostradas, sendo os valores obtidos em novembro maiores que os obtidos em junho. As interações foram significativas entre os três fatores apenas em relação ao fósforo e razão N:P (Tabela 2.7).

DISCUSSÃO

As clorofilas, carotenóides e antocianinas participam da absorção da luz pelas plantas e estão inteiramente relacionados à função fisiológica das folhas, podendo apresentar variações sazonais em suas concentrações. No presente estudo, os maiores valores de concentração de Tchl, chl a e chl b foram encontrados no cerrado típico quando comparado ao cerrado ralo no início da seca (junho), mas em setembro e novembro as diferenças entre os sítios não foram significativas. Isto indica que as variações na concentração de clorofilas estão sendo mais influenciadas pela estrutura da vegetação (IAF e % de cobertura) no início da seca (período de início de senescência para as espécies decíduas), mas não no período de formação e expansão de novas folhas (setembro e novembro). Entretanto, dentro de cada sítio (cerrado ralo ou cerrado típico) houve redução na concentração das clorofilas entre junho e setembro, ou seja, do início para o fim

da estação seca. A concentração de clorofilas volta a aumentar no período chuvoso (novembro).

Em geral, as clorofilas ocorrem em razão aproximada de 3:1 (*cl_a/cl_b*). As condições de crescimento e os fatores ambientais podem afetar essa razão. Plantas de sol ou expostas a condições de alta luminosidade (cloroplastos de alta luminosidade) apresentam razões de 3,2 a 4, enquanto plantas de sombra (cloroplastos de baixa luminosidade) apresentam razões de 2,5 a 2,9 (Lichtenthaler 1987). Os valores para a razão a:b obtidos nos dois sítios, entre 3 e 4 no presente estudo, indicam ambientes com alta luminosidade. Entretanto é possível observar que no início da seca a razão é menor na área com maior IAF (cerrado típico) em relação ao cerrado ralo. Plantas em ambientes com menor incidência de radiação apresentam maior concentração de *cl_b* e/ou menor razão a:b, pois, em situações de baixa densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ou baixas intensidades luminosas, o aumento de *cl_b* garante uma maior eficiência na absorção de energia (Lüttge, 1997).

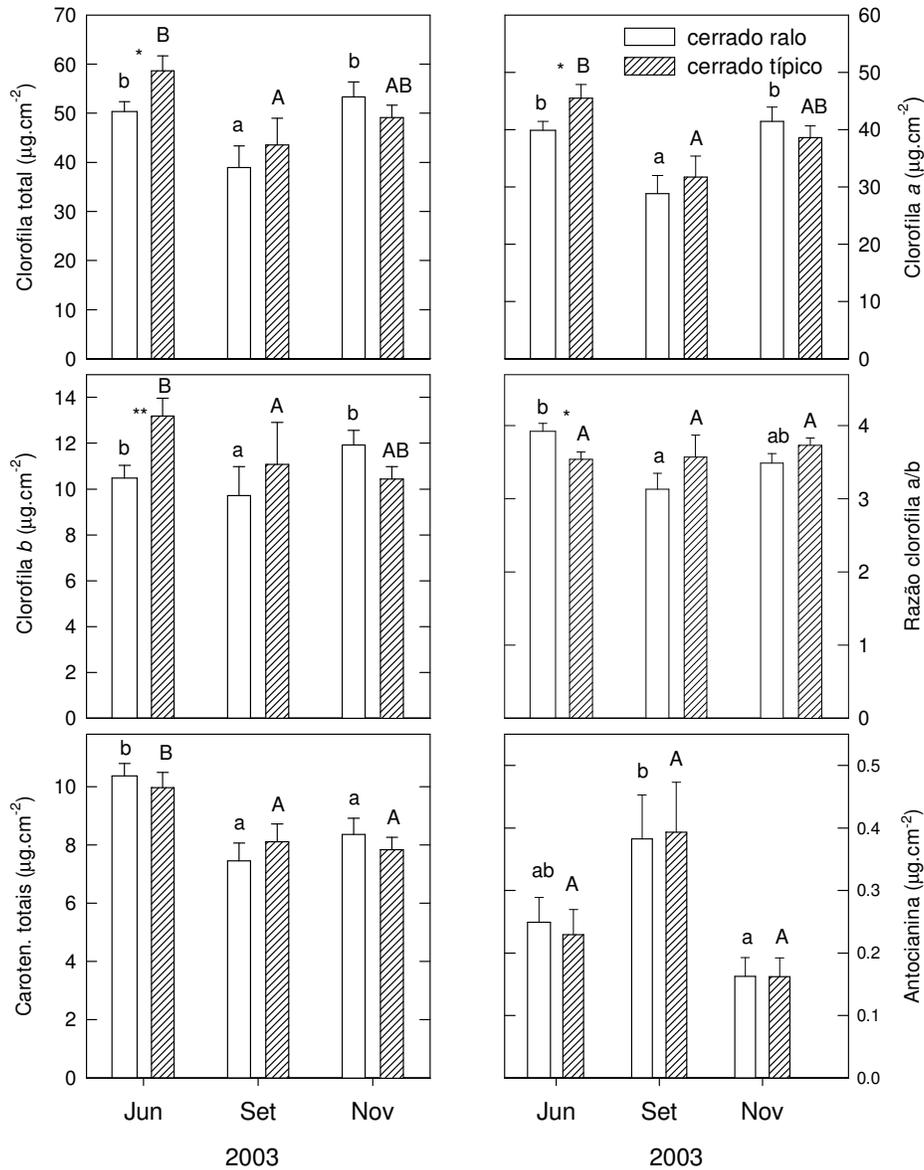


Figura 2.3 Concentrações médias (e erro padrão) de pigmentos em folhas de espécies de lenhosas coletadas em áreas de cerrado típico e em cerrado ralo nos períodos de junho, setembro e dezembro de 2003 no Parque Nacional de Brasília, Brasília, DF.

Os símbolos * e ** indicam diferenças significativas ($P \leq 0,05$ e $P \leq 0,01$, respectivamente) entre os sítios em uma mesma época do ano (mês).

As letras diferentes indicam diferenças significativas ($P \leq 0,05$) entre os períodos em um mesmo sítio sendo cerrado ralo (minúsculas) e cerrado típico (maiúsculas).

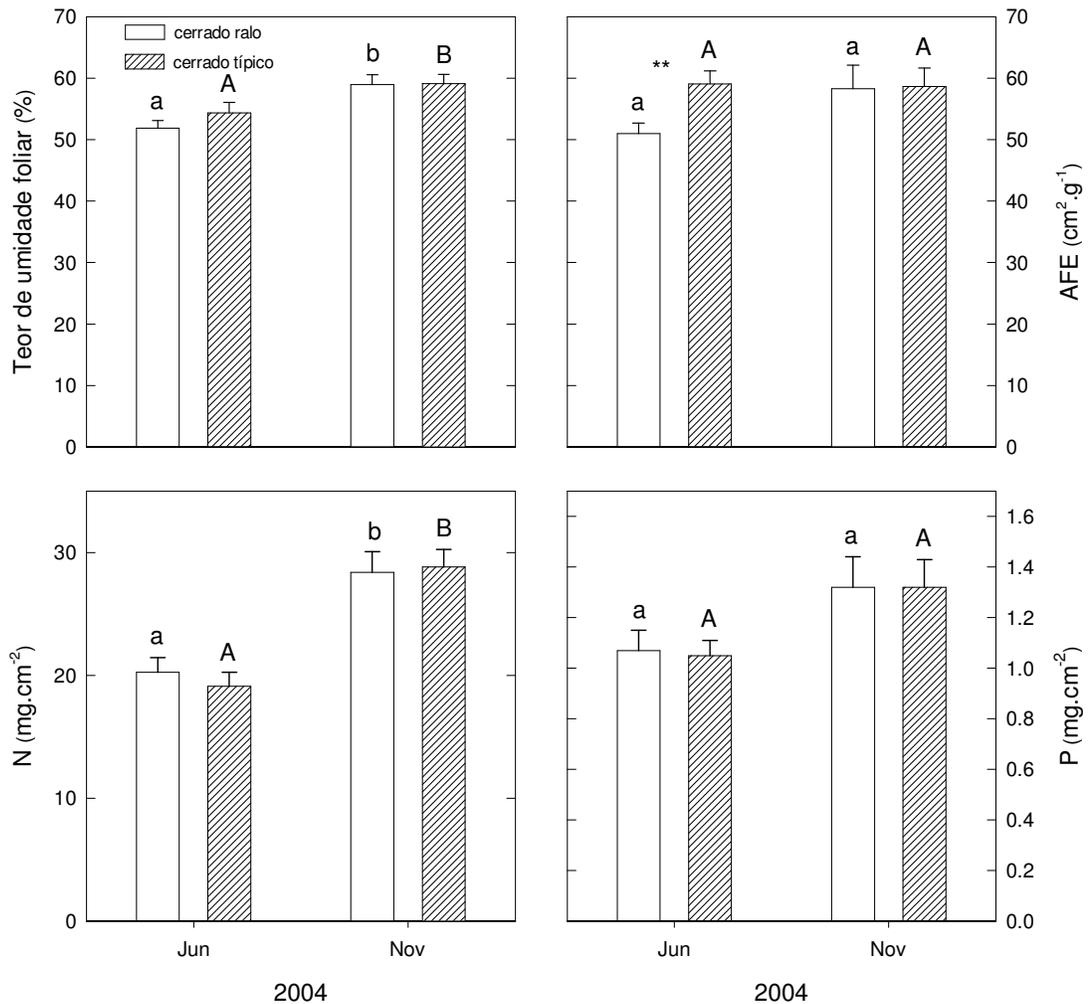


Figura 2.4 Teor de umidade, AFE e concentrações médias (e erro padrão) de N e P em folhas de espécies de lenhosas coletadas em áreas de cerrado típico

e em cerrado ralo nos períodos de junho e novembro de 2004 no Parque Nacional de Brasília, Brasília, DF.

O símbolo ** indica diferenças significativas ($P \leq 0,01$) entre os sítios em uma mesma época do ano (mês).

As letras diferentes indicam diferenças significativas ($P \leq 0,05$) entre os períodos em um mesmo sítio sendo cerrado ralo (minúsculas) e cerrado típico (maiúsculas).

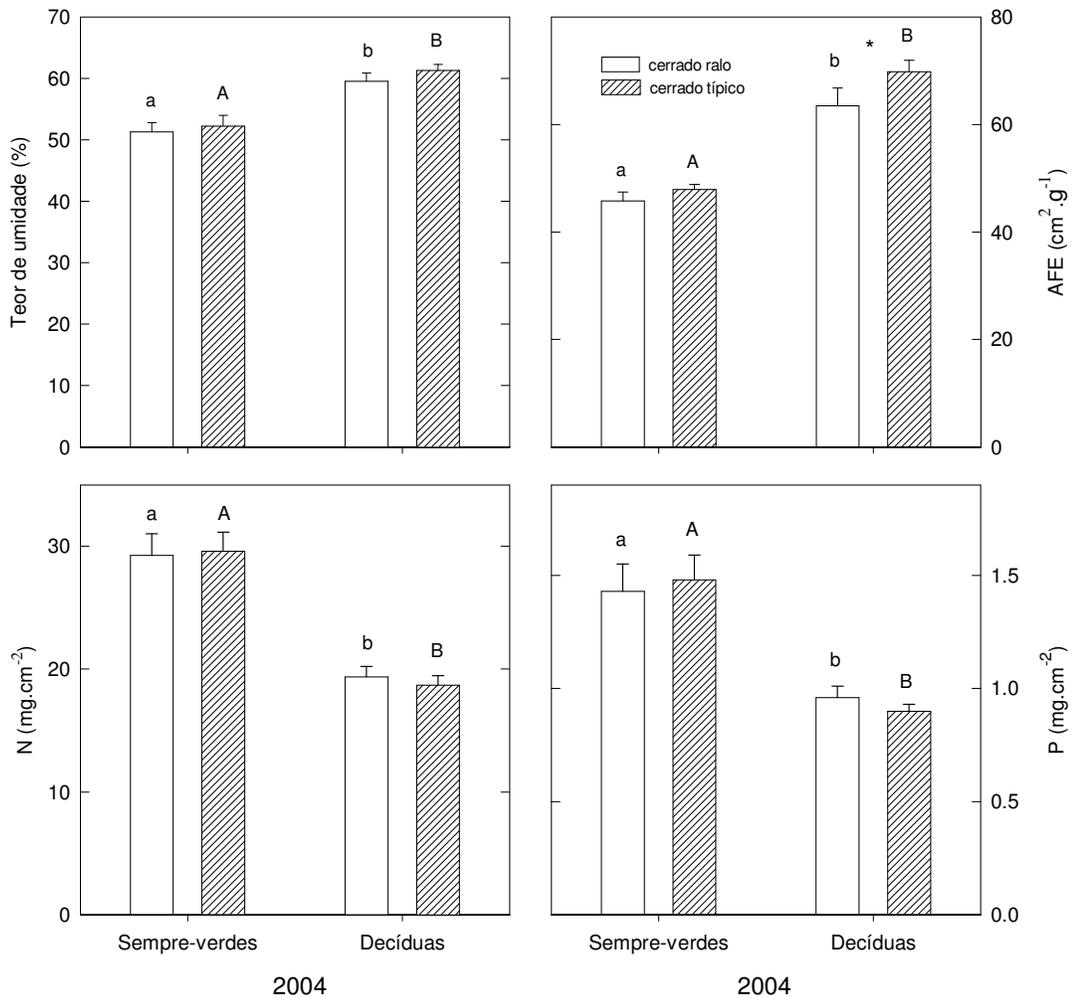


Figura 2.5 Teor de umidade, AFE e concentrações médias (e erro padrão) de N e P em folhas de espécies sempre-verdes e decíduas coletadas em áreas de cerrado típico e em cerrado ralo nos períodos de junho e novembro de 2004 no Parque Nacional de Brasília, Brasília, DF.

O símbolo * indica diferenças significativas ($P \leq 0,05$) entre os sítios para o mesmo grupo fenológico.

As letras diferentes indicam diferenças significativas ($P \leq 0,05$) entre grupos fenológicos em um mesmo sítio sendo cerrado ralo (minúsculas) e cerrado típico (maiúsculas).

Tabela 2.5 Probabilidades de efeitos principais de sítio, fenologia e época do ano (mês), e suas interações, para todos os parâmetros foliares estudados (resultado ANOVA).

	cla	clb	Tcl	razão a:b	Tcl:Tcar	Tcar	ant	[N]	[P]	N:P	AFE	Teor umid
Sítio	0,037	0,935	0,016	0,339	0,952	0,507	0,017	0,856	0,348	0,344	0,036	0,073
Fenologia	0,156	0,074	0,140	0,585	0,000	0,526	0,125	0,000	0,002	0,414	0,000	0,003
Época do ano	0,000	0,002	0,000	0,004	0,018	0,000	0,002	0,000	0,055	0,001	0,079	0,000
Sítio x fenologia	0,318	0,328	0,502	0,160	0,182	0,690	0,932	0,480	0,131	0,547	0,406	0,345
Sítio x época do ano	0,110	0,003	0,043	0,001	0,027	0,477	0,730	0,173	0,716	0,212	0,007	0,325
Fenologia x época do ano	0,105	0,042	0,062	0,410	0,014	0,138	0,019	0,304	0,389	0,409	0,001	0,049
Sítio x fenologia x época do ano	0,009	0,926	0,006	0,089	0,158	0,049	0,000	0,691	0,033	0,006	0,836	0,092

cla= clorofila a, clb=clorofila b, Tcl=clorofila total, razão a:b=razão cla/clb, Tcl:Tcar=razão Tcl/Tcar, ant=antocianina, [N]=conc. N foliar, [P]=conc. P foliar, N:P= razão N/P, AFE= área foliar específica e Teor umid= teor de umidade

Tabela 2.6. Probabilidades (teste-t, $P \leq 0,05$) para diferenças de concentrações de N e P, razão N:P, conteúdo de água na folha (umidade) e AFE entre os grupos funcionais de espécies sempre-verdes e decíduas dentro de cada sítio nos meses de junho e novembro de 2004.

Parâmetro	Sítio	Junho	Novembro
[N]	Cerrado ralo	0,002	0,000
	Cerrado típico	0,000	0,000
[P]	Cerrado ralo	0,002	0,107
	Cerrado típico	0,045	0,000
razão N:P	Cerrado ralo	0,001	0,000
	Cerrado típico	0,000	0,000
Teor umid	Cerrado ralo	0,140	0,000
	Cerrado típico	0,039	0,000
AFE	Cerrado ralo	0,400	0,139
	Cerrado típico	0,045	0,152

[N]=conc. N foliar, [P]=conc. P foliar, N:P= razão N/P, AFE= área foliar específica e Teor umid= teor de umidade

Apesar dos valores máximos de concentração de clorofilas terem sido observados para espécies sempre-verdes nos três períodos amostrados, não foram observadas diferenças nas concentrações médias de pigmentos entre o grupo das espécies decíduas e o das sempre-verdes. Resultados semelhantes foram encontrados por Gamon *et al.* (1997) ao comparar três grupos funcionais: anuais, perenes decíduas e perenes sempre-verdes. Os níveis de clorofilas e carotenóides foram maiores nas sempre-verdes em relação aos outros dois grupos, mas as diferenças não foram significativas. Whittaker & Likens (1975), ao comparar os diferentes biomas da Terra, indicam maiores concentrações de clorofila naqueles biomas dominados por sempre-verdes em relação aos predominantemente decíduos (*apud* Larcher, 2003).

A quantificação da proporção dos pigmentos pode trazer informações a respeito do estado fisiológico das folhas (Sims & Gamon 2002). As clorofilas tendem a declinar mais rapidamente que os carotenóides quando as plantas estão sob condições de stress ou durante a fase de senescência da folha. Os carotenóides estão envolvidos em mecanismos de dissipação do excesso de energia no sistema fotossintético (Demming-Adams & Adams, 1996), através do ciclo da xantofila. Nesse ciclo, o pigmento carotenóide violaxantina é convertido inicialmente em anteraxantina e depois em zeaxantina (pigmento foto-protetor)

(Yamamoto, 1989), sendo que a zeaxantina é responsável pelo rebaixamento do nível energético (Frank *et al.*, 1994). A concentração de carotenóides totais não apresentou diferenças significativas entre o cerrado ralo e o cerrado típico em nenhum dos períodos analisados. No entanto, observou-se uma redução significativa das médias em ambos sítios entre o início da seca (junho) e o final da seca (setembro) e entre a estação chuvosa (novembro), ou seja, maiores valores no início da senescência das folhas. A redução na concentração de carotenóides em setembro e novembro pode estar relacionada à inclusão de folhas novas que geralmente possuem menores concentrações desses pigmentos (Anexo Tabela V).

É interessante observar que, apesar das variações das concentrações de clorofilas e carotenóides, a razão Tchl:Tcar não diferiu ao longo dos períodos estudados e entre os sítios, indicando a importância da estequiometria entre os pigmentos para o funcionamento das plantas. Nota-se, entretanto, que a variabilidade na razão Tchl:Tcar é maior no final da estação seca (setembro).

Já a concentração média de antocianina não diferiu entre sítios, mas entre períodos, com maiores valores no fim da seca (setembro). Novamente, a inclusão de folhas novas, em especial de *Byrsonima coccolobifolia*, poderia explicar o resultado. A concentração de antocianinas tende a ser alta em folhas jovens, que também apresentam baixas taxas fotossintéticas, mas também em folhas de plantas onde o crescimento tenha sido limitado por baixa temperatura ou outro tipo de estresse e, ou em folhas senescentes de algumas espécies (Gitelson *et al.*, 2001). As antocianinas também podem proteger as folhas do excesso de luz, ou da radiação UV, embora tenha sido constatado que as antocianinas são mais comuns no mesófilo e na epiderme inferior, do que na epiderme superior, onde elas seriam mais efetivas como anteparos à luz (Sims & Gamon, 2002). Ainda, as antocianinas parecem participar da proteção contra predação, devido ao paladar desagradável. Desta forma, o investimento realizado na colocação de novas folhas seria preservado.

A área foliar específica (AFE, razão entre a área da superfície foliar e o seu peso seco) é freqüentemente citada como característica chave ligada ao

funcionamento das plantas (Reich *et al.* 1992; Van der Werf *et al.* 1998; Wilson *et al.* 1999; Garnier *et al.* 2001). Baixos valores de AFE parecem ser vantajosos em condições de escassez de recursos ou fatores limitantes (Dijkstra & Lambers 1989; Huante *et al.* 1995; Poorter & Garnier 1999). Isso maximiza a eficiência de uso dos limitados nutrientes disponíveis, aumentando a chance da planta maximizar seu crescimento potencial. Essas medidas também vêm sendo relacionadas à concentração de amido e compostos secundários, como defesas contra herbivoria (Huant *et al.* 1995; Shipley, 1995).

No início da seca (junho) os valores de AFE do cerrado ralo foram significativamente mais baixos em comparação com o cerrado típico. Os menores valores de AFE refletem um maior investimento em compostos não fotossintéticos, o que justifica a menor concentração média de clorofilas do cerrado ralo em junho. Os resultados estão também em concordância com a maior razão clorofila a:b encontrada no cerrado ralo.

No entanto, quando a comparação foi feita em relação à fenologia, observou-se que as espécies decíduas apresentaram maiores médias de teor de umidade e AFE em relação às sempre-verdes nos dois sítios. Dentro do grupo das decíduas, a AFE foi maior no cerrado típico que no cerrado ralo enquanto no grupo das sempre-verdes não foram observadas diferenças significativas entre os sítios. Aparentemente as espécies decíduas foram mais sensíveis às variações de luz entre sítios que as espécies sempre-verdes.

Embora a distância entre os sítios seja pequena (aproximadamente 10 km), observou-se que a diferença estrutural (IAF e % de cobertura) entre eles foi um fator importante para que maiores concentrações de pigmentos e valores de AFE terem sido, em geral, encontrados na área de cerrado típico.

As concentrações de N e P não foram diferentes entre sítios, mas sim entre períodos e grupos fenológicos. No caso da concentração de N, os valores foram significativamente maiores na estação chuvosa (novembro) em comparação com o início da estação seca (junho). Tendência similar foi observada para a concentração de P. As espécies sempre-verdes apresentaram maiores valores de N e P. Esses resultados diferem dos obtidos por Franco *et al.* (2005) que

encontraram maiores concentrações de nutrientes nas decíduas. Esta aparente discrepância pode estar relacionada às diferenças em relação à unidade (Franco *et al.* 2005 expressaram valores em unidade de massa e no presente estudo estão expressas em unidade de área) ou à escolha das espécies, pois, no presente estudo, o grupo das espécies sempre-verdes incluiu uma leguminosa e o grupo das decíduas, não. No caso de Franco *et al.* (2005), há duas leguminosas entre as decíduas/brevidécíduas. Dentre as espécies de Cerrado, as leguminosas são as que apresentam maiores concentrações de N foliar.

No presente estudo, as análises de correlação indicam forte relação inversa entre AFE e nutrientes (N e P) (Tabela 2.7), tanto no início da seca como na estação chuvosa. Vários autores, entretanto, apresentam resultados contrastantes, indicando correlação positiva entre AFE e nitrogênio foliar (Sobrado & Medina, 1980; Reich & Walters, 1994; Schulze *et al.*, 1994; Niinemets *et al.*, 2002; Franco *et al.*, 2005) e fósforo foliar (Sobrado & Medina, 1980; Bongers & Popma, 1990; Reich & Walters, 1994; Niinemets *et al.*, 2001). Essas relações podem ser parcialmente explicadas por uma fração maior de estruturas de suporte em folhas mais espessas e mais densas que possuem menor AFE e de acordo com uma menor necessidade de nutrição mineral para a construção de folhas com baixo AFE (Sobrado & Medina, 1980; Reich *et al.*, 1992; Niinemets & Kull, 1998; Niinemets, 1999). Uma vez que as relações entre nutrientes e estrutura são freqüentemente observadas, vem sendo sugerido que elas representem convergência fundamental na formação e funcionamento da folha (Reich *et al.*, 1999). No entanto, essas relações só terão significância em escala regional e global em relação à capacidade de ganho de carbono da folhagem se ocorrerem para diferentes combinações de fatores ambientais. Em algumas situações, como no presente estudo, as relações entre AFE e nutrientes são fracas, discordando de sua natureza fundamental. Por exemplo, Wright *et al.* (2001) relatam que a forte relação entre AFE e [N] pode ser diferente em comunidades onde a disponibilidade de água é variável. Essas diferenças podem ser parcialmente explicadas por modificações nos investimentos em suporte devido a alterações na disponibilidade de água (Niinemets, 2001). No entanto, a hipótese do

escalonamento da concentração de nutrientes foliares com AFE devido a alterações nos investimentos de suporte não explica porque em alguns casos ocorre uma forte relação entre AFE e [N] e [P] e, em outros casos, apenas com um desses nutrientes. Dependendo do suprimento de nutrientes do solo, a quantidade de nutrientes minerais pode variar amplamente para mesmos valores de AFE (ex. Thompson *et al.*, 1992). Isso provavelmente é resultado de que nem todo N e P foliares estão associados com as funções metabólicas das células. O excesso de nutrientes pode ser estocado nos vacúolos (Rebeille *et al.*, 1983; Leigh & Storey, 1991), podendo também indicar que os nutrientes mais severamente limitantes presentes apenas nos compartimentos fundamentais da célula possuam relação mais forte com a AFE; enquanto as concentrações de nutrientes menos limitantes podem flutuar mais fortemente devido à presença de estoques não-metabólicos (Niinemets *et al.*, 2003).

Tabela 2.7 Coeficientes de correlação (r) e probabilidades (P) para as correlações entre AFE ($\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$), N ($\text{mg}.\text{cm}^{-2}$), P ($\text{mg}.\text{cm}^{-2}$) e umidade testadas separadamente por períodos (junho e novembro) e para os dois meses juntos.

	Junho	Novembro	Junho + Novembro
AFE x [N]	r=-0,718, P=0,000	r=-0,823, P=0,000	r=-0,610, P=0,000
AFE x [P]	r=-0,569, P=0,000	r=-0,629, P=0,000	r=-0,573, P=0,000
AFE x Teor umid	r=+0,151, P=0,251	r=+0,546, P=0,000	r=+0,366, P=0,000
[N] x [P]	r=+0,778, P=0,000	r=+0,784, P=0,000	r=+0,762, P=0,000
[N] x Teor umid	r=-0,074, P=0,580	r=-0,360, P=0,005	r=+0,01, P=0,911
[P] x Teor umid	r=+0,290, P=0,026	r=+0,04, P=0,762	r=+0,217, P=0,018

[N]=conc. N foliar, [P]=conc. P foliar, N:P= razão N/P, AFE= área foliar específica e Teor umid= teor de umidade

O nitrogênio é geralmente considerado o nutriente mais limitante nos ecossistemas terrestres, mas há evidências crescentes de que o fósforo possa ser o elemento limitante primário em comunidades de solos ácidos, como os do Cerrado, devido à oclusão de P por óxidos de ferro e alumínio (Haridasan, 1982; Vitousek & Sanford, 1986; Reich *et al.*, 1995; Haridasan, 2000, Haridasan, 2001). Nas espécies de Cerrado estudadas, as concentrações foliares de N e P apresentaram correlação positiva tanto no início da seca quanto na estação

chuvosa (Tabela 2.7). Franco *et al.* (2005) e Nardoto *et al.*(2005) também observaram correlação positiva entre N e P em folhas de espécies de Cerrado. Os valores médios da razão N:P variaram entre aproximadamente 19 e 24. Aerts & Chapin (2000) definiram valores de N:P < 16 como limitação por N, valores 14 < N:P < 16 como co-limitação por N e P e valores de N:P > 16 como limitação por P. Os resultados indicam uma forte limitação por P para as espécies estudadas, em concordância com os baixos valores de P destes solos.

Em geral, as concentrações de nutrientes variaram mais em função da fenologia e sazonalidade do que em relação às diferenças estruturais nos sítios, ao contrário do observado para os pigmentos foliares.

REFERÊNCIAS

- ADÁMOLI, J., MACÊDO, J., AZEVEDO, L.G. & NETTO, J.M. 1987. Caracterização da região dos cerrados. *In*: Solos dos Cerrados: tecnologias e estratégias de manejo. (W. J. Goedert, ed.) Planaltina: EMBRAPA-CPAC São Paulo: Nobel, p.33-98.
- AERTS, R. & CHAPIN, F.S. III. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*. 30:1-67.
- ARNON, D.I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant physiology* 24:1-15.
- BONGERS, F. & POPMA, J. 1990. Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of Los Tuxtlas, Mexico. *Botanical Gazette* 151:354–365.
- CALDAS, L.S., BRAVO, C., PICCOLO, H. & FARIA, C.R.S.M. 1992. Measurement of leaf área with a hand-scanner linked to a microcomputer. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 4:17-20.
- CAUSIN, H.F. & BUSTAMANTE, M.M. 1997. A comparative study of Nitrogen fractions in three woody species of the Cerrado. *In* Contribuição ao conhecimento ecológico do Cerrado (L.L Leite & C.H. Saito, eds). Brasília: Universidade de Brasília, Dep. De Ecologia. p.41-48.
- COTTAM, G. & CURTIS, J.T. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology*, 37:451-460.

- CRAINE, J.M., FROEHLE, J., TILMAN, D.C., WEDIN, D.A. & CHAPIN, F.S. 2001. The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos*, 93:274-285.
- DEMMIG-ADAMS, B. & ADAMS, W.W. III. 1996. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 1:21-26.
- DIJKSTRA, P. & LAMBERS, H. 1989. Analysis of specific leaf area and photosynthesis of two inbred lines of *Plantago major* differing in relative growth rate. *New Phytologist*, 113:283–290.
- EAMUS, D. & PRIOR, L.D. 2001. Ecophysiology of trees of seasonally dry tropics: comparisons among phenologies. *Advances in Ecological Research*, 32:113-197
- 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. 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., BUSTAMANTE, M.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.
- GAMON, J.A., SERRANO, L. & SURFUS, J.S. 1997. The photochemical reflectance index: an optical indicator of photosynthetic radiation use efficiency across species, functional types, and nutrient levels. *Oecologia*, 112:492-501.
- GARNIER, E., LAURENT, G., BELLMANN, A. DEBAIN, S., BERTHELIER, P., DUCOUT, B., ROUMET, C. & NAVAS, M.L. 2001. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*, 152: 69-83.
- GITELSON, A.A., MERZLYAK, M.N. & CHIVKUNOVA, O.B. 2001. Optical properties and non-destructive estimation of anthocyanin content in plant leaves. *Photochemistry and Photobiology*, 74:38-45.
- GRIME, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, 111:1169-1194.
- HARIDASAN, M. 1982. Aluminium accumulation by some cerrado native species of central Brazil. *Plant and Soil*, 65:265-273.
- HARIDASAN, M. 2000. Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal, Viçosa*, 12:54-64.

- HARIDASAN, M. 2001. Nutrient cycling as a function of landscape and biotic characteristics in the cerrado of central Brazil. *In: Biogeochemistry of the Amazon basin and its role in a changing world* (M.E. McClain & R.L. Richey, eds.) New York: Oxford University Press, p.68-83.
- HUANTE, P., RINCÓN, E. & ACOSTA, I. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology*, 9:49–858.
- HUNTLEY, B. J. & WALKER, B. H. 1985. *Ecology of tropical savannas*. New York: Springer-Verlag.
- INSTITUTO NACIONAL DE METEOROLOGIA, INMET (<http://www.inmet.gov.br>, acesso em junho de 2005).
- JOHNSON, C., FRANCO A.C., CALDAS L.S. 1983. Fotossíntese e resistência foliar em espécies nativas do cerrado: metodologia e resultados preliminares. *Revista Brasileira de Botânica*, 6:91–97.
- LARCHER, W. 2003. *Physiological Plant Ecology*. 4th ed. Berlin: Springer. 513pp.
- LEIGH, R.A. & STOREY, R. 1991. Nutrient compartmentation in cells and its relevance to the nutrition of the whole plant. In *Plant Growth: Interactions with Nutrition and Environment* (J.R. Porter, & D.W. Lawlor, eds.), Society for Experimental Biology Seminar Series, vol. 43. Cambridge University Press, Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne, Sydney, p.33–54.
- LICHTENTHALER, H. K. & WELLBURN, A. 1983. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society Transactions* 603:591-592.
- LICHTENTHALER, H. K. 1987. Chlorophyll and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*, 148:331–382.
- LÜTTGE, U. 1997. *Physiological ecology of tropical plants*. Berlin: Springer (Ed.). Chapter 5, p.197-223.
- McINTYRE, S., DÍAZ, S., LAVOREL, S. & CRAMER, W. 1999. Plant functional types and disturbance dynamics. Introduction. *J. Veg. Sci.*, 10:604–608.
- MEINZER, F.C., GOLDSTEIN, G., FRANCO, A.C., BUSTAMANTE, M.M., IGLER, E., JACKSON, P., CALDAS, L.S. & RUNDEL, P.W. 1999. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Functional Ecology*, 13:273–282
- MIURA, T., HUETE, A.R., FERREIRA, L.G. & SANO, E.E. 2003. Discrimination and biophysical characterization of cerrado physiognomies with EO-1 hyperspectral hyperion. In *Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto*, 9, Belo Horizonte, Brasil. Anais XI SBSR, INPE, p.1077-1082.
- MORAES, J.A.P.V. & PRADO C.H.B.A. 1998. Photosynthesis and water relations in cerrado vegetation. In *Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the Neotropics* (F.R. Scarano & A.C. Franco, eds) (*Oecologia Brasiliensis*, vol 4.) PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, p.45–63

- MURPHY, P.G. & LUGO, A.E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17:67– 88.
- MURRAY, J.R. & HACKETT, W.P. 1991. Difydroflavonol reductase activity in relation to differential anthocyanin accumulation in juvenile and mature phase *Hedera helix*, L. *Plant Physiology*, 97:343–351.
- NARDOTO, G.B., BUSTAMANTE, M.M., PINTO, A.S. & KLINK, C.A. 2005. Nutrient use efficiency at ecosystem and species level in savanna areas of Central Brazil and impacts of fire. *Journal of Tropical Ecology*, in press.
- NAVES-BARBIERO, C.C., FRANCO, A.C., BUCCI, S. J. & GOLDSTEIN, G. 2000. Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre-verdes no campo sujo e cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 12:119–134.
- NIINEMETS, Ü., KOLLIST, H., GARCIA-PLAZAOLA, J. I., HERNÁNDEZ, A. & BECERRIL, J. M. 2003. Do the capacity and kinetics for modification of xanthophyll cycle pool size depend on growth irradiance in temperate trees? *Plant, Cell & Environment*, 26:1787–1801.
- NIINEMETS, Ü. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82:453–469.
- NIINEMETS, Ü. 1999. Components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist* 144:35–47.
- NIINEMETS, Ü., ELLSWORTH, D. S., LUKJANOVA, A. & TOBIAS, M. 2001. Site fertility and the morphological and photosynthetic acclimation of *Pinus sylvestris* needles to light. *Tree Physiology*, 21:1231–1244.
- NIINEMETS, Ü. & KULL, O. 1998. Stoichiometry of foliar carbon constituents varies along light gradients in temperate woody canopies: implications for foliage morphological plasticity. *Tree Physiology*, 18:467–479.
- NIINEMETS, Ü., PORTSMUTH, A. & TRUUS, L. 2002. Leaf structure and photosynthetic characteristics, and biomass allocation to foliage in relation to foliar nitrogen content and tree size in three *Betula* species. *Annals of Botany NS*, 89:191–204.
- OLIVEIRA, R. S. 2004. Comparative water use and water acquisition strategies of trees from the Brazilian Cerrado and Amazônia. Ph.D thesis. University of California, Berkeley.
- OLIVEIRA, E.L. 2005. Fenologia, demografia foliar e características foliares de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito no Distrito Federal e suas relações com as condições climáticas. Tese de Doutorado, Universidade de Brasília, Brasília-DF.
- POORTER, H. & GARNIER, E. 1999. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. In *Handbook of Functional Plant*

- Ecology (F.I. Pugnaire & F. Valladares, eds). Marcel Dekker, Inc., New York p.81–120.
- PRIOR, L.D., BOWMAN, D.M.J.S. & EAMUS, D. 2004. Seasonal differences in leaf attributes in Australian tropical tree species: family and habitat. *Functional Ecology*, 18:707-718.
- PRIOR, L.D., EAMUS, D. & BOWMAN, D.M.J.S. 2003. Leaf attributes in the seasonally dry tropics: a comparison of four habitats in northern Australia, *Functional Ecology*, 17:504-515.
- REBEILLE, F., BLIGNY, R., MARTIN, J.-B. & DOUCE, R. 1983. Relationship between the cytoplasm and the vacuole phosphate pool in *Acer pseudoplatanus* cells. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 225:143–148.
- REICH, P.B., ELLSWORTH, D.S. & UHL, C. 1995. Leaf carbon and nutrient assimilation and conservation in species of differing successional status in an oligotrophic Amazonian forest. *Functional Ecology*, 9:65–76.
- REICH, P.B., ELLSWORTH, D. S., WALTERS, M.B., VOSE, J.M., GRESHAM, C., VOLIN, J.C. & BOWMAN, W.D. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80:1955–1969.
- REICH, P.B., WALTERS, M.B. & ELLSWORTH, D.S. 1992. Leaf lifespan in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 62:365–392.
- REICH, P.B. & WALTERS, M.B. 1994. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. II. Variation in nitrogen vis-a-vis specific leaf area influences mass- and area-based expressions. *Oecologia*, 97: 73–81.
- RIBEIRO, J.F. & WALTER, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In *Cerrado: Ambiente e Flora* (Sano, S.M. & Almeida, S.P., eds). Planaltina: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. p.89-166.
- RICHARDSON, A.D., DUGAN, S.P. & BERLYN, G.P. 2002. An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content. *New Phytologist*, 153:185-194.
- SCHULZE, E., KELLIHER, F.M., KORNER, C., LLOYD, J. & LEUNING, R. 1994. Relationships among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate, and plant nitrogen nutrition: A global ecology scaling exercise. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25:629-662.
- SHEPHERD, G.J. 1994. *Manual do Usuário FITOPAC1*. Campinas: Departamento de Botânica UNICAMP.
- SHIPLEY, B. 1995. Structured interspecific determinants of specific leaf area in 34 species of herbaceous angiosperms. *Functional Ecology*, 9:312–319.

- SIMS, D.A. & GAMON, J.A. 2002. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sensing of Environment*, 81:337– 354.
- SOBRADO, M.A. & MEDINA, E. 1980. General morphology, anatomical structure, and nutrient content of sclerophyllous leaves of the vegetation of Amazonas. *Oecologia*, 45(3):341–345.
- THOMPSON, K., PARKINSON, J.A., BAND, S.R. & SPENCER, R.E. 1997. A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora. *New Phytologist*, 136:678-689.
- THOMPSON, W.A., HUANG, L.K. & KRIEDEMANN, P.E. 1992. Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees. II. Leaf gas exchange and component processes of photosynthesis. *Australian Journal of Plant Physiology* 19:19–42.
- VAN DER WERF, A., GEERTS, R.H.E.M., JACOBS, F.H.H., KOREVAAR, H., OOMES, M.J.M. & DE VISSER, W. 1998. The importance of relative growth rate and associated traits for competition between species during vegetation succession. *In: Inherent variation in plant growth, physiological mechanisms and ecological consequences* (Lambers H., Poorter H. & Van Vuuren M.M.I, eds). Leiden, The Netherlands: Backhuys, p.489-502.
- VITOUSEK, P.M. & SANFORD Jr., R.L. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17:137–167.
- WEIHER, E.; VAN DER WERF, A.; THOMPSON, K.; RODERICK, M.; GARNIER, E. & ERIKSSON, O. 1999. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, 10:609–620.
- WESTOBY, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199:213–227.
- WHITTAKER, R.H. & LIKENS, G.E. 1975. The biosphere and man. In *Primary Productivity of the Biosphere*. (Lieth, H. & Whittaker, R. H., eds). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. *Ecological Studies* 14:305–328.
- WILSON, P.J., THOMPSON, K. & HODGSON, J.G. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143:155–162.
- 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.
- YAMAMOTO, H.Y. 1979. Biochemistry of the violaxanthin cycle in higher plants. *Pure Applied Chemistry*, 51:639-648.

Tabela I Concentrações de pigmentos foliares por unidade de área extraídos a partir de diferentes espécies lenhosas* de Cerrado. As folhas foram coletadas em junho de 2003 em dois sítios (cerrado ralo e cerrado típico) no Parque Nacional de Brasília.

Espécie (família), Forma de vida Sítio	n	IVI	Fenologia / Outra caracteris- tica	cla ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)		Tcl ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)		Razão a: b		Tcar ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)		Ant. ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)	
				Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média*10 ⁻² (EP*10 ⁻²)	Faixa (10 ⁻²)
<i>Kielmeyrea coriacea</i> (Guttiferae), árvore cerrado típico cerrado ralo	6 6	11° 11°	Decídua	39.4 (2.8) 29.7 (2.6)	27.0-46.6 21.0-38.9	50.6 (3.4) 38.3 (3.1)	36.4-58.7 28.3-49.8	3.4 (0.1) 3.4 (0.2)	2.9-3.8 2.9-4.0	9.6 (0.7) 11.8 (1.4)	7.1-12.2 6.7-15.3	7.8 (2.0) 24.9 (3.8)	2.0-15.0 12.0-37.0
<i>Vellozia squamata</i> (Velloziaceae), arbusto cerrado típico cerrado ralo	6 5	5° 9°	Sempre- verde Espécie de ressur- reição ¹	64.9 (4.1) 47.5 (3.4)	51.6-80.7 36.7-56.2	80.1 (5.3) 57.4 (4.1)	62.3-99.3 44.2-67.2	4.3 (0.1) 4.8 (0.2)	3.9-4.7 4.1-5.4	11.6 (0.8) 6.2 (0.7)	9.0-14.8 3.8-7.7	13.1 (3.2) 5.3 (1.4)	3.0-27.0 0-9.0
<i>Roupala montana</i> (Proteaceae), arbusto cerrado típico cerrado ralo	6 6	7° 5°	Sempre- verde	32.0 (1.8) 36.3 (2.0)	26.6-38.7 29.9-43.3	41.8 (2.5) 44.4 (2.4)	34.6-51.2 36.8-52.8	3.2 (0.1) 4.4 (0.1)	3.0-3.6 4.2-4.7	7.7 (0.1) 10.2 (0.3)	7.3-8.4 9.3-11.5	11.9 (0.9) 16.4 (0.8)	8.0-15.0 14.0-19.0
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> (Malpighiaceae), árvore cerrado típico cerrado ralo	6 6	6° 4°	Breve- decídua	38.4 (6.6) 37.2 (1.4)	23.3-64.1 33.9-43.7	50.0 (8.7) 46.8 (1.7)	30.0-82.6 42.0-54.9	3.4 (0.1) 3.9 (0.1)	2.9-3.6 3.7-4.1	12.3 (2.2) 9.9 (0.4)	7.2-22.0 8.9-11.8	30.9 (4.9) 20.4 (1.7)	15.0-47.0 15.0-27.0
<i>Sclerolobium paniculatur</i> (Leguminosae), árvore cerrado típico cerrado ralo	6 6	8° 7°	Sempre- verde leguminos a não- fixadora ²	52.4 (2.8) 50.3 (2.8)	44.4-63.4 41.0-56.9	72.6 (3.0) 67.2 (3.4)	65.7-85.6 57.2-76.9	2.6 (0.2) 3.0 (0.1)	1.8-3.0 2.5-3.5	11.2 (0.5) 12.7 (0.2)	9.7-12.8 11.8-13.3	66.1 (8.2) 69.3 (3.6)	41.0- 101.00 58.0-83.0

n = número de indivíduos por espécie, IVI = colocação da espécie no IVI do sítio

* *V. squamata* é monocotyledônea, ¹ Oliveira (2004), ² Causin & Bustamante (1997), ³ Haridasan (1982)

Tabela I - cont.

Espécie (família),	n	IVI	Fenologia	cla		Tcl		Razão		Tcar.		Ant.	
--------------------	---	-----	-----------	-----	--	-----	--	-------	--	-------	--	------	--

Forma de vida Sítio			/ Outra caracterís- tica	($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)		($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)		a: b		($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)		($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)	
				Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média* 10^{-2} (EP* 10^{-2})	Faixa (10^{-2})
Qualea parviflora (Vochysiaceae), árvore cerrado típico cerrado ralo	5 6	4° 6°	Breve-dec Acumulad Al ³	45.6 (3.2) 39.5 (3.1)	34.6-52.8 28.1-52.3	56.4 (4.0) 49.3 (3.9)	42.6-65.8 34.7-64.4	4.2 (0.1) 4.0 (0.1)	4.0-4.4 3.6-4.3	6.8 (0.4) 10.7 (0.7)	5.3-7.9 8.4-13.4	4.6 (0.9) 9.7 (0.8)	2.0-7 8.0-1
<i>Eriotheca pubescens</i> (Bombacaceae), árvor cerrado típico	6	1°	Decídua	64.4 (3.4)	48.8-72.5	82.7 (3.7)	65.2-91.0	3.5 (0.1)	3.0-3.9	12.5 (0.8)	10.4- 15.9	31.3 (1.4)	26.0-
<i>Qualea grandiflora</i> (Vochysiaceae), árvore cerrado típico	6	2°	Breve- decídua Acumula dora de Al ²	48.6 (5.6)	23.3-58.9	60.9 (6.6)	31.6-73.9	3.9 (0.2)	2.8-4.4	13.1 (1.2)	7.8-16.0	15.0 (2.7)	2.0- 19.0
<i>Eremanthus goyazensi</i> (Compositae), arbusto cerrado típico	6	9°	Sempre- verde	27.2 (1.8)	20.2-31.6	34.8 (2.2)	26.4-40.8	3.5 (0.1)	3.0-4.0	8.2 (0.7)	6.1-10.5	6.0 (0.6)	4.0-8
<i>Salacia crassifolia</i> (Hippocrateaceae), árvore cerrado típico	6	12°	Sempre- verde	54.0 (7.1)	32.3-78.8	68.1 (9.2)	40.4- 101.2	3.9 (0.1)	3.5-4.0	12.9 (1.6)	6.6-16.4	17.6 (2.9)	9.0-3
<i>Caryocar brasiliense</i> (Caryocaraceae), árvore cerrado típico	6	3°	Breve- decídua	38.4 (1.9)	32.9-43.7	51.8 (2.1)	46.5-58.2	2.9 (0.1)	2.4-3.2	17.6 (3.8)	8.9-26.5	34.8 (1.6)	29.0-

n = número de indivíduos por espécie, IVI = colocação da espécie no IVI do sítio

* *V. squamata* é monocotyledônea, ¹ Oliveira (2004), ² Causin & Bustamante (1997), ³ Haridasan (1982)

Tabela I -cont.

Espécie (família), Forma de vida Sítio	<i>n</i>	IVI	Fenologia/ Outra caracterís- tica	<i>cla</i> ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)	<i>Tcl</i> ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)	Razão a: b	<i>Tcar</i> ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)	Ant. ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)
--	----------	-----	--	--	--	---------------	---	--

			tica	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP) 10 ⁻²	Faixa (10 ⁻²)
<i>Dalbergia miscolobium</i> (Leguminosae), árvore cerrado típico	6	10 ^o	Breve-decídua Fixadora de N	41.1 (3.1)	30.3-51.5	50.8 (4.0)	37.8-65.0	4.3 (0.2)	3.8-4.8	11.2 (0.7)	9.1-14.1	6.9 (0.5)	5.0-9.0
<i>Acosmium dasycarpum</i> (Leguminosae), árvore cerrado ralo	6	8 ^o	Decídua	54.3 (2.5)	46.6-62.6	68.4 (2.8)	59.7-77.7	3.8 (0.1)	3.4-4.1	11.8 (0.4)	10.6-13.8	29.6 (1.8)	23.0-36.0
<i>Vochysia thyrsoidea</i> (Vochysiaceae), árvore cerrado ralo	6	2 ^o	Sempre-verde Acumuladora de Al	55.2 (3.1)	40.1-60.8	73.5 (3.9)	55.0-82.3	3.0 (0.1)	2.7-3.4	8.6 (1.1)	3.3-10.3	20.9 (2.9)	10.0-32.0
<i>Eremanthus glomerulatus</i> (Compositae), arbusto cerrado ralo	6	1 ^o	Sempre-verde	30.8 (1.9)	26.1-37.4	38.8 (2.3)	33.2-46.4	3.8 (0.1)	3.7-4.2	8.7 (0.6)	7.2-10.6	58.8 (4.8)	49.0-77.0
<i>Ouratea hexasperma</i> (Ochnaceae), arbusto cerrado ralo	5	3 ^o	Sempre-verde (crescimento sazonal)	30.4 (2.4)	23.5-38.7	38.3 (2.3)	29.9-48.3	3.8 (0.1)	3.6-4.2	7.9 (0.6)	6.9-10.0	8.4 (1.8)	4.0-12.0
<i>Miconia ligustroides</i> (Melastomataceae), arbusto cerrado ralo	6		Sempre-verde Acumuladora de Al	32.9 (1.0)	29.8-36.4	40.9 (1.3)	36.5-45.3	4.0 (0.1)	3.9-4.4	8.9 (0.3)	8.3-10.2	6.8 (1.5)	2.0-13.0

n = número de indivíduos por espécie, IVI = colocação da espécie no IVI do sítio

* *V. squamata* é monocotyledônea, ¹ Oliveira (2004), ² Cousin & Bustamante (1997), ³ Haridasan (1982)

Tabela II. Valores de AFE, percentagem de água foliar e concentrações de N e P para diferentes espécies lenhosas* de Cerrado. As folhas foram coletadas em julho de 2004 em dois sítios (cerrado ralo e cerrado típico) no Parque Nacional de Brasília.

Espécie (família), Forma de vida Sítio	n	IVI	Fenologia/ Outra caracte- rística	AFE		Teor de umid. (%)		[N] (mg.cm ⁻²)		[P] (mg.cm ⁻²)		Razão N:P	
				Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP*10 ⁻²)	Faixa	Média (EP)	Faixa
<i>Kielmeyrea coriacea</i> (Guttiferae), árvore cerrado típico	5	11°	Decídua	56.2 (3.4)	46.1-66.6	62.9 (1.2)	60.8-66.0	15.1(3.2)	12.0-17.4	1.0(4.9)	0.9-1.2	14.2(0.4)	12.7-15.0
	5	11°		49.6 (2.0)	45.1-55.6	59.8 (0.7)	57.9-61.8	16.0(0.4)	14.9-17.4	0.7(6.11)	0.5-0.8	21.9(1.4)	18.0-26.7
<i>Vellozia squamata</i> (Velloziaceae), arbusto cerrado típico	5	5°	Sempre- verde Espécie de ressur- reição ¹	49.0 (0.1)	42.2-53.0	63.9 (0.7)	62.2-65.8	25.2 (2.7)	18.7-31.4	1.7 (0.1)	1.4-1.8	14.8 (0.6)	13.3-16.6
	5	10°		40.9 (0.6)	39.6-43.3	61.2 (0.6)	59.7-62.8	27.7 (1.4)	23.3-31.3	1.9 (0.1)	1.6-2.3	14.2 (0.3)	13.6-15.0
<i>Roupala montana</i> (Proteaceae), arbusto cerrado típico	5	7°	Sempre- verde	54.6 (2.2)	49.2-61.4	44.6 (1.5)	39.5-47.5	16.1 (1.0)	12.9-19.2	0.6 (2.4)	0.6-0.7	23.8 (1.2)	21.0-27.0
	5	5°		64.4 (2.0)	58.1-71.2	43.6 (1.7)	40.2-50.2	14.7 (0.8)	11.6-16.2	0.8 (6.7)	0.6-1.0	18.2 (0.6)	16.6-20.0
<i>Byrsonima coccolobifoi</i> (Malpighiaceae), árvore cerrado típico	5	6°	Decídua	74.9 (3.6)	65.5-85.7	55.5 (1.5)	50.0-58.2	16.0 (1.4)	11.3-19.2	0.8 (5.2)	0.6-0.9	19.7 (0.6)	17.9-21.3
	5	4°		64.6 (4.2)	50.5-73.8	49.4 (1.3)	46.9-53.1	15.8 (1.3)	12.8-20.6	0.8 (6.1)	0.7-1.0	18.4 (0.3)	17.6-19.2
<i>Sclerolobium paniculati</i> (Leguminosae) árvore cerrado típico	5	8°	Sempre- verde não fixadora de N ²	51.9 (1.4)	49.0-57.4	48.6 (0.6)	47.0-50.0	28.0 (2.0)	22.3-33.7	1.3 (9.8)	1.1-1.6	22.4 (2.4)	13.3-25.9
	5	8°		41.6 (1.1)	37.4-43.6	43.6 (1.2)	41.6-48.3	29.8 (32.3)	27.4-32.3	1.1-(4.4)	1.0-1.2	25.7 (0.6)	24.3-28.2

n = número de indivíduos por espécie, IVI = colocação da espécie no IVI do sítio* *V. squamata* é monocotyledônea, ¹ Oliveira (2004), ² Causin & Bustamante (1997), ³ Haridasan (1982)

Tabela II - cont

Espécie (família), Forma de vida Sítio	<i>n</i>	IVI	Fenologia/ Outra caracte- rística	AFE (cm ² .g ⁻¹)		Teor de umid. (%)		[N] (mg.cm ⁻²)		[P] (mg.cm ⁻²)		Razão N:P	
				Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP*10 ⁻²)	Faixa	Média (EP)	
<i>Qualea parviflora</i> (Vochysiaceae) árvore cerrado típico	5	4°	Decídua Acumuladora de Al ³	71.3 (2.8)	62.4-78.1	55.2 (1.5)	51.9-59.4	14.0 (0.5)	12.9-15.9	0.8 (3.8)	0.8-1.0	17.2 (0.5)	15.6-18.2
cerrado ralo	5	7°		55.0 (2.4)	47.4-62.3	51.5 (0.6)	50.4-53.2	17.6 (0.6)	16.3-19.5	0.9 (1.7)	0.8-0.9	20.0 (0.5)	18.6-21.6
<i>Eriotheca pubescens</i> (Bombacaceae) árvore cerrado típico	5	1°	Decídua	41.3 (2.2)	36.1-48.9	57.1 (1.1)	55.5-61.6	25.1 (0.6)	23.3-27.1	1.3 (6.4)	1.1-1.4	19.6 (1.0)	16.8-22.6
<i>Qualea grandiflora</i> (Vochysiaceae) árvore cerrado típico	5	2°	Decídua Acumuladora de Al ²	48.7 (3.3)	42.6-59.2	50.9 (0.9)	47.4-53.2	23.2 (1.9)	18.6-29.3	1.0 (4.2)	1.0-1.2	21.8 (1.2)	19.2-25.8
<i>Salacia crassifolia</i> (Hippocrateaceae), árvore cerrado típico	5	12°	Sempre- verde	49.5 (3.8)	41.7-61.1	44.0 (1.2)	40.9-47.4	22.9 (1.5)	18.5-26.8	1.2 (9.3)	1.0-1.5	18.7 (0.8)	16.3-20.6
<i>Caryocar brasiliense</i> (Caryocaraceae), árvore cerrado típico	5	3°	Decídua	66.4 (3.5)	59.9-78.3	49.3 (0.7)	47.7-51.2	14.1 (1.1)	12.0-17.6	0.8 (6.8)	0.6-1.0	17.6 (0.6)	15.8-19.4
<i>Dalbergia miscolobium</i> (Leguminosae), árvore cerrado típico	5	10°	Decídua Fixadora de N	49.2 (0.6)	47.1-50.8	55.2 (1.2)	50.6-57.7	46.0 (2.4)	40.1-52.0	1.2 (7.0)	0.9-1.3	37.9 (1.8)	32.9-42.1

n = número de indivíduos por espécie, IVI = colocação da espécie no IVI do sítio

* *V. squamata* é monocotyledônea, ¹ Oliveira (2004), ² Causin & Bustamante (1997), ³ Haridasan (1982)

Tabela II -cont

Espécie (família), Forma de vida Sítio	n	IVI	Fenologia/ Outra caracterís- tica	AFE (cm ² .g ⁻¹)		Teor de umid. (%)		[N] (mg.cm ⁻²)		[P] (mg.cm ⁻²)		Razão N:P	
				Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP*10 ⁻²)	Faixa	Média (EP)	Faixa
<i>Acosmium dasycarpum</i> (Leguminosae), árvore cerrado ralo	5	9°	Decídua Legumino- sa	52.5 (2.0)	45.2-57.3	47.8 (1.2)	45.6-50.7	28.2 (1.7)	21.9-32.8	0.9 (6.6)	0.7-1.1	30.6 (0.7)	28.1-32.4
<i>Vochysia thyrsoidea</i> (Vochysiaceae), árvore cerrado ralo	5	2°	Sempre- verde Acumula- dora de Al	33.0 (1.0)	31.6-37.0	56.0 (0.6)	55.1-58.6	29.9 (2.3)	22.4-36.1	1.0 (5.4)	0.8-1.2	28.0 (1.0)	25.8-30.4
<i>Eremanthus glomerulatus</i> (Compositae), arbusto cerrado ralo	5	1°	Sempre- verde	62.4 (0.9)	60.6-65.8	52.8 (0.8)	51.2-55.4	15.4 (1.3)	12.7-1.9	0.8 (7.8)	0.6-1.0	20.0 (1.0)	17.0-22.2
<i>Ouratea hexasperma</i> (Ochnaceae), arbusto cerrado ralo	5	3°	Sempre- verde	64.4 (2.0)	58.1-71.2	43.7 (1.9)	40.2-50.2	16.2 (1.0)	12.6-18.2	0.9 (4.2)	0.8-1.0	17.8 (0.4)	16.6-18.8
<i>Miconia ligustroides</i> (Melastomataceae), arbusto cerrado ralo	5		Sempre- verde Acumula- dora de Al	88.3 (6.2)	69.6- 107.6	56.2 (0.9)	53.4-58.5	15.3 (0.9)	13.2-18.5	0.6 (4.4)	0.6-0.8	22.0 (0.6)	20.0-23.2

n = número de indivíduos por espécie, IVI = colocação da espécie no IVI do sítio

* *V. squamata* é monocotiledônea, ¹ Oliveira (2004), ² Causin & Bustamante (1997), ³ Haridasan (1982)

Tabela III. Concentrações de pigmentos foliares por unidade de área extraídos a partir de diferentes espécies lenhosas* de Cerrado. As folhas foram coletadas em setembro de 2003 em dois sítios (cerrado ralo e cerrado típico) no Parque Nacional de Brasília.

Espécie (família) - Forma de vida Sítio	n	IVI	Fenologia/ Outra caracte- rística	cla ($\mu\text{g.cm}^{-2}$)		Tcl ($\mu\text{g.cm}^{-2}$)		Razão a:b		Tcar ($\mu\text{g.cm}^{-2}$)		Ant. ($\mu\text{g.cm}^{-2}$)	
				Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média*10 ⁻² (EP*10 ⁻²)	Faixa (10 ⁻²)
<i>Kielmeyrea coriacea</i> (Guttiferae) árvore cerrado típico cerrado ralo													
<i>Vellozia squamata</i> (Velloziaceae) arbusto cerrado típico cerrado ralo	6 6	5° 9°	Sempre- verde Espécie de ressur- reição ¹	43.0 (3.7) 49.4 (2.4)	34.3-59.7 43.0-57.7	53.9 (4.3) 62.2 (2.9)	42.4-72.7 54.8-73.3	4.0 (0.2) 3.8 (0.1)	3.3-4.6 3.6-4.3	8.9 (0.6) 9.5 (0.2)	7.0-11.4 8.8-10.0	0.9 (0.6) 6.3 (0.7)	0-3.0 5.0-10.0
<i>Roupala montana</i> (Proteaceae) arbusto cerrado típico cerrado ralo	6 6	7° 5°	Sempre- verde	16.6 (1.2) 19.1 (1.6)	13.5-21.1 14.7-23.9	21.8 (1.4) 24.6 (1.8)	17.6-26.8 19.2-29.2	3.2 (0.2) 3.5 (0.2)	2.5-3.8 2.8-4.4	5.6 (0.3) 6.2 (0.4)	5.0-7.0 4.4-7.4	5.3 (0.4) 10.5 (2.9)	3.0-6.0 0-20.0
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> (Malpighiaceae) árvore cerrado típico cerrado ralo	6 6	6° 4°	Breve- decídua	33.0 (4.7) 22.9 (1.4)	10.4-50.4 17.9-26.1	41.9 (4.4) 28.2 (1.6)	23.6-60.8 22.7-31.8	3.9 (0.5) 4.3 (0.2)	0.7-5.0 3.5-4.9	10.6 (1.5) 9.7 (0.3)	2.5-16.1 8.3-11.0	26.9 (8.3) 14.9 (4.3)	14.0-75.0 4.0-31.0
<i>Sclerobium paniculatur.</i> (Leguminosae) árvore cerrado típico cerrado ralo	6 6	8° 7°	Sempre- verde Legumino- -sa não- fixadora ²	56.4 (6.6) 44.2 (3.8)	34.7-77.9 34.4-57.5	84.6 (9.4) 64.0 (5.4)	51.8-111.9 51.3-81.5	2.0 (0.1) 2.2 (0.1)	1.8-2.3 1.9-2.6	9.0 (1.7) 8.1 (2.1)	0.6-11.9 1.4-12.8	115.6 (7.7) 86.0 (6.0)	82.0-133.0 76.0-113.0
<i>Qualea parviflora</i> (Vochysiaceae) árvore cerrado típico cerrado ralo	6 6	4° 6°	Breve- decídua Acumula do-ra de Al ³	4.7 (0.7) 4.3 (0.8)	2.7-6.6 2.3-6.3	6.0 (1.0) 7.6 (1.3)	3.6-9.0 4.2-12.2	4.9 (1.4) 1.4 *(0.4)	2.2-8.5 0.9-3.0	5.5 (0.4) 3.0 (0.6)	4.2-6.8 2.0-5.6	59.2 (8.6) 75.5 (5.4)	32.0-82.0 59.0-87.0

n = número de indivíduos por espécie, IVI = colocação da espécie no IVI do sítio

* *V. squamata* é monocotyledônea, ¹ Oliveira (2004), ² Causin & Bustamante (1997), ³ Haridasan (1982)

Tabela III - cont.

Espécie (família) - Forma de vida Sítio	n	IVI	Fenologia Outra caracte- rística	cla ($\mu\text{g.cm}^{-2}$)		Tcl ($\mu\text{g.cm}^{-2}$)		Razão a:b		Tcar ($\mu\text{g.cm}^{-2}$)		Ant. ($\mu\text{g.cm}^{-2}$)	
				Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média*10 ⁻² (EP*10 ⁻²)	Faixa (10 ⁻²)
<i>Eriotheca pubescens</i> (Bombacaceae) árvore cerrado típico	6	1°	Decídua	43.6 (2.2)	36.4-50.7	59.8 (3.3)	51.1-68.9	2.7 (0.1)	2.3-3.2	10.0 (1.2)	3.9- 12.9	20.8 (1.8)	14.0-28.0
<i>Qualea grandiflora</i> (Vochysiaceae) árvore cerrado típico	6	2°	Breve- decídua Acumulad ora de Al ²	12.4 (1.2)	6.9-15.7	17.6 (1.6)	10.5-21.6	2.4 (0.2)	1.8-3.0	4.9 (0.2)	4.2-6.1	2.7 (1.2)	0-8.0
<i>Eremanthus goyazensis</i> (Compositae) arbusto cerrado típico	6	9°	Sempre- verde	15.2 (2.0)	9.3-21.6	23.1 (2.2)	16.2-30.0	1.9 (0.2)	1.3-2.5	4.4 (0.3)	3.6-5.2	7.8 (0.6)	7.0-10.0
<i>Salacia crassifolia</i> (Hippocrateaceae) árvore cerrado típico	6	12°	Sempre- verde	37.2 (3.4)	28.1-51.3	49.7 (4.3)	38.7- 65.4	2.9 (0.2)	2.4-3.6	8.4 (1.2)	5.7- 12.4	17.4 (1.0)	14.0-22.0
<i>Caryocar brasiliense</i> (Caryocaraceae) árvore cerrado típico	6	3°	Breve- decídua	44.8 (7.7)	33.0-83.0	61.0 (10.3)	44.0- 111.8	2.8 (0.1)	2.4-3.0	4.1 (0.4)	2.7-5.8	27.0 (2.9)	16.0-38.0
<i>Dalbergia miscolobium</i> (Leguminosae) árvore cerrado típico													
<i>Acosmium dasycarpum</i> (Leguminosae) árvore cerrado ralo	6	8°	Decídua	48.9 (2.4)	43.2-56.5	64.1 (3.2)	55.9- 73.9	3.2 (0.1)	3.0-3.4	14.8 (0.7)	12.5-16.3	28.6 (1.6)	25.0-34.0

n = número de indivíduos por espécie, IVI = colocação da espécie no IVI do sítio

* *V. squamata* é monocotyledônea, ¹ Oliveira (2004), ² Causin & Bustamante (1997), ³ Haridasan (1982)

Tabela III - cont.

Espécie (família) Forma de vida Sítio	n	IVI	Fenologia / outra caracterís- tica	Cla ($\mu\text{g.cm}^{-2}$)		Tcl ($\mu\text{g.cm}^{-2}$)		Razão a:b		Tcar ($\mu\text{g.cm}^{-2}$)		Ant. ($\mu\text{g.cm}^{-2}$)	
				Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP) 10^{-2}	Faixa (10^{-2})
<i>Vochysia thyrsoidea</i> (<i>Vochysiaceae</i>) árvore cerrado ralo	6	2°	Sempre- verde Acumulad ora de AI	48.7 (2.9)	41.0-60.0	62.1 (3.7)	51.9-76.6	3.6 (0.1)	3.6-3.8	10.6 (0.6)	7.9-12.8	17.0 (2.3)	13.0-29.0
<i>Eremanthus glomerulatus</i> (Compositae) arbusto cerrado ralo	6	1°	Sempre- verde	25.3 (1.9)	19.3-32.1	32.8 (2.4)	25.4-42.0	3.4 (0.1)	2.8-3.9	6.9 (0.3)	6.0-7.8	6.5 (0.9)	3.0-10.0
<i>Ouratea hexasperma</i> (Ochnaceae) arbusto cerrado ralo	6	3°	Sempre- verde (crescime nto sazonal)	26.8 (1.8)	21.9-32.9	34.0 (2.3)	27.8-41.5	3.7 (0.2)	2.9-4.3	8.7 (0.3)	7.6-9.7	15.8 (0.9)	13.0-18.0
<i>Miconia ligustroides</i> (Melastomataceae) arbusto cerrado ralo	6		Sempre- verde Acumula- dora de AI	32.9 (1.0)	29.8-36.4	40.9 (1.3)	36.5-45.3	4.0 (0.1)	3.9-4.4	8.9 (0.3)	8.3-10.2	16.1 (2.8)	11.0-30.0

n = número de indivíduos por espécie, IVI = colocação da espécie no IVI do sítio

* *V. squamata* é monocotiledônea, ¹ Oliveira (2004), ² Causin & Bustamante (1997), ³ Haridasan (1982)

Tabela IV. Valores de AFE, percentagem de umidade foliar e concentrações de N e P para diferentes espécies lenhosas* de Cerrado. As folhas foram coletadas em setembro de 2004 em dois sítios (cerrado ralo e cerrado típico) no Parque Nacional de Brasília.

Espécie (família) Forma de vida Sítio	n	IVI	Fenologia/ Outra caracte- rística	AFE (cm ² .g ⁻¹)		Teor de umid. (%)		[N] (mg.cm ⁻²)		[P] (mg.cm ⁻²)		Razão N:P	
				Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP*10 ⁻²)	Faixa	Média (EP)	Faixa
<i>Kielmeyrea coriacea</i> (Guttiferae), árvore cerrado típico	5	11°	Decídua										
cerrado ralo	5	11°											
<i>Vellozia squamata</i> (Velloziaceae), arbusto cerrado típico	5	5°	Sempre -verde Espécie de	45.2 (3.0)	38.9-55.6	65.4 (0.8)	62.9-67.6	28.9 (1.4)	28.9-29	1.4 (5.5)	1.3-1.5	20.6 (0.8)	18.6-22.1
cerrado ralo	5	10°	ressur- reição ¹	45.2 (0.9)	43.0-47.8	61.7 (0.2)	60.8-62.0	30.2 (1.2)	27.4-33.6	1.2 (12.9)	0.9-1.5	27.1 (1.9)	21.7-31.0
<i>Roupala montana</i> (Proteaceae), arbusto cerrado típico	5	7°	Sempre -verde	51.4 (1.6)	48.5-57.2	47.0 (0.9)	44.1-49.4	20.9 (0.3)	20.2-21.4	0.7 (3.8)	0.6-0.8	28.8 (1.9)	25.9-36.7
cerrado ralo	5	5°		46.8 (3.3)	40.5-59.4	44.6 (0.2)	44.1-45.1	19.8 (0.4)	19.2-20.7	0.6 (13.6)	0.4-1.1	35.8 (5.8)	19.2-20.7
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> (Malpighiaceae), árvore cerrado típico	5	6°	Decídua										
cerrado ralo	5	4°											
<i>Sclerolobium paniculatu</i> (Leguminosae), árvore cerrado típico	5	8°	Sempre -verde	55.4 (6.2)	43.6-76.9	46.0 (0.9)	44.6-49.6	33.9 (0.8)	31.7-36.3	1.0 (4.4)	0.9-1.1	32.4 (1.1)	30.4-36.2
cerrado ralo	5	8°	Não- fixadora de N ²	49.0 (2.2)	43.2-55.9	46.1 (0.4)	45.1-47.2	30.4 (1.2)	26.7-33.8	0.5 (12.2)	0.2-0.8	72.2 (16.9)	36.3-131.0

n = número de indivíduos por espécie, IVI = colocação da espécie no IVI do sítio

* *V. squamata* é monocotyledônea, ¹ Oliveira (2004), ² Causin & Bustamante (1997), ³ Haridasan (1982)

Tabela IV - cont

Espécie (família) Forma de vida Sítio	n	IVI	Fenologia / Outra caracte- rística	AFE (cm ² .g ⁻¹)		Teor de umid. (%)		[N] (mg.cm ⁻²)		[P] (mg.cm ⁻²)		Razão N:P	
				Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP*10 ⁻²)	Faixa	Média (EP)	Faixa
Qualea parviflora (Vochysiaceae), árvore cerrado típico	5	4°	Decídua Acumula- dora de Al ³										
cerrado ralo	5	7°											
<i>Eriotheca pubescens</i> (Bombacaceae), árvore cerrado típico	5	1°	Decídua	36.5 (4.9)	28.7-55.6	57.1 (1.1)	55.5-61.7	28.23 (0.3)	27.0-28.5	1.2 (6.5)	1.0-1.4	23.0 (1.3)	19.7-27.6
<i>Qualea grandiflora</i> (Vochysiaceae), árvore cerrado típico	5	2°	Decídua Acumula- dora de Al ²										
<i>Caryocar brasiliense</i> (Caryocaraceae), árvore cerrado típico	5	3°	Decídua										
<i>Salacia crassifolia</i> (Hippocrateaceae), árvo cerrado típico	5	12°	Sempre- verde	46.6 (7.6)	24.5-66.8	46.1 (1.3)	42.3-49.4	26.9 (0.6)	25.1-28.1	0.9 (8.6)	0.6-1.07	29.5 (2.7)	24.8-38.9
<i>Dalbergia miscolobium</i> (Leguminosae), árvore cerrado típico	5	10°	Decídua Fixadora de N										
<i>Acosmium dasycarpum</i> (Leguminosae), árvore cerrado ralo	5	9°	Decídua Fixadora										

n = número de indivíduos por espécie, IVI = colocação da espécie no IVI do sítio

* *V. squamata* é monocotyledônea, ¹ Oliveira (2004), ² Causin & Bustamante (1997), ³ Haridasan (1982)

Tabela IV - cont

Espécie (família) Forma de vida Sítio	n	IVI	Fenologia Outra caracte- rística	AFE (cm ² .g ⁻¹)		Teor de umid. (%)		[N] (mg.cm ⁻²)		[P] (mg.cm ⁻²)		Razão N:P	
				Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP*10 ⁻²)	Faixa	Média (EP)	Faixa
<i>Vochysia thyrsoidea</i> (Vochysiaceae), árvore cerrado ralo	5	2 ^o	Sempre- verde Acumula- dora de Al	36.4 (1.0)	34.0-39.6	60.4 (0.6)	59.3-62.5	28.9 (0.9)	26.7- 32.2	0.9 (6.7)	0.8-1.1	31.4 (1.7)	26.0-34.7
<i>Eremanthus glomerulatus</i> (Compositae), arbusto cerrado ralo	5	1 ^o	Sempre- verde	65.0 (4.3)	49.6-75.1	56.9 (0.8)	54.3-58.3	16.9 (0.6)	15.9- 19.0	0.7 (3.8)	0.6- 0.77	25.6 (2.1)	20.8-31.0
<i>Ouratea hexasperma</i> (Ochnaceae), arbusto cerrado ralo	5	3 ^o	Sempre- verde	67.8 (3.2)	59.3-76.9	51.0 (0.5)	49.4-51.2	18.3 (0.6)	16.2- 20.3	0.5 (3.6)	0.4-0.6	37.0 (2.0)	31.0-41.4
<i>Miconia ligustroides</i> (Melastomataceae), arbusto cerrado ralo	5		Sempre- verde Acumula- dora de Al	67.4 (3.1)	58.2-76.0	53.2 (0.9)	50.5-55.4	20.2 (0.8)	18.4- 22.5	0.8 (2.0)	0.6-1.6	28.3 (4.4)	13.2-38.0

n = número de indivíduos por espécie, IVI = colocação da espécie no IVI do sítio

* *V. squamata* é monocotiledônea, ¹ Oliveira (2004), ² Causin & Bustamante (1997), ³ Haridasan (1982)

Tabela V. Concentrações de pigmentos foliares por unidade de área extraídos a partir de diferentes espécies lenhosas* de Cerrado. As folhas foram coletadas em novembro de 2003 em dois sítios (cerrado ralo e cerrado típico) no Parque Nacional de Brasília.

Espécie (família) Forma de vida Site	n	IVI	Fenologia/ Outra caracteris- tica	cla ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)		Tcl ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)		Razão a:b		Tcar ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)		Ant. ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)	
				Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média*10 ⁻² (EP*10 ⁻²)	Faixa (10 ⁻²)
<i>Kielmeyrea coriaca</i> (Guttiferae) árvore cerrado típico cerrado ralo	6	11°	Decídua	35.2 (1.6)	30.4-39.0	45.0 (2.0)	38.4-49.6	3.6 (0.1)	3.1-3.9	7.4 (1.0)	2.7-9.7	5.6 (1.2)	1.0-10.0
	6	11°		42.7 (2.8)	34.0-53.45	54.8 (3.7)	44.5-69.7	3.6 (0.1)	3.2-4.2	10.1 (0.5)	9.0-12.1	10.9 (1.7)	5.0-16.0
<i>Vellozia squamata</i> (Velloziaceae) arb cerrado típico cerr ralo	6	5°	Sempre- verde Espécie de ressur- reição ¹	55.7 (3.5)	48.0-67.4	68.3 (4.1)	58.5-82.8	4.4 (0.1)	4.0-4.8	10.2 (0.5)	9.1-	4.7 (2.1)	0-13.0
	6	9°		62.3 (3.5)	47.6-71.4	75.9 (4.4)	57.9-86.3	4.6 (0.1)	4.3-4.8	11.5 (0.7)	12.0 8.7- 13.5	4.3 (0.8)	1.0-6.0
<i>Roupala montana</i> (Proteaceae) arbu cerrado típico cerrado ralo	6	7°	Sempre- verde	23.8 (4.0)	16.9-40.8	31.1 (4.9)	21.8-51.4	3.2 (0.2)	2.2-3.8	4.6 (1.0)	2.6-8.9	7.7 (1.7)	1.0-12.0
	6	5°		20.9 (4.0)	14.0-34.9	28.9 (4.6)	19.2-44.4	2.6 (0.3)	1.2-3.7	2.6 (0.2)	1.8-3.2	5.6 (1.1)	3.0-8.0
<i>Byrsonima coccoloba</i> (Malpighiaceae) ár cerrado típico cerrado ralo	6	6°	Breve- decídua	32.3 (0.8)	30.3-35.7	40.6 (1.4)	37.8-46.5	4.1 (0.3)	2.6-4.8	7.0 (0.3)	6.0-7.9	24.4 (3.4)	15.0-35.0
	6	4°		34.6 (2.5)	27.7-44.2	43.2 (3.4)	34.7-57.3	4.1 (0.2)	3.4-4.5	7.4 (0.5)	5.7-9.0	24.5 (1.8)	16.0-28.0
<i>Sclerolobium paniculatum</i> (Leguminosae) ár cerrado típico cerrado ralo	6	8°	Sempre- verde leguminosa não- fixadora ²	49.7 (1.6)	43.2-54.3	64.7 (1.9)	58.0-70.9	3.3 (0.1)	2.9-3.6	10.6 (0.2)	9.7-	42.9 (3.7)	34.0-56.0
	6	7°		50.5 (3.8)	35.2-58.2	67.8 (4.6)	48.3-76.8	2.9 (0.1)	2.4-3.3	11.4 (0.8)	11.5 8.2- 13.0	47.5 (3.9)	31.0-58.0
<i>Qualea parviflora</i> (Vochysiaceae) ár cerrado típico cerrado ralo	6	4°	Breve- decídua Acumula- dora de Al ³	37.7 (1.8)	30.3-42.5	44.3 (2.7)	39.1-56.9	3.7 (0.2)	2.9-4.5	7.1 (0.4)	5.9-8.2	3.6 (1.9)	1.0-8.0
	6	6°		37.5 (2.3)	31.6-44.7	49.3 (3.2)	41.4-59.8	3.2 (0.1)	3.0-3.4	7.1 (0.3)	6.2-8.0	4.8 (1.4)	2.0-12.0

n = número de indivíduos por espécie, IVI = colocação da espécie no IVI do sítio

* *V. squamata* é monocotyledônea, ¹ Oliveira (2004), ² Causin & Bustamante (1997), ³ Haridasan (1982)

Tabela V - cont.

Espécie (família) - Forma de vida Sítio	n	IVI	Fenologia/ Outra característica	cla ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)		Tcl ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)		Razão a:b		Tcar ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)		Ant. ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)	
				Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média*10 ⁻² (EP*10 ⁻²)	Faixa (10 ⁻²)
<i>Eriotheca pubescens</i> (Bombacaceae) árvore cerrado típico	6	1°	Decídua	40.5 (4.2)	26.3-51.3	50.7 (5.6)	33.0-67.1	4.0 (0.3)	3.2-4.9	7.8 (0.6)	5.5-9.5	7.7 (1.5)	2.0- 12.0
<i>Qualea grandiflora</i> (Vochysiaceae) árvore cerrado típico	6	2°	Breve- decídua Acumuladora de Al ²	38.4 (1.9)	31.6-43.7	50.5 (2.4)	42.1-57.7	3.2 (0.1)	2.8-3.6	7.4 (0.2)	6.2-7.9	9.0 (1.5)	3.0- 12.0
<i>Eremanthus goyazensis</i> (Compositae) arbusto cerrado típico	6	9°	Sempre- verde	56.2 (2.1)	48.6-64.6	69.2 (3.0)	58.4-79.5	4.4 (0.2)	3.5-5.0	9.1 (0.5)	7.4-10.8	97.8 (8.0)	79.0- 131.0
<i>Salacia crassifolia</i> (Hippocrateaceae) árvore cerrado típico	6	12°	Sempre- verde	42.4 (2.0)	34.0-47.6	56.7 (2.7)	48.1-62.6	3.0 (0.2)	2.4-4.1	8.0 (0.6)	5.5-9.8	2.1 (0.6)	0-4.0
<i>Caryocar brasiliense</i> (Caryocaraceae) árvore cerrado típico	6	3°	Breve- decídua	47.6 (1.3)	42.7-52.8	63.6 (1.7)	56.9-69.5	3.0 (0.1)	2.8-3.2	9.6 (0.4)	8.4-11.6	4.6 (0.6)	3.0-6.0
<i>Dalbergia miscolobium</i> (Leguminosae) árvore cerrado típico	6	10°	Breve- decídua Fixadora de N	38.9 (3.0)	30.2-48.4	46.5 (3.4)	36.8-57.3	5.1 (0.2)	4.4-5.6	7.4 (0.5)	5.8-8.9	14.1 (2.3)	7.0- 24.0
<i>Acosmium dasycarpum</i> (Leguminosae) árvore cerrado ralo	6	8°	Decídua	52.9 (4.4)	35.9-67.0	69.2 (5.8)	46.3-87.2	3.2 (0.1)	2.8-3.4	10.1 (1.1)	5.3-13.2	5.4 (1.2)	1.0-8.0
<i>Vochysia thyrsoidea</i> (Vochysiaceae) árvore cerrado ralo	6	2°	Sempre- verde Acum. Al	52.4 (3.0)	38.0-58.4	68.3 (3.7)	50.4-75.4	3.3 (0.1)	3.0-3.4	11.7 (0.9)	9.0-14.4	2.25 (0.2)	2.0-3.0

n = número de indivíduos por espécie, IVI = colocação da espécie no IVI do sítio, * *V. squamata* é monocotyledônea, ¹ Oliveira (2004), ² Causin & Bustamante (1997), ³ Haridasan (1982)

Tabela V - cont.

Espécie (família) Forma de vida Sítio	n	IVI	Fenologia / Outra caracte- rística	cla ($\mu\text{g.cm}^{-2}$)		Tcl ($\mu\text{g.cm}^{-2}$)		Razão a:b		Tcar ($\mu\text{g.cm}^{-2}$)		Ant. ($\mu\text{g.cm}^{-2}$)	
				Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP) 10^{-2}	Faixa (10^{-2})
<i>Eremanthus glomerulatu</i> (Compositae) arbusto cerrado ralo	6	1°	Sempre- verde	39.0 (3.0)	28.1-46.4	52.7 (4.1)	36.6-63.0	2.9 (0.1)	2.6-3.4	7.8 (1.4)	1.2-10.5	7.2 (0.9)	4.0-11.0
<i>Ouratea hexasperma</i> (Ochnaceae) arbusto cerrado ralo	6	3°	Sempre- verde (cresci- mento sazonal)	25.4 (7.4)	13.0-50.2	31.7 (8.4)	17.0-60.1	3.7 (0.4)	2.7-5.1	4.8 (1.2)	2.4-8.9	1.4 (0.2)	1.0-2.0
<i>Miconia ligustroides</i> (Melastomataceae) arbusto cerrado ralo	6		Sempre- verde Acumula- dora de Al	24.8 (1.3)	19.2-27.9	32.6 (1.5)	26.3-36.1	3.2 (0.1)	2.7-3.4	5.8 (0.3)	4.8-6.9	2.25 (0.4)	1.0-4.0

n = número de indivíduos por espécie, IVI = colocação da espécie no IVI do sítio

* *V. squamata* é monocotiledônea, ¹ Oliveira (2004), ² Causin & Bustamante (1997), ³ Haridasan (1982)

Tabela VI. Valores de AFE, teor de umidade foliar e concentrações de N e P para diferentes espécies lenhosas* de Cerrado. As folhas foram coletadas no final de novembro de 2004 em dois sítios (cerrado ralo e cerrado típico) no Parque Nacional de Brasília.

Espécie (família) Forma de vida Sítio	n	IVI	Fenologia/ Outra característica	AFE (cm ² .g ⁻¹)		Teor de umid. (%)		[N] (mg.cm ⁻²)		[P] (mg.cm ⁻²)		Razão N:P	
				Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP*10 ⁻²)	Faixa	Média (EP)	Faixa
<i>Kielmeyrea coriacea</i> (Guttiferae), árvore cerrado típico	5	11°	Decídua	58.3 (3.4)	46.2-66.3	66.6 (1.2)	61.7-68.9	22.9 (0.4)	21.3-23.6	1.0 (6.4)	0.8-1.2	21.9 (1.6)	18.7-27.6
	cerrado ralo	5		11°	53.3 (2.5)	48.3-62.5	68.2 (1.2)	65.3-72.7	27.2 (0.6)	25.8-28.5	1.4 (4.6)	1.3-1.5	19.1 (0.8)
<i>Vellozia squamata</i> (Velloziaceae), arbusto cerrado típico	5	5°	Sempre -verde Espécie de ressur- reição ¹	43.6 (0.6)	41.4-44.9	63.0 (0.5)	62.2-65.0	41.4 (0.8)	38.4-42.6	2.1 (5.6)	2.0-2.3	19.2 (0.4)	18.4-20.7
	cerrado ralo	5		10°	39.3 (1.4)	35.9-43.8	60.4 (0.7)	57.8-62.0	44.9 (1.2)	40.4-47.4	2.5 (16.2)	2.0-3.0	17.9 (1.2)
<i>Roupala montana</i> (Proteaceae), arbusto cerrado típico cerrado ralo	5	7°	Sempre -verde	46.3 (1.4)	41.7-50.8	52.9 (1.5)	47.0-54.7	31.0 (2.2)	23.7-35.8	2.0 (0.3)	1.0-2.6	16.1 (1.6)	13.2-22.0
	cerrado ralo	5		5°	55.8 (6.3)	47.0-81.0	50.9 (3.6)	46.3-65.0	19.8 (0.4)	19.2-20.7	0.6 (0.1)	0.4-1.1	35.8 (5.8)
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> (Malpighiaceae), árvore cerrado típico	5	6°	Decídua	75.7 (3.0)	69.5-85.9	61.8 (1.4)	59.5-67.4	24.7 (0.3)	23.6-25.4	0.9 (7.7)	0.8-1.2	28.2 (2.0)	21.4-32.7
	cerrado ralo	5		4°	98.2 (5.9)	87.7-120.6	65.8 (1.5)	61.9-70.0	24.7 (0.3)	23.6-25.4	0.9 (7.7)	0.8 (1.2)	28.2 (2.0)
<i>Sclerolobium paniculatu</i> (Leguminosae), árvore cerrado típico	5	8°	Sempre -verde Não- fixadora de N ²	45.7 (2.9)	37.3-54.6	44.8 (0.7)	42.3-47.0	33.9 (0.8)	31.7-36.34	1.0 (4.3)	0.9-1.1	32.4 (1.0)	30.4-36.2
	cerrado ralo	5		8°	42.9 (2.5)	36.8-51.2	46.3 (0.8)	43.2-47.6	33.4 (0.8)	32.1-35.4	0.9 (4.1)	0.9-1.0	35.9 (0.8)

n = número de indivíduos por espécie, IVI = colocação da espécie no IVI do sítio

* *V. squamata* é monocotyledônea, ¹ Oliveira (2004), ² Causin & Bustamante (1997), ³ Haridasan (1982)

Tabela VI - Cont.

Espécie (família) Forma de vida Sítio	n	IVI	Fenologia/ Outra caracte- rística	AFE (cm ² .g ⁻¹)		Teor de umid. (%)		[N] (mg.cm ⁻²)		[P] (mg.cm ⁻²)		Razão N:P	
				Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP*10 ⁻²)	Faixa	Média (EP)	Faixa
<i>Qualea parviflora</i> (Vochysiaceae), árvore cerrado típico cerrado ralo	5	4°	Decídua Acumu- ladora de Al ³	82.2 (4.7)	69.4-90.6	65.8 (0.7)	64.4-68.4	19.0 (0.2)	18.4-19.3	0.8 (2.9)	0.7-0.8	24.6 (1.2)	21.7-26.5
	5	7°		60.1(2.9)	53.9-69.6	62.4 (1.3)	60.4-67.6	24.1 (0.7)	21.8-26.4	1.2 (1.0)	1.2-1.2	20.7 (0.6)	18.7-22.7
<i>Eriotheca pubescens</i> (Bombacaceae), árvore cerrado típico	5	1°	Decídua	48.4 (6.4)	38.1-73.6	60.7 (3.4)	56.7-74.4	28.2 (0.3)	27.0-28.5	1.2 (6.5)	1.0-1.4	23.0 (1.3)	19.7-27.6
<i>Qualea grandiflora</i> (Vochysiaceae), árvore cerrado típico	5	2°	Decídua Acumu- ladora de Al ²	59.3 (1.4)	56.2-63.4	60.9 (0.6)	59.5-62.7	25.6 (0.4)	24.4-26.8	1.0 (1.4)	1.0-1.1	25.0 (0.5)	23.7-26.4
<i>Salacia crassifolia</i> (Hippocrateaceae), árvo cerrado típico.	5	12°	Sempre -verde	51.3 (2.5)	42.3-56.5	52.2 (1.1)	48.4-54.2	30.7 (0.8)	28.2-32.3	1.0 (0.1)	0.7-1.3	29.7 (3.2)	22.7-38.0
<i>Caryocar brasiliense</i> (Caryocaraceae), árvore cerrado típico	5	3°	Decídua	72.7(4.0)	60.0-80.7	56.8 (0.7)	54.9-58.8	23.4 (0.4)	21.9-24.6	0.8 (6.1)	0.7-0.9	28.9 (2.1)	24.7-35.8
<i>Dalbergia miscolobium</i> (Leguminosae), árvore cerrado típico	5	10°	Decídua Fixado- ra de N	86.7 (3.9)	73.4-96.6	56.0 (0.9)	52.9-58.8	28.0 (0.4)	27.1-29.4	0.7 (0.8)	0.6-0.7	41.0 (1.0)	39.3-45.2

n = número de indivíduos por espécie, IVI = colocação da espécie no IVI do sítio

* *V. squamata* é monocotiledônea, ¹ Oliveira (2004), ² Causin & Bustamante (1997), ³ Haridasan (1982)

Tabela VI - cont

Espécie (família) Forma de vida Sítio	n	IVI	Fenologia/ outra caracte- rística	AFE (cm ² .g ⁻¹)		Teor de umid. (%)		[N] (mg.cm ⁻²)		[P] (mg.cm ⁻²)		Razão N:P	
				Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP)	Faixa	Média (EP*10 ⁻²)	Faixa	Média (EP)	Faixa
<i>Acosmium dasycarpum</i> (Leguminosae), árvore cerrado ralo	5	9 ^o	Decídua	63.7 (2.0)	59.0-70.0	57.0 (1.6)	53.5-63.2	36.8 (0.9)	33.6-38.9	1.0 (4.9)	0.9-1.2	33.7 (0.8)	30.9-35.6
<i>Vochysia thyrsoidea</i> (Vochysiaceae), árvore cerrado ralo	5	2 ^o	Sempre -verde Acumu- ladora de Al	35.7(7.3)	21.3-62.3	65.0 (2.6)	61.4-75.5	34.3 (0.9)	32.8-36.7	1.0 (6.8)	0.8-1.1	34.8 (2.8)	29.2-43.7
<i>Eremanthus glomerulatus</i> (Compositae), arbusto cerrado ralo	5	1 ^o	Sempre -verde	61.2 (1.6)	56.3-64.6	67.8 (3.6)	56.0-78.2	18.9 (0.8)	16.2-20.4	0.7 (3.6)	0.6-0.7	28.1 (1.7)	24.8-34.5
<i>Ouratea hexasperma</i> (Ochnaceae), arbusto cerrado ralo	5	3 ^o	Sempre -verde	52.0 (0.4)	50.9-53.4	72.5 (2.0)	66.0-78.0	24.7 (0.8)	22.9-27.6	1.3 (9.3)	1.0-1.5	19.2 (1.9)	15.0-25.0
<i>Miconia ligustroides</i> (Melastomataceae), arbusto cerrado ralo	5		Sempre -verde Acumul- adora de Al	63.1 (0.4)	61.9-64.0	101.5 (2.0)	97.8-109.3	16.7 (0.4)	15.6-18.3	0.5 (2.4)	0.5-0.6	30.6 (1.5)	26.5-34.6

n = número de indivíduos por espécie, IVI = colocação da espécie no IVI do sítio

* *V. squamata* é monocotiledônea, ¹ Oliveira (2004), ² Causin & Bustamante (1997), ³ Haridasan (1982)

CAPÍTULO 3. RELACIONANDO AS PROPRIEDADES ÓPTICAS E QUÍMICAS DAS FOLHAS EM PLANTAS DE CERRADO

Resumo

Estimativas da composição foliar a partir de sensores remotos vêm sendo objeto de vários estudos no intuito de ampliar o entendimento a respeito do funcionamento de ecossistemas. Entre as abordagens para quantificar nutrientes e água em dosséis baseados na reflectância espectral, está a combinação de comprimentos de onda específicos sob a forma de índices de vegetação. Este capítulo apresenta a magnitude da variabilidade de alguns constituintes químicos (pigmentos, água e alguns nutrientes) amostrados durante a estação seca (julho de 2004) e suas relações com a reflectância espectral. Índices de vegetação presentes na literatura foram usados para extrair informações a partir da reflectância espectral. Correlações espectrais foram utilizadas para localizar os comprimentos de onda dos espectros foliares onde a reflectância é mais bem correlacionada com a concentração química, permitindo uma avaliação do desempenho dos índices. O índice razão simples (SR) possibilitou uma diferenciação das folhas utilizadas de acordo com as concentrações de clorofila total. O índice de reflectância de carotenóides (CRI) permitiu a diferenciação em relação à concentração de carotenóides totais. No entanto, o índice soma de verde (SumG), que considera também a contribuição da clorofila, proporcionou um melhor relacionamento com a concentração de carotenóides, pois considera a redução proporcional da concentração de clorofila. Os índices diferença normalizada de nitrogênio (NDNI), espessura de água equivalente (EWT_{ind}) e diferença normalizada de água (NDWI) proporcionaram um bom relacionamento com o conteúdo foliar de água. Entre os índices utilizados, o SumG e o NDWI apresentaram as melhores relações, indicando que os espectros das folhas de Cerrado utilizadas foram bastante sensíveis à concentração de pigmentos (clorofila) e água. A extração de informações a partir de dados de reflectância agrupados (grupos espectrais) proporcionou uma melhoria nas relações com os parâmetros, de forma geral. A reflectância de dosséis não foi abordada no presente estudo. No entanto, como as folhas são a superfície mais importante na interação com a energia solar, os esforços para o entendimento dos sinais radiométricos da vegetação serão beneficiados com uma interpretação mais explícita das propriedades ópticas e químicas das folhas.

Abstract

The remote estimation of leaf composition has been the goal of many studies that aimed at better understanding of terrestrial ecosystem functioning. The combination of specific spectral bands known as vegetation indices is one of the most common approach to quantify canopy nutrients and water content. This chapter presents the magnitude of variability of some leaf chemical constituents (pigments, water, nitrogen and phosphorus contents) in samples collected during the dry season (July, 2004) and its relationships with spectral reflectance. Vegetation indices from the literature were used to extract information from spectral reflectance. Spectral correlations were used to locate wavelengths in the foliar spectra where the reflectance is better correlated with chemical concentration and thus check the performance of the indices. The simple ratio (SR) indice allowed the differentiation of leaves according total chlorophyll contents at the leaf level. The carotenoid reflectance index (CRI) was able to track total carotenoid (Tcar) contents. However, the Sum Green (SumG), which considers also the chlorophyll contribution, had a better performance to track Tcar, considering the proportional decrease in chlorophyll concentration. Normalized difference nitrogen indice (NDNI), equivalent water thickness (EWT_{ind}) and normalized difference water indice (NDWI) were able to track the leaf water content. The SumG and NDWI indices presented better performances among the employed indices, which indicates that Cerrado leaf spectra were highly sensitive to pigments (chlorophyll) and leaf water. The extraction of information from reflectance data grouped according to spectral groups provided a better relationship with chemicals, in general. Canopy reflectance was not covered in this study. However, as leaves are the most important surface interacting with solar energy, efforts to understand Cerrado vegetation radiometric signals would benefit from a more explicit interpretation of its leaf optical and chemical properties.

INTRODUÇÃO

As savanas representam um bioma significativo em termos globais, cobrindo vasta área dos continentes Africano, Americano, Australiano e Asiático. A vegetação das savanas pode ser descrita como uma camada descontínua de árvores sobre uma camada contínua de gramíneas (Huntley & Walker, 1985). No Brasil Central um complexo de savanas neotropicais recebe a denominação local de Cerrado. A forte distribuição sazonal das chuvas juntamente com a ocorrência de solos distróficos, ricos em óxidos de Fe e Al, aliado à ampla ocorrência de fogo resultaram em um

amplo espectro de estratégias adaptativas bem como a alta biodiversidade desses ecossistemas (Eiten, 1972; Sarmiento, 1984; Walker, 1987; Coutinho, 1990; Dias, 1992; Ratter *et al.*, 2000).

A supressão da cobertura vegetal em ecossistemas de savana é freqüentemente descrita como conseqüência da intensificação do uso da terra e da variabilidade climática (FAO, 1997). De fato, muitas informações ecológicas são perdidas em processos relacionados às mudanças promovidas pelo homem. O sensoriamento remoto é uma tecnologia que apresenta potencial para monitoramento de ecossistemas uma vez que muitos processos ecológicos e biogeoquímicos estão fortemente relacionados à cobertura vegetal (Schlesinger *et al.*, 1990; 1996). Os maiores processos ecológicos envolvidos na troca de matéria e energia, como fotossíntese, produção primária, evapotranspiração e decomposição podem ser relacionados às propriedades ópticas das folhas, como por exemplo as concentrações de clorofila, água, proteínas, celulose e lignina (Jacquemoud *et al.*, 1995).

A estimativa de parâmetros químicos a partir de dosséis por métodos de campo tradicionais é muito morosa e difícil de ser executada em escalas maiores (ecossistemas). Dessa forma, a estimativa remota da composição de folhas vem sendo objeto em muitos estudos visando à melhoria do entendimento do funcionamento de ecossistemas. Avanços no ramo da espectroscopia de imageamento vem indicando que a reflectância (e transmitância) de dosséis obtidas por sensores remotos podem ser utilizadas para a estimativa de alguns compostos foliares em regiões temperadas (ex.: Wessman *et al.*, 1988; Curran, 1989; Curran *et al.*, 1992; Baret *et al.*, 1994; Jacquemoud *et al.*, 1995; Fourty *et al.* 1996).

Poucos estudos vêm considerando a variabilidade espectral da vegetação na região dos Cerrados (Asner, 1998; Miura *et al.*, 2003; Ferreira *et al.*, 2003) devido à alta diversidade de espécies e à dificuldade nas medições de folhas individuais. No entanto, a metodologia vem evoluindo no sentido de possibilitar a obtenção de características de reflectância e transmitância a partir de tecidos foliares utilizando-se esferas integradoras ópticas com adaptações especiais para a leitura das amostras, ligadas ao espectrofotômetro (Daughtry *et al.*, 1989; Mesarch *et al.*, 1999; Asner, 2004). Como as folhas representam a superfície mais importante do ponto de vista da interação da vegetação com a energia radiante, o conhecimento a respeito dos mecanismos que contribuem para as propriedades espectrais irá auxiliar na extração de informações ecológicas a partir de sensoriamento remoto. Atualmente nenhum estudo abordou adequadamente a complexa química das folhas de

Cerrado.

O objetivo deste capítulo é relacionar as propriedades ópticas das folhas de Cerrado às propriedades estruturais (área foliar específica) e aos seguintes constituintes químicos: concentrações de clorofila a, clorofila b, carotenóides totais, antocianina, água, nitrogênio e fósforo.

REVISÃO DE LITERATURA

Características espectrais de uma folha

As propriedades ópticas de uma folha são função de sua estrutura, teor de umidade e concentração de componentes bioquímicos (Gates *et al.*, 1965; Gausman, 1974; Wessman, 1990; Curran *et al.*, 1992; Jacquemoud *et al.*, 1996; Fourty *et al.*, 1996). As folhas são formadas por três tecidos básicos: epiderme, mesófilo fotossintético e tecidos vasculares (xilema e floema) (Figura 3.1). A estrutura celular é muito variável, dependendo da espécie e das condições ambientais durante o crescimento. O mesófilo fotossintético é formado por diferentes células que compõem o parênquima paliçádico e o mesófilo esponjoso, ambos ricos em cloroplastos. A maioria das folhas possui pelo menos uma camada distinta de células alongadas de arranjo compacto (parênquima paliçádico) na parte superior do mesófilo. Na parte inferior, de formato mais irregular e sem arranjo definido, estão as células do mesófilo esponjoso. O mesófilo esponjoso apresenta espaços intercelulares cheios de ar, formando uma rede de passagem pela qual o CO₂ alcança as células fotossintéticas e que o O₂ retorna à atmosfera externa, por meio dos estômatos. A rede de tecidos do sistema vascular supre a folha com água e nutrientes do solo (xilema) e constitui a passagem por onde os produtos produzidos na folha fluem para as demais partes da planta (floema) (Jensen, 2000).

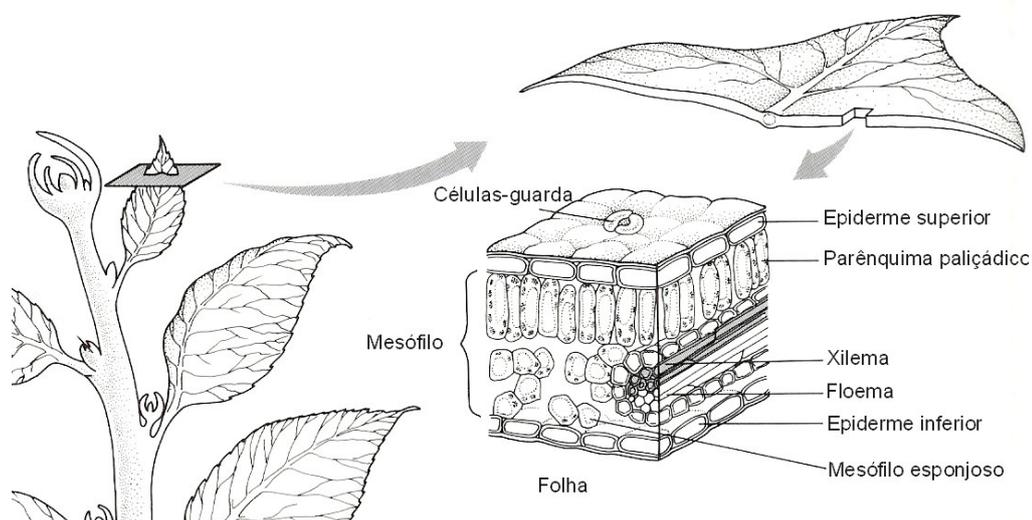


Figura 3.1 Seção transversal de uma folha (Fonte: Taiz & Zeiger,1991)

A radiação eletromagnética pode ser considerada como um conjunto de partículas (chamadas de *quanta* ou fótons) e um conjunto de ondas. Raios gama, ultravioleta, visível, infravermelho e microondas são algumas das denominações de faixas do espectro de radiação eletromagnética. Elas diferem umas das outras apenas em relação ao comprimento de onda (λ) e quantidade de energia (Mauseth, 1991).

Toda matéria é composta por átomos e moléculas com composição particular. Conseqüentemente, ela reflete, absorve e transmite radiação eletromagnética de forma única, isto é, ela possui características espectrais ou assinatura própria. No caso das plantas verdes, as moléculas que absorvem luz na região do visível do espectro eletromagnético recebem a denominação de pigmento (Jensen, 2000).

A epiderme superior das folhas é coberta pela cutícula que pode refletir alguma luz. Muitas folhas que crescem em ambientes de alta luminosidade possuem cutícula espessa. Outras projetam “pelos” para fora da epiderme superior para reduzir a intensidade da radiação incidente na folha. Como as células epidérmicas não possuem cloroplastos (onde se encontram os pigmentos), muito da energia dos comprimentos de onda do visível e do infravermelho próximo é transmitida às células do parênquima paliçádico e do mesófilo esponjoso. A clorofila (presente nos cloroplastos) das células do parênquima paliçádico possui um impacto significativo na absorção e reflectância da luz do visível, enquanto as células do mesófilo esponjoso possuem um impacto significativo na absorção e reflectância da energia incidente do infravermelho (Mauseth, 1991; Jensen, 2000).

As dimensões físicas das células epidérmicas e do mesófilo esponjoso (tipicamente, 18 μm x 15 μm x 20 μm) assim como as do parênquima paliçádico (tipicamente, 15 μm x 15 μm x 60 μm) são grandes quando comparadas aos comprimentos de onda ópticos da radiação eletromagnética. Os constituintes foliares que possuem dimensões compatíveis para interagir são: celulose (encontrada nas paredes celulares), solutos (íons e moléculas), espaços intercelulares e pigmentos. Os cloroplastos apresentam diâmetro em torno de 5-8 μm e aproximadamente 1 μm de comprimento e são compostos por finas camadas de estruturas chamadas grana (aproximadamente 0,5 μm de comprimento e 0,05 μm de diâmetro) dentro das quais estão as moléculas de clorofila (Jensen, 2000; Ponzoni, 2001).

Quando o *quantum* de energia não possui comprimento de onda e quantidade de energia compatível com o pigmento, ele passa pelas ligações entre os átomos

sem ser absorvido. Mas quando o quantum possui o comprimento de onda compatível, ele é absorvido pelo pigmento e o elétron se desloca para um orbital de maior nível energético ou estado de excitação. As feições espectrais produzidas em decorrência de processos eletrônicos (transições atômicas) e processos vibracionais (transições moleculares) são identificadas como picos negativos nos espectros de reflectância (Meneses, 2001).

Os pigmentos fotossintéticos (clorofilas e carotenóides) dominam as propriedades espectrais da folha nos comprimentos de onda do visível (VIS; 0,4 a 0,7 μm) (Gates *et al.*, 1965; Gausman, 1974). Fortes feições de absorção ocorrem nessa região espectral por causa da fotossíntese (transições eletrônicas que ocorrem em átomos específicos dos pigmentos) (Hodanova, 1985). As clorofilas absorvem energia incidente eficientemente nas regiões do azul (0,4-0,5 μm) e vermelho (0,6-0,7 μm), enquanto os carotenóides absorvem energia predominantemente na região do azul. Gitelson *et al.* (2002) observaram que a reflectância recíproca (R_λ)⁻¹ entre 505 e 550 nm é uma medida da concentração total de pigmentos ($T_{cl} + T_{car}$) e que não há indícios de absorção de carotenóides, somente de clorofila, a partir de 550 nm, em estudo recente relacionando individualmente as concentrações de clorofilas e de carotenóides aos espectros de reflectância (Figura 3.2). Na região do verde (0,5-0,6 μm), entre as fortes feições de absorção da clorofila, ocorre uma elevação relativa da reflectância, responsável pela cor verde das folhas.

Nas folhas verdes, os carotenóides são normalmente mascarados devido a sobreposição dos picos de absorção na região do azul e à maior concentração de clorofilas do que de carotenóides nas folhas. No entanto, quando as folhas iniciam o processo de senescência ou estresse, com redução na concentração de clorofilas, os carotenóides e outros pigmentos (antocianinas) podem se tornar predominantes (Jensen, 2000).

A reflectância da folha aumenta drasticamente nos comprimentos de onda do infravermelho próximo (IVP; 0,7 a 1,3 μm) como resultado do espalhamento dos fótons induzido por descontinuidades nos índices de refração dos diferentes

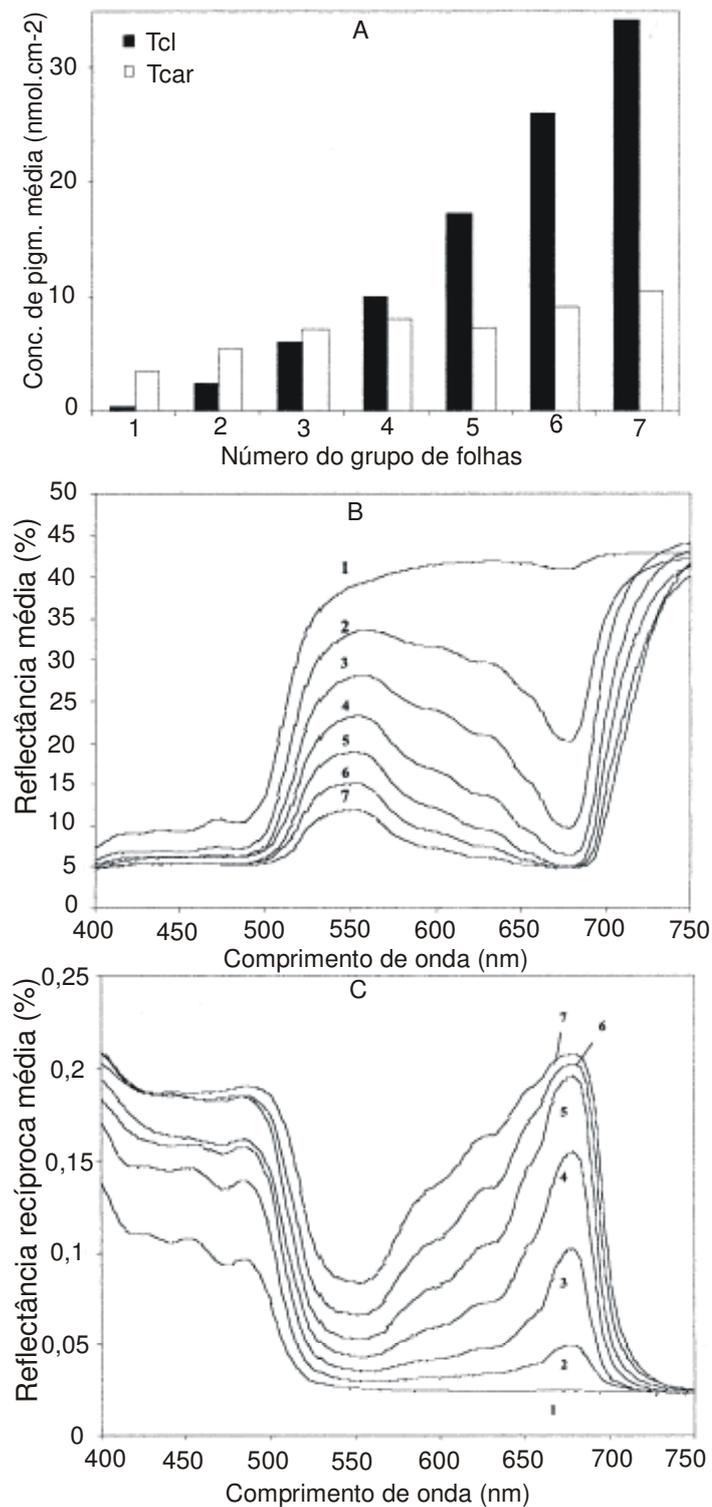


Figura 3.2 Concentração de pigmentos (A), reflectância (B) e reflectância recíproca (C) de diferentes grupos de folhas da espécie *Acer plantanoides*, L. A coloração das folhas variou de amarelo (grupo 1) a verde escuro (grupo 7). (Fonte: Gitelson *et al.*, 2002).

constituintes do mesófilo esponjoso (~1,4 para paredes de células hidratadas; ~1,3 para água e 1 para o ar) (Wooley, 1971; Gausman, 1974). A transição abrupta entre a forte absorção que ocorre nos comprimentos de onda do visível e o forte

espalhamento no infravermelho próximo é conhecida por “red edge” (Horler *et al.*, 1983; Lichtenthaler *et al.*, 1996; Curran *et al.*, 1991). As plantas se adaptaram a não utilizar a quantidade massiva de radiação do IVP, refletindo (40-60%) e transmitindo (45-50%) sua maior parte, o que permite controlar o aquecimento da folha e prevenir a desnaturação irreversível de proteínas (Jensen, 2000). Desta forma, altos valores de reflectância são encontrados no domínio do IVP. As duas feições de absorção localizadas no NIR (0,97 e 1,2 μm) são descritas como fracas feições de absorção de água (Curran, 1989; Gao & Goetz, 1995; Kokaly *et al.*, 1998).

As feições de absorção de água dominam as propriedades espectrais da folha nos comprimentos de onda do infravermelho ondas curtas (IVOC; 1,3 a 2,6 μm). Essas fortes feições de absorção em 1,40 μm e 1,94 μm resultam de vibrações de dobramento e estiramento nas ligações de O-H da água e de outros componentes químicos (Dank *et al.*, 1984; Curran, 1985; Curran, 1989). No entanto, quando as fortes feições de absorção da água não estão presentes (espectro de uma folha seca), as feições de absorção devido às proteínas, lignina e celulose são ressaltadas no espectro (Figura 3.3) (Kokaly *et al.*, 1998).

Medidas detalhadas de espectroscopia em folhas secas realizadas por pesquisadores do Departamento de Agricultura dos Estados Unidos (USDA) na década de 60 revelaram a presença de aproximadamente 42 feições de absorção menores que, em folhas frescas seriam provavelmente mascaradas pelas fortes feições de absorção da água. Na década de 70, essas feições de absorção foram correlacionadas com a concentração de compostos orgânicos (ex. celulose, lignina, proteína, açúcar, óleo e amido) de folhas secas. Esses compostos absorvem fortemente radiação nas regiões do ultravioleta ($\lambda < 0,4 \mu\text{m}$) e infravermelho médio ($\lambda > 2,4 \mu\text{m}$) como resultado das vibrações de dobramento e estiramento nas ligações de C-H, N-H, C-O e O-H. Essas feições de absorção menores que ocorrem na região de 0,4-2,5 μm são geralmente fracas e largas e resultam de feições harmônicas e de sobreposição (*overtones*) das fortes feições de absorção e de combinação de bandas (*combination bands*) em comprimentos de onda menores que 0,4 μm e maiores que 2,4 μm (Curran, 1989).

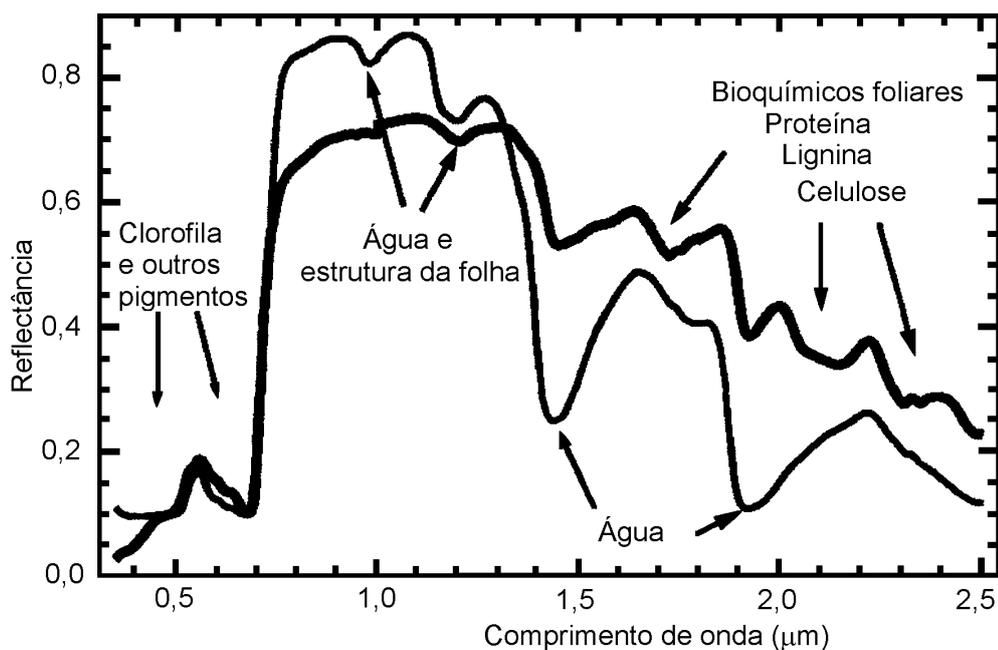


Figura 3.3 Espectros de reflectância obtidos em laboratório a partir de folhas de carvalho frescas (linha fina) e depois de secas (linha grossa) (Kokaly *et al.*, 1998)

Todas as plantas possuem os mesmos constituintes básicos: clorofilas e outros pigmentos, água, proteínas, açúcares, amido, graxas e moléculas bioquímicas estruturais (lignina e celulose). Todos eles contribuem para o espectro de reflectância da folha (e da vegetação). No entanto, diferentes plantas contêm quantidades variáveis de cada um desses componentes, responsáveis por súbitas alterações na forma das feições de absorção (Kokaly *et al.*, 1998) e, portanto, possibilitando sua distinção espectral. Por outro lado, diferentes plantas podem apresentar bandas de absorção similares, razão pela qual uma única feição de absorção não pode ser isolada e diretamente relacionada à abundância química de um constituinte da planta (Curran, 1989).

Estimativa da composição bioquímica foliar a partir da reflectância espectral

As propriedades espectrais da vegetação vêm sendo amplamente utilizadas em estudos de sensoriamento remoto para mapear variáveis ecológicas de interesse. Jordan (1969) apresentou o trabalho pioneiro baseado na combinação de respostas multiespectrais de bandas do infravermelho próximo e vermelho em uma razão simples, que apresentava alta correlação com o índice de área foliar. A partir desse estudo, muitas combinações de bandas espectrais (índices) vêm sendo propostas, modificadas e criticadas como medidas das características da vegetação (Lawrence & Ripple, 1998).

Os índices de vegetação são definidos como a combinação de duas ou mais bandas espectrais selecionadas para ressaltar sua relação com os parâmetros da

vegetação (Jackson & Huete, 1991). A espectroscopia de reflectância possibilitou a detecção de feições de absorção estreitas, proporcionando o desenvolvimento de novos índices bem correlacionados com os pigmentos em nível de folha (ex. Chapelle *et al.*, 1992; Lichtenthaler *et al.*, 1996; Gitelson & Merzlyak, 1996; Blackburn, 1998; Datt, 1998; Gamon *et al.*, 1997; Datt, 1998; Gitelson *et al.*, 2001, 2002; Sims & Gamon, 2002) bem como de outros compostos bioquímicos. No entanto, essas relações entre a reflectância da folha e os componentes bioquímicos precisam ser testadas entre espécies e regiões para que possam ser mais úteis em estudos ecológicos.

Menor atenção vem sendo dada aos compostos bioquímicos que não são pigmentos, mas que também são responsáveis por feições de absorção nos espectros de reflectância, devido à sua menor expressão na região espectral de ondas curtas. No entanto, as sobreposições e combinações de suas absorções fundamentais aparecem nas regiões espectrais do IVP e IVOC. Esse fenômeno permitiu o desenvolvimento de métodos operacionais de espectroscopia do IVP, que vêm sendo rotineiramente utilizada nas análises de qualidade de forragens nos Estados Unidos. Nesse ramo, a prática comum é o estabelecimento de regressões entre a reflectância do material seco (folha) e triturado e o conteúdo bioquímico utilizando os resultados da análise química, em um número restrito de amostras. Essa abordagem assume que o espectro foliar é a soma das feições de absorção de cada parâmetro químico multiplicado pela sua concentração. Análises estatísticas como regressões múltiplas (*stepwise*) vêm sendo utilizadas para localizar os comprimentos de onda do espectro onde a derivada da reflectância é correlacionada com a composição química. Uma vez estabelecidos os comprimentos de onda, as medições podem então ser realizadas para as outras amostras. As relações entre a reflectância espectral e a composição bioquímica, inicialmente estabelecidas para folhas secas e plantas não cultivadas, foram utilizadas no propósito de transferir esses procedimentos às observações de sensoriamento remoto (Curran *et al.*, 1992; Jacquemoud *et al.*, 1995; Fourty *et al.*, 1996; Wessman *et al.*, 1998). No entanto, na transição das condições controladas de laboratório para os estudos envolvendo dosséis (ex. espectros obtidos a partir de sensores aerotransportados ou orbitais), muitos efeitos perturbadores incluindo variações na intensidade e ângulo da iluminação solar, geometria de visada, condições atmosféricas, arquitetura do dossel e componentes de fundo (ex. vegetação graminosa e/ou solo) são introduzidos. Nessas condições os métodos estatísticos perdem robustez e portabilidade (Dawson *et al.*, 1999).

Três diferentes abordagens vêm sendo adotadas para relacionar a absorção e espalhamento da luz aos constituintes bioquímicos. Inicialmente, muitos estudos centraram nas correlações estatísticas entre a reflectância (ou transmitância) e o conteúdo bioquímico (ex. Kupiek & Curran, 1995). Outros utilizaram analogias espectrais entre folhas e dosséis (ex. Baret *et al.*, 1994). E finalmente, muitos pesquisadores vêm utilizando modelos para integrar e interpretar a variabilidade bioquímica de folhas e de dosséis (Jacquemoud *et al.* 1995; Asner, 1998; Baret *et al.*, 1992).

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi conduzido no Parque Nacional de Brasília (PNB), localizado na porção noroeste do Distrito Federal (15°35', 15°45' Sul e 48°05', 48°53' WGr, Brasília-Distrito Federal) que cobre uma área total de 30.556 ha (Figura 3.4). A reserva fica situada na região central do Cerrado, caracterizada pela forte sazonalidade das chuvas e altas temperaturas diurnas, um clima Aw segundo a classificação de Köppen. A média anual de precipitação fica em torno de 1500 mm, variando de 750 a 2000 mm, praticamente concentrada nos meses de outubro a março (Adámoli *et al.*, 1987).

Os solos são de modo geral bem drenados, fortemente ácidos e distróficos, muito ricos em óxidos de Fe e Al e representam um fator adicional limitante ao crescimento das plantas devido à alta fixação de P (Haridasan 2000, 2001).

A vegetação do Cerrado comporta muitas associações de plantas (fitofisionomias) incluindo formações de campo, savânicas e florestais (Ribeiro & Walter, 1998). Dentro do PNB as fitofisionomias mais representativas são: campo, cerrado e mata de galeria, em um gradiente crescente de densidade de plantas. A formação dominante é o cerrado *sensu stricto*, uma formação savânica composta por espécies arbóreas sempre verdes e decíduas dispersas sobre uma camada graminosa.

No presente estudo, uma área de cerrado típico (S15°43'58"/W48°00'11") e outra de cerrado ralo (S15°36'26"/W48°01'47") foram utilizadas para a coleta de plantas.

Seleção de espécies

As espécies foram selecionadas após levantamento fitossociológico e representam as espécies dominantes em dois sítios de Cerrado do PNB. Foi realizado um inventário da vegetação nos dois sítios de estudo para comparar a

composição das espécies lenhosas. O Índice de Valor de Importância – IVI (soma da abundância, dominância e frequência relativas) foi utilizado para selecionar as espécies mais representativas em cada sítio. As plantas lenhosas foram inventariadas utilizando-se o método Ponto-Quadrante (Cottam & Curtis, 1956). Quatro transectos de 250 m (espaçados de 50 m) foram estabelecidos em cada uma das áreas no sentido Norte-Sul, cobrindo uma área total de 37.500 m². Nesses transectos foram marcados pontos a cada 10 m para amostrar as quatro plantas lenhosas mais próximas com diâmetro ≥ 5 cm a 30 cm do solo, sendo uma em cada um dos quadrantes (NO, NE, SO, SE). Além da identificação das espécies foram também medidas a altura e a circunferência à altura do peito (CAP). Esses dados foram utilizados para o cálculo dos parâmetros do IVI e a análise foi feita utilizando-se o programa FITOPAC (Shepherd, 1994). Na tabela 3.1 são apresentadas as espécies selecionadas de acordo com a hierarquia do IVI em cada sítio. A classificação em relação à fenologia foliar (Tabela 3.1) envolveu as seguintes categorias: decíduas (mais de duas semanas sem folhas), breve-decíduas (até duas semanas sem folhas), sempre-verdes de crescimento sazonal e sempre-verdes de crescimento contínuo (pouca redução da copa, sem troca completa na estação de crescimento) (Oliveira, 2005).

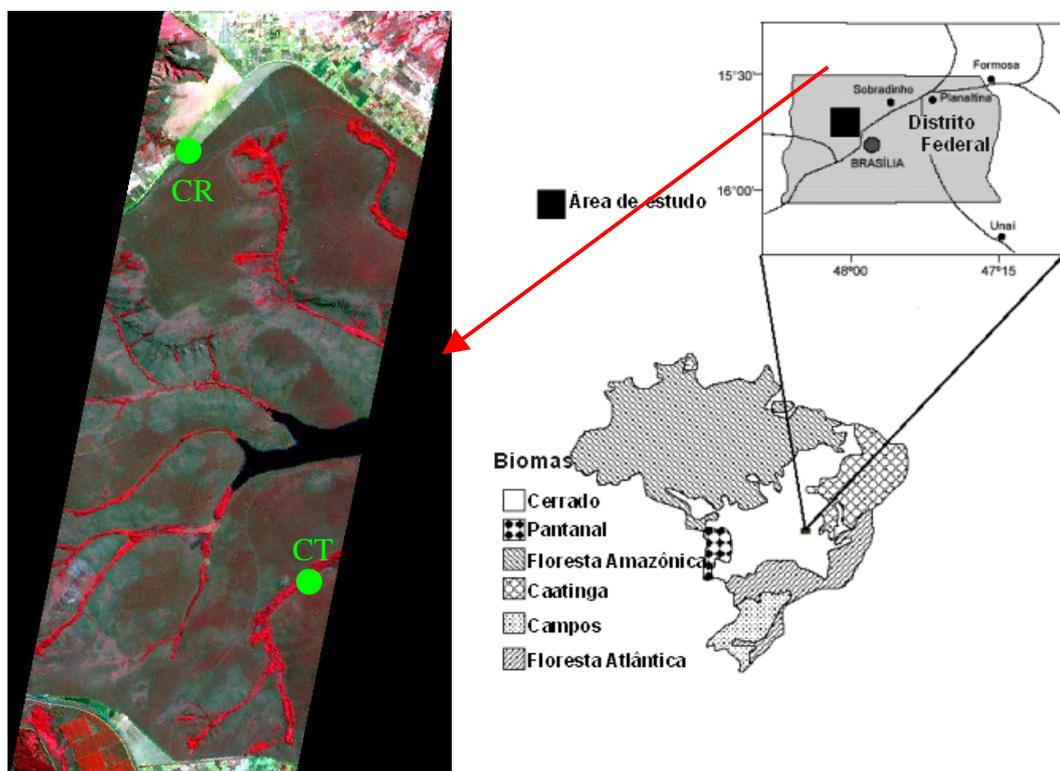


Figura 3.4 Localização do Parque Nacional de Brasília, DF - Brasil e dos sítios de cerrado típico (CT) e cerrado ralo (CR) no Parque Nacional de Brasília, Brasília-DF.

Imagem do sensor EO-1 Hyperion, 20/07/2001 (850/650/550 nm, RGB). Fonte: Miura *et al.*, 2003.

Medidas das Propriedades Ópticas das Folhas

Na segunda quinzena de julho de 2004 (estação seca), foram coletadas folhas expandidas do topo do dossel de 5 diferentes indivíduos das espécies selecionadas em áreas de cerrado do PNB. Todas as medidas foram feitas em tempo inferior a 10 minutos a partir da coleta das folhas. Valores de reflectância e transmitância hemisférica do espectro (400 a 2450 nm) foram obtidos usando-se um espectrorradiômetro (Fr-Pro-Milspec, Analytical Spectral Devices, Inc., Boulder, Colorado), uma esfera integradora (Li-1800, Licor Inc., Lincoln, Nebraska) recoberta internamente com uma camada de *Spectralon* e uma fonte de luz de alta intensidade, refrigerada e adaptada para medições no espectro todo (Figura 3.5). O espectrofotômetro ASD adquire medidas em intervalos de 1,4 nm na região do VIS/IVP [400-1300 nm; *full-width at half-maximum* (FWHM)=3-4 nm] e de 2,2 nm na região do IVOC (1300-2450 nm, FWHM=10-12 nm). Cada amostra de reflectância e transmitância resultou de uma média de 50 medidas espectrais individuais.

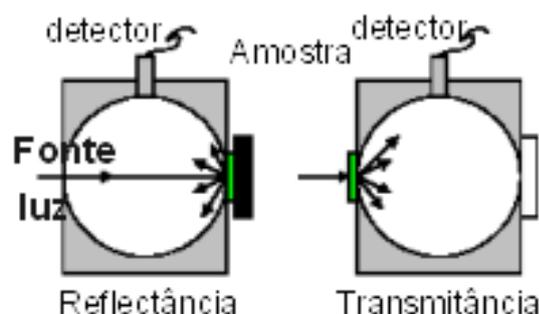


Figura 3.5 Esquema de utilização da esfera integradora para a obtenção de espectros de reflectância e transmitância de folhas. A esfera possui três aberturas: entrada de luz, colocação da amostra e para conexão com o espectrorradiômetro. Observa-se que para as medidas de transmitância a luz passa pela amostra (folha) e a outra entrada é vedada.

Química foliar

Foram amostrados os indivíduos de maior IVI de cada sítio (Tabela 3.1), utilizando-se como critério de seleção folhas expandidas localizadas no topo do dossel. Foram utilizadas 5 folhas de diferentes indivíduos de cada espécie. Todas

Tabela 3.1. Lista das espécies (família, fenologia e outras características) coletadas no Parque Nacional de Brasília.

Espécies	Família	Fenologia	Outras características
1. <i>Eriotheca pubescens</i>	Bombacaceae	Breve-decídua	
2. <i>Qualea grandiflora</i>	Vochysiaceae	Breve-decídua	Acumuladora de Al
3. <i>Caryocar brasiliense</i>	Caryocaceae	Breve-decídua	
4. <i>Qualea parviflora</i>	Vochysiaceae	Breve-decídua	Acumuladora de Al
5. <i>Vellozia squamata</i>	Velloziaceae	Sempre verde	Planta de ressurgência ¹
6. <i>Byrsonima coccolobifolia</i>	Malpighiaceae	Breve-decídua	
7. <i>Roupala montana</i>	Proteaceae	Sempre verde (crescimento sazonal)	
8. <i>Sclerolobium paniculatum</i>	Leguminosae	Sempre verde	Não fixadora de N
9. <i>Eremanthus goyazensis</i>	Compositae	Sempre verde (crescimento sazonal)	
10. <i>Dalbergia miscolobium</i>	Leguminosae	Breve-decídua	Fixadora de N
11. <i>Kielmeyera coriacea</i> <i>coriacea</i>	Guttiferae	Decídua	
12. <i>Salacia crassifolia</i>	Hippocrateaceae	Sempre verde	
13. <i>Palicourea rígida</i>	Rubiaceae	Sempre verde	Acumuladora de Al
14. <i>Eremanthus glomerulatus</i>	Compositae	Sempre verde (crescimento sazonal)	
15. <i>Vochysia thyrsoidea</i>	Vochysiaceae	Sempre verde	Acumuladora de Al
16. <i>Ouratea hexasperma</i>	Ochnaceae	Sempre verde (crescimento sazonal)	
17. <i>Acosmium dasycarpum</i>	Leguminosae	Decídua	
18. <i>Miconia ligustroides</i>	Melastomataceae	Sempre verde	Acumuladora de Al

¹Oliveira (2004)

as folhas utilizadas para medições espectrais foram coletadas entre 10:00 e 12:00 horas da manhã. As folhas foram armazenadas em embalagens tetrapack, protegidas da luz e mantidas em recipiente térmico com gelo até a realização das análises em laboratório. As análises foliares incluíram: pigmentos (clorofila *a* e *b*, carotenóides totais e antocianinas), espessura de água equivalente obtida em

campo (EWT_c), água foliar, área foliar específica (AFE) e concentrações de nitrogênio foliar [N] e de fósforo foliar[P].

Determinação de pigmentos foliares

A extração de clorofila *a*, clorofila *b* e carotenóides totais foi feita a partir de discos foliares de 0,55 cm de diâmetro, incubados em 1 ml de dimetilsulfóxido (DMSO) em banho-maria (65 °C). O tempo de incubação necessário para a extração dos pigmentos foi determinado para cada espécie em testes preliminares de acordo com as características da folha (cutícula e espessura da folha). Os extratos foram transferidos para cubetas e os valores de absorvância foram lidos contra uma solução DMSO (branco) utilizando um espectrofotômetro da marca Genesys 2 PC (Thermo Spectronic). Esse equipamento opera no intervalo de 200 e 1100 nm com ± 1 nm de acurácia, $\pm 0,5$ nm de precisão e 3 nm de resolução espectral no modo “scan”. As concentrações de clorofila *a* e *b* foram calculadas de acordo com as equações de Arnon (1949): $cla (\mu\text{g.mL}^{-1}) = 12,7 A_{663} - 2,69 A_{645}$; $clb (\mu\text{g.mL}^{-1}) = 22,9 A_{645} - 4,68 A_{663}$; $Tcl=cla+clb$. A estimativa de carotenóides totais foi feita a partir da equação de Lichtenthaler & Wellburn (1983): $Tcar (\mu\text{g.mL}^{-1}) = (1000 A_{470} - 3,27 cla - 104 clb)/229$. As antocianinas foram extraídas a partir de outros discos de 0,55 cm de diâmetro, retirados da mesma folha, incubados em 1 ml de metanol-HCl (0.1% HCl, v/v) a -16 °C e mantidos a 4 °C no escuro por for 24 horas. Os extratos foram transferidos para cubetas e a absorvância lida contra uma solução de metanol-HCl (branco). As concentrações de antocianina foram calculadas de acordo com as equações de Murray & Hackett (1991) com correção do efeito da clorofila (AA) por meio da subtração de 24% da absorvância do comprimento de onda máximo da clorofila (A_{653}): $AA (\mu\text{g.mL}^{-1}) = A_{532} - 0,24 A_{653}$.

Espessura de água equivalente (EWT_c), água foliar e área foliar específica (AFE)

A área foliar foi estimada individualmente utilizando-se um *scanner* de mesa e o programa AREA (Caldas *et al.*, 1992). As folhas foram então secas em estufa a 70 °C até atingirem peso constante para a determinação da AFE (AFE= área unitária da folha por massa seca) e EWT_c (massa de água por unidade de área foliar).

Concentrações de N e P

As amostras de folhas secas foram trituradas e uma sub-amostra foi destinada à análise de concentração de nitrogênio e fósforo utilizando-se o método Kjeldal padrão com digestão sulfúrica/sulfato cobre. Os extratos provenientes da digestão foram analisados por meio de um autoanalisador AlpKem (O-I Analytical, College Station, TX, USA).

Extração de informações espectrais

Índices de vegetação (IVs) hiperespectrais e análises de regressão espectral foram utilizadas para quantificar a sensibilidade das propriedades ópticas das folhas, em comprimentos de onda específicos, a cada um dos constituintes bioquímicos. A seleção entre os diversos IVs existentes foi feita por G. Asner baseada em detalhada revisão de literatura (Asner, G.P., *Vegetation Tools Manual*, ENVI 4.2, Research Systems Inc., no prelo). Maiores detalhes a respeito dos IVs são fornecidos na próxima seção. Os ensaios de correlação espectral ao longo de todo o espectro foram feitos utilizando-se regressões lineares múltiplas, banda a banda, entre cada comprimento de onda do espectro e o bioquímico foliar correspondente. Os coeficientes de correlação foram colocados em gráficos e comparados com o espectro original (médio) das folhas de Cerrado para compreender a forma do *continuum* espectral.

Índices de Vegetação

Os IVs vêm sendo amplamente utilizados para a estimativa de nutrientes e água de folhas por meio da combinação de dados de múltiplas bandas espectrais em um valor único. Com o intuito de estender essa abordagem para a escala de dosséis e incorporar variações biofísicas de atributos das plantas (ex. IAF), foram desenvolvidos índices a partir de bandas espectrais estreitas para realçar o sinal radiométrico da vegetação e proporcionar medições aproximadas da quantidade de vegetação verde viva.

Enquanto as medidas de reflectância na região do vermelho (625-675 nm) são muito sensíveis à concentração de clorofila, a reflectância no IVP é insensível às mudanças de concentração de clorofila. Índices baseados em razões, como a razão simples (SR), normalmente realizam a divisão do valor de reflectância de um comprimento de onda não variante (tipicamente entre 750 e 900 nm) pela

reflectância de um comprimento de onda com alta sensibilidade às alterações de concentração de clorofila (tipicamente entre 660 e 720 nm). Em uma dada imagem ou *pixel*, quanto maior for a diferença entre o valor da reflectância da região do vermelho e do IVP, maior é a quantidade de vegetação verde. Os índices baseados na diferença normalizada (ex. NDVI) utilizam os mesmos comprimentos de onda que a razão simples, mas realizam a subtração e então a divisão do comprimento de onda não variante pelo comprimento de onda com alta sensibilidade. O valor é então normalizado dividindo-se pela soma da reflectância dos mesmos comprimentos de onda. Já os índices tipo “red edge”, não se baseiam propriamente na reflectância, mas na posição do comprimento de onda da transição entre a baixa reflectância na região do vermelho e a alta reflectância na região do infravermelho.

Alguns índices de folhas e dosséis selecionados da literatura e utilizados no presente estudo são apresentados na Tabela 3.2.

Tabela 3.2. Índices de vegetação utilizados no presente estudo.

Índice	Nome	Escopo	Equação	Referência
SR	<i>Simple Ratio</i>	Vegetação verde	R_{800}/R_{680}	Jordan (1969)
SumG	<i>Sum-Green</i>	T _{chl} e T _{car} (folha)	$\Sigma(R_{500}\dots 599)$	
CRI	<i>Carotenoid Reflectance</i>	T _{car} (folha)	$(R_{510})^{-1} - (R_{550})^{-1}$	(Gitelson <i>et al.</i> , 2002)
NDNI	<i>Normalized Difference Nitrogen Index</i>	N (folha)	$\{[\log(1/R_{1510}) - \log(1/R_{1680})] / [\log(1/R_{1510}) + \log(1/R_{1680})]\}$	(Serrano <i>et al.</i> , 2000)
ARI	<i>Anthocyanin Reflectance</i>	Antoc. (folha)	$(R_{550})^{-1} - (R_{750})^{-1}$	(Gitelson <i>et al.</i> , 2001)
EWT _{ind}	<i>Equivalent liquid water thickness</i>	Água (dossel)	$\Sigma(R_{867}\dots 1049)$	
NDWI	<i>Normalized Difference Water</i>	Água (dossel)	$(R_{857} - R_{1241}) / (R_{857} + R_{1241})$	(Gao, 1996)

Nota: Os índices de vegetação sem citação não possuem origem clara na literatura, mas são periodicamente discutidos por vários autores.

Análises Estatísticas

As relações entre a reflectância e os parâmetros químicos foram testadas por meio da correlação de Pearson e análises de regressão (SPSS, v10.0). A significância estatística foi definida como $P \leq 0.10$.

RESULTADOS

Química Foliar

Os valores máximos e mínimos das concentrações de pigmentos, nutrientes e medidas biofísicas obtidos a partir das folhas individuais de 18 espécies de Cerrado e agrupados por espécies são apresentados na Tabela 3.3.

As concentrações médias de clorofila total (Tcl) variaram de 27,9 $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ a 100,3 $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (Tabela 3.3). As espécies pertencentes à família Leguminosae (*Acosmium dasycarpum*, *Dalbergia miscolobium* e *Sclerolobium paniculatum*) apresentaram as maiores concentrações médias de Tcl enquanto as menores concentrações médias foram observadas para as duas espécies da família Compositae (*Eremanthus glomerulatus* e *Eremanthus goyazensis*). Os valores para a razão entre clorofila a e clorofila b (razão a:b) variaram de 2,6 (*Caryocar brasiliensis*) a 7,0 (*Dalbergia miscolobium*). A espécie *D. miscolobium* apresentou os mais baixos valores de clb em relação às outras espécies. Depois dessa espécie, o maior valor para a razão a:b foi apresentado pela espécie *Salacia crassifolia* (4,6) (Hippocrateaceae).

As concentrações médias de carotenóides totais variaram de 8,12 $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*E. glomerulatus*) a 16,53 $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*S. paniculatum*). Os valores médios para a razão entre carotenóides totais e clorofila total (razão Tcar:Tchl) variaram de 0,08 (*Vochysia thyrsoidea*) a 0,4 (*Kielmeyera coriacea*).

As concentrações médias de antocianinas (ant) variaram de 0,01 $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*Palicourea rígida*) a 0,24 $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*Byrsonima coccolobifolia*).

As concentrações médias de nitrogênio variaram de 10,4 (*E. goyazensis*) a 52,0 $\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*D. miscolobium*). As outras duas espécies de leguminosas (*S. paniculatum* e *A. dasycarpum*) também apresentaram altas concentrações médias quando comparadas às outras espécies. As concentrações médias de fósforo variaram de 0,6 $\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*Miconia ligustroides*) a 2,3 $\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}$ (*Vellozia squamata*). Os valores médios para a razão entre nitrogênio e fósforo (razão N:P) variaram de

12,7 (*E. goyazensis*) a 42,1 (*D. miscolobium*). Depois da espécie *D. miscolobium*, o maior valor médio para a razão N:P apresentado pela espécie (família Leguminosae) *S. paniculatum* (30.5).

A espessura de água equivalente (EWT_c) variou de 0,12 mm (*Ouratea hexasperma*) a 0,40 mm (*Palicourea rigida*) enquanto a área foliar específica (AFE) variou de 30,1 $\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$ (*V. thyrsoidea*) a 107,6 $\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$ (*Miconia ligustroides*). A espécie *P. rigida* foi retirada das análises espectrais devido à alta variabilidade do teor de umidade entre as amostras.

Tabela 3.3. Concentração de pigmentos, nutrientes e medidas biofísicas realizadas em folhas individuais de 18 espécies de Cerrado

	Unidade	N	Intervalo de variação	Média	EP
Tcl	$\mu\text{g}.\text{cm}^{-2}$	121	27,9 – 100,3	55,6	1,6
razão a:b	-	121	2,7 – 7,1	4,0	0,1
Tcar	$\mu\text{g}.\text{cm}^{-2}$	121	8,1 – 16,5	12,7	0,8
Tcar : Tcl	-	121	0,1 – 0,4	0,2	0,0
Ant	$\mu\text{g}.\text{cm}^{-2}$	121	0,01 – 0,24	0,09	0,02
[N] foliar	$\text{mg}.\text{cm}^{-2}$	119	10,4 – 52,1	21,6	0,8
[P] foliar	$\text{mg}.\text{cm}^{-2}$	119	0,6 – 2,3	1,0	0,0
razão N:P	-	119	12,7 – 42,1	21,4	0,5
EWT_c	mm	121	0,1 – 0,5	0,2	0,0
AFE	$\text{cm}^{-2}.\text{g}^{-1}$	121	30,1 – 107,6	54,8	1,3

N = número de indivíduos, EP = Erro Padrão, Tcl = Clorofila total, razão a:b = razão entre clorofila a e clorofila b, Tcar = Carotenóides totais, Tcar:Tcl = razão entre carotenóides totais e clorofila total, Ant = Antocianina, [N] = nitrogênio, [P] = fósforo, razão N:P = razão entre nitrogênio e fósforo, EWT_c = espessura de água equivalente, AFE = área foliar específica.

Para investigar as relações entre química foliar e as características espectrais em outra escala (grupos de folhas), foi realizada uma análise de grupos (*cluster analysis*), utilizando-se a distância euclidiana ao quadrado e as seguintes variáveis (normalizadas): AFE, EWT_c , [N], [P], Tcl e Tcar (Figura 3.6). Essa análise permitiu a identificação de dois grupos (distância=15). Para um maior detalhamento desses grupos, foi feita uma subdivisão considerando-se: Tcl, [N] e fenologia (Figura 3.7): **GE 1** (*Eremanthus goyazensis*, *Eremanthus glomerulatus*, *Ouratea hexasperma* e *Roupala montana* = mais baixas concentrações médias de Tcl, baixas concentrações médias de N e espécies classificadas como sempre verdes de crescimento sazonal; **GE 2** (*Kielmeyera coriacea*, *Caryocar brasiliense*, *Qualea parviflora* e *Byrsonima coccolobifolia* = concentrações médias de Tcl ligeiramente superiores que as do grupo anterior, concentrações de N similares às do grupo anterior e espécies classificadas como breve decíduas e decíduas); **GE 3**

(*Salacia crassifolia*, *Palicourea rigida*, *Miconia ligustroides*, *Eriotheca pubescens* e *Vellozia squamata* = maiores concentrações médias de Tcl em relação ao grupo anterior, maiores concentrações médias de N em relação ao grupo anterior e predominantemente composto por espécies sempre verdes) e **GE 4** (*Dalbergia miscolobium*, *Qualea grandiflora*, *Vochysia thyrsoidea*, *Sclerolobium paniculatum* e *Acosmium dasycarpum* = maiores concentrações médias de Tcl, maiores concentrações de N em média e predominantemente composto por espécies decíduas).

Dendrogram using Average Linkage (Between Groups)

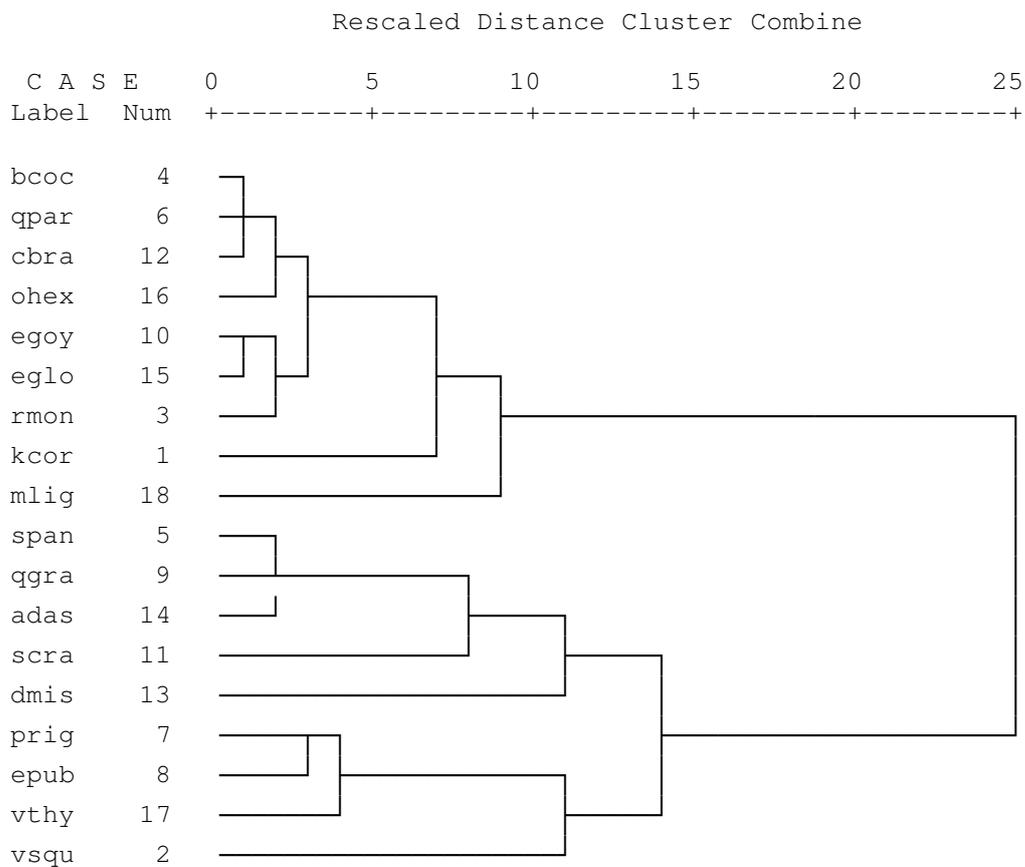


Figura 3.6 Dendrograma da análise de grupos.

As concentrações de nitrogênio explicaram 52% da variação das Tcl em base de área ($r^2=0,52$, $P=0,001$) (Figura 3.8a). Como Tcl e Tcar são bem correlacionadas, as concentrações de nitrogênio também explicaram 35% da variância de Tcar ($r^2=0,35$, $P=0,006$) (Figura 3.8b). A espécie *D. miscolobium* foi removida das análises espectrais por causa da discrepância em relação à concentração de nitrogênio dentro do SG 4. Diferentemente do esperado, não houve relação significativa ($r^2=0,43$, $P=0,26$) entre nitrogênio e fósforo foliar em base de área.

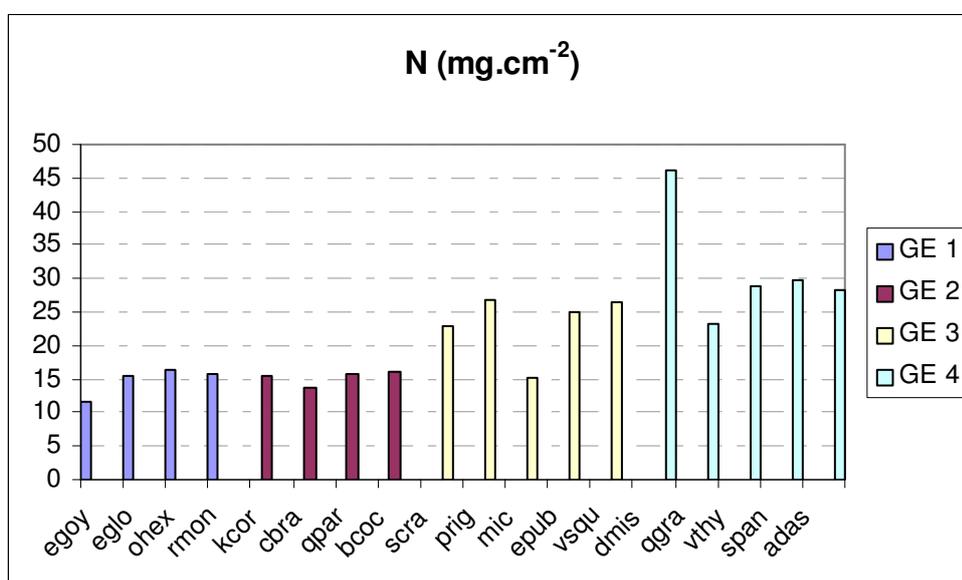
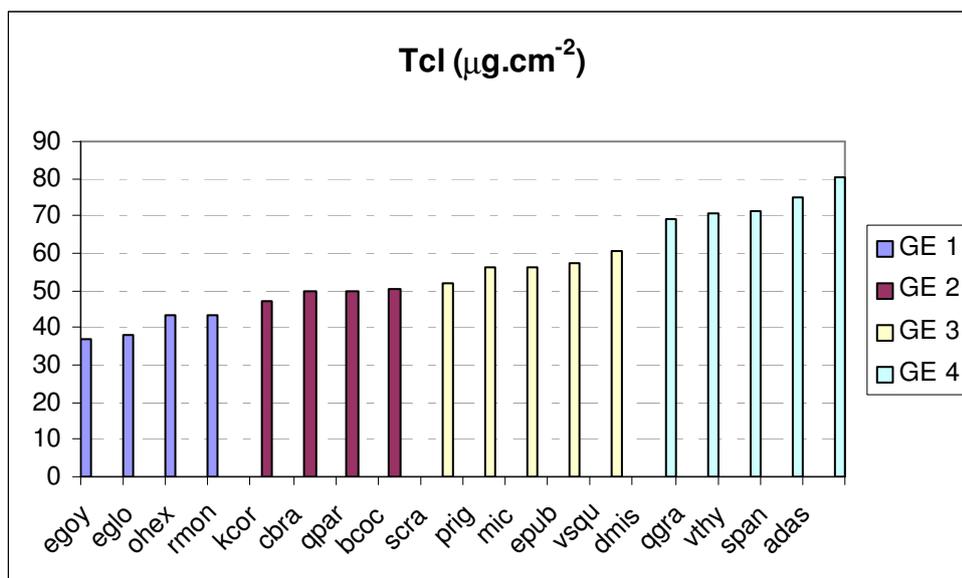


Figura 3.7 Grupos espectrais (GEs) de acordo com Tchl e N foliar em base de área e características fenológicas: GE 1 (*Eremanthus goyazensis*, *Eremanthus glomerulatus*, *Ouratea hexasperma* e *Roupala montana*), GE 2 (*Kielmeyera coriacea*, *Caryocar brasiliense*, *Qualea parviflora* e *Byrsonima coccolobifolia*), GE 3 (*Salacia crassifolia*, *Palicourea rigida*, *Miconia ligustroides*, *Eriotheca pubescens* e *Vellozia squamata*) e GE 4 (*Dalbergia miscolobium*, *Qualea grandiflora*, *Vochysia thyrsoidea*, *Sclerolobium paniculatum* e *Acosmium dasycarpum*).

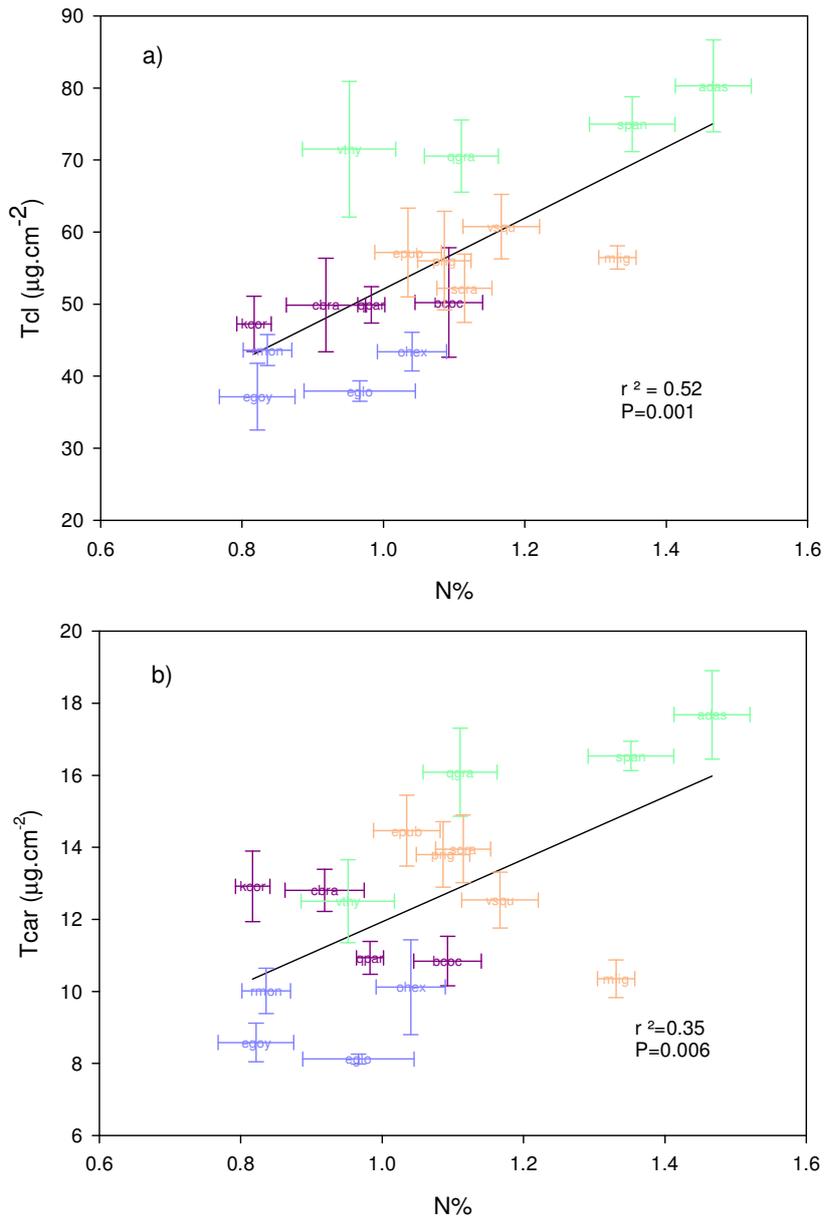


Figura 3.8 Correlações entre N% e Tchl (a) e N% e Tcar (b) em folhas de espécies de Cerrado. As cores diferentes representam os grupos espectrais. GE 1 – em azul (*Eremanthus goyazensis*, *Eremanthus glomerulatus*, *Ouatea hexasperma* e *Roupala montana*), GE 2 – em roxo (*Kielmeyera coriacea*, *Caryocar brasiliense*, *Qualea parviflora* e *Byrsonima coccolobifolia*), GE 3 – em laranja (*Salacia crassifolia*, *Palicourea rigida*, *Miconia ligustroides*, *Eriotheca pubescens* e *Vellozia squamata*) e GE 4 – em verde (*Dalbergia miscolobium*, *Qualea grandiflora*, *Vochysia thyrsoidea*, *Sclerolobium paniculatum* e *Acosmium dasycarpum*).

Correlações entre Índices de Vegetação (IVs) e a química das folhas

As relações entre os índices de vegetação e os parâmetros químicos testados pela análise de correlação de Pearson são apresentadas na Tabela 3.4.

As correlações entre a razão simples (SR) e concentração de Tchl baseada em área ($r^2=0,34$, $P=0,02$) (Figura 3.9a), entre a SR e concentração de N baseada em área e razão N:P são significativas ($r^2=0,24$, $P=0,05$ e $r^2=0,28$, $P=0,03$, respectivamente). Apesar do baixo valor do r^2 , a SR permitiu a distinção entre altos e baixos valores de Tchl e grupos espectrais.

Lichtenthaler *et al.* (1996) mostraram a correlação negativa entre a reflectância máxima na região do verde (próximo de 550 nm) e as concentrações de chl a e Tchl. A reflectância da região do verde é incorporada no índice SumG. Há uma fraca correlação, mas significativa entre SumG e concentração de Tchl baseada em área ($r^2=0,25$, $P=0,04$) e entre SumG e AFE ($r^2=0,2$, $P=0,08$). No entanto, a correlação (negativa) entre SumG e concentração de Tcar baseada em área ($r^2=0,52$, $P=0,002$) foi mais forte nas folhas de Cerrado (Figura 3.9b). A espécie *V. thyrsoidea* apresentou um padrão diferente dentro do seu grupo espectral (GE 4) com menor concentração média de Tcar. Esse índice indiretamente permitiu a distinção de maiores e menores concentrações de Tcar e grupos espectrais.

O índice NDNI emprega as feições de absorção do IVOC relacionadas à concentração de nitrogênio (1510 e 1680 nm). A primeira feição de absorção localiza-se no “ombro” da feição de absorção de água do IVOC (mais variável) e a segunda, localiza-se na porção superior da região do IVOC, mais estável. Desta forma, quanto maior a distância entre eles, maior a concentração de nitrogênio. A correlação entre NDNI e concentração de N em unidade de massa ($P=0,62$) não foi significativa para as folhas de Cerrado. A relação melhorou um pouco quando se utilizou a concentração de N em unidade de área, ainda que não significativamente ($P=0,35$). No entanto, as correlações foram significativas ($r^2=0,36$, $P=0,014$) entre NDNI e EWT_c (Figura 3.10a) e entre NDNI e percentagem de água foliar ($r^2=0,26$, $P=0,045$). Essa relação sugere que o NDNI, que utiliza

Tabela 3.4 Matriz de correlação para os dados de campo e índices de vegetação

	AFE		EAEc		N_area		P_area		N:P		Tcl		Tcar		Tcl:Tcar		Tcar:Tcl		ant_area	
	r	P	r	P	r	P	r	P	r	P	r	P	r	P	r	P	r	P	r	P
SR	-0,40	0,12	0,01	0,97	0,50	0,05	0,06	0,82	0,53	0,03	0,58	0,02	0,56	0,03	0,10	0,70	-0,09	0,73	0,00	0,99
SumG	0,45	0,08	-0,11	0,69	-0,38	0,15	-0,05	0,87	-0,41	0,12	-0,51	0,05	-0,72	0,00	0,36	0,17	-0,32	0,23	0,01	0,97
RGR	-0,17	0,52	0,21	0,43	0,05	0,84	-0,02	0,93	0,07	0,81	0,06	0,81	0,21	0,43	-0,38	0,14	0,22	0,42	-0,09	0,74
PRI	0,12	0,96	0,08	0,76	0,20	0,46	-0,16	0,56	0,43	0,10	0,38	0,15	0,17	0,52	0,28	0,30	-0,53	0,04	-0,37	0,16
CRI	-0,12	0,65	-0,20	0,45	-0,01	0,96	0,02	0,94	-0,06	0,82	0,03	0,92	0,31	0,25	-0,41	0,11	0,57	0,02	0,29	0,28
NDNI	-0,39	0,14	0,60	0,01	0,25	0,35	0,36	0,18	-0,04	0,88	0,05	0,87	-0,14	0,60	0,23	0,40	-0,19	0,40	-0,20	0,47
EAEIND	0,13	0,62	-0,09	0,73	0,07	0,80	-0,09	0,74	0,17	0,52	0,06	0,83	-0,23	0,39	0,47	0,06	-0,57	0,02	-0,15	0,57
NDWI	-0,45	0,08	0,73	0,00	0,54	0,03	0,65	0,01	0,07	0,79	0,42	0,10	0,17	0,53	0,43	0,10	-0,47	0,07	-0,09	0,74
ARI	-0,14	0,60	0,06	0,81	-0,15	0,58	-0,04	0,87	-0,16	0,55	-0,04	0,90	0,31	0,24	-0,62	0,01	0,67	0,01	0,30	0,26

r = coeficiente de correlação de Pearson e P = valor de significância

Os valores em negrito representam as correlações significativas.

comprimentos de onda dominados por água e nitrogênio, é muito mais sensível ao conteúdo de água do que ao de nutrientes (Asner, 1998). As folhas da espécie *E. goyazensis* apresentaram um padrão diferente (NDNI não compatível com concentrações de nitrogênio).

A correlação ($r^2=0,32$, $P=0,02$) entre o índice EWT_{ind} e $Tcar:Tcl$ é significativa e negativa (Figura 3.10b). Apesar de não correlacionados separadamente, $EWT_{ind} \times Tcar$ ($P=0,38$) e $EWT_{ind} \times Tcl$ ($P=0,83$), $Tcar$ apresentou a maior contribuição. Essa relação é indireta devido à covariância entre a água foliar e os pigmentos nas folhas vivas, uma vez que os comprimentos de onda do IVP utilizados no índice EWT_{ind} não apresentam informação direta das concentrações de pigmentos (Jacquemoud *et al.* 1990, 1995). Quanto maior o valor da razão ($Tcar:Tcl$), maior a contribuição da concentração de $Tcar$, indicando a senescência foliar e, portanto, menor conteúdo de água (relação inversa).

A correlação ($r^2=0,45$, $P=0,01$) entre o índice ARI e a razão $Tcar:Tcl$ é significativa (Figura 3.11a). Apesar de não correlacionados separadamente, $ARI \times Tcl$ ($P=0,89$) e $ARI \times Tcar$ ($P=0,24$), $Tcar$ apresentou a maior contribuição. Quanto maior o valor da razão, maior a concentração de $Tcar$ e de antocianinas.

As correlações entre o índice $NDWI$ e AFE ($r^2=0,20$, $P=0,08$), N com base em área ($r^2=0,29$, $P=0,03$) e P com base em área ($r^2=0,42$, $P<0,01$) são significativas. No entanto, a correlação mais forte ($r^2=0,53$, $P=0,001$) foi entre $NDWI$ e EWT_c (Figura 3.11b).

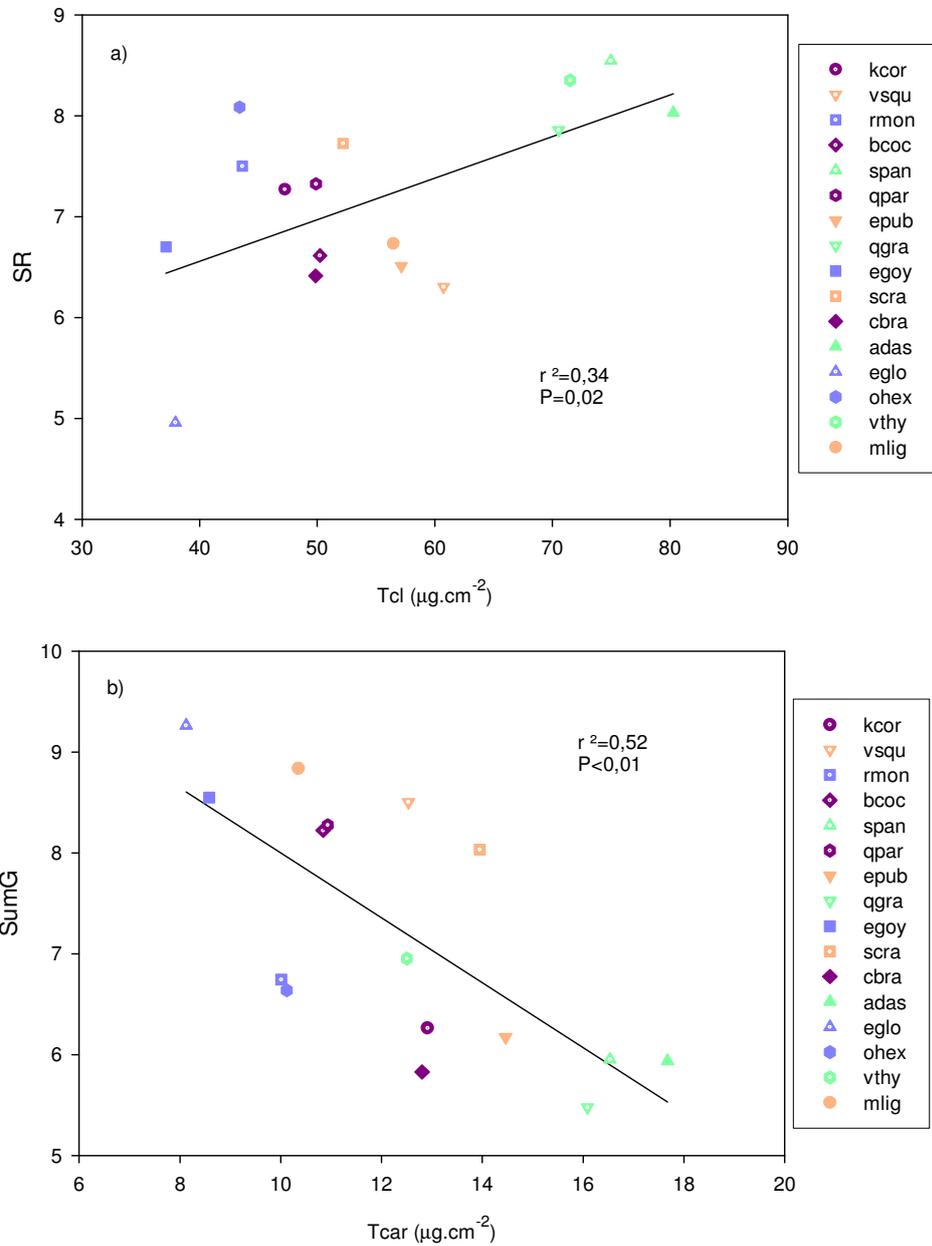


Figura 3.9 Correlações entre Tchl x SR (a) e entre Tcar x SumG (b). As cores representam diferentes grupos. GE 1 – azul (*Eremanthus goyazensis*, *Eremanthus glomerulatus*, *Ouratea hexasperma* e *Roupala montana*), GE 2 – roxo (*Kielmeyera coriacea*, *Caryocar brasiliense*, *Qualea parviflora* e *Byrsonima coccolobifolia*), GE 3 – laranja (*Salacia crassifolia*, *Palicourea rigida*, *Miconia ligustroides*, *Eriotheca pubescens* e *Vellozia squamata*) e GE 4 – verde (*Dalbergia miscolobium*, *Qualea*

grandiflora, *Vochysia thyrsoidea*, *Sclerolobium paniculatum* e *Acosmium dasycarpum*).

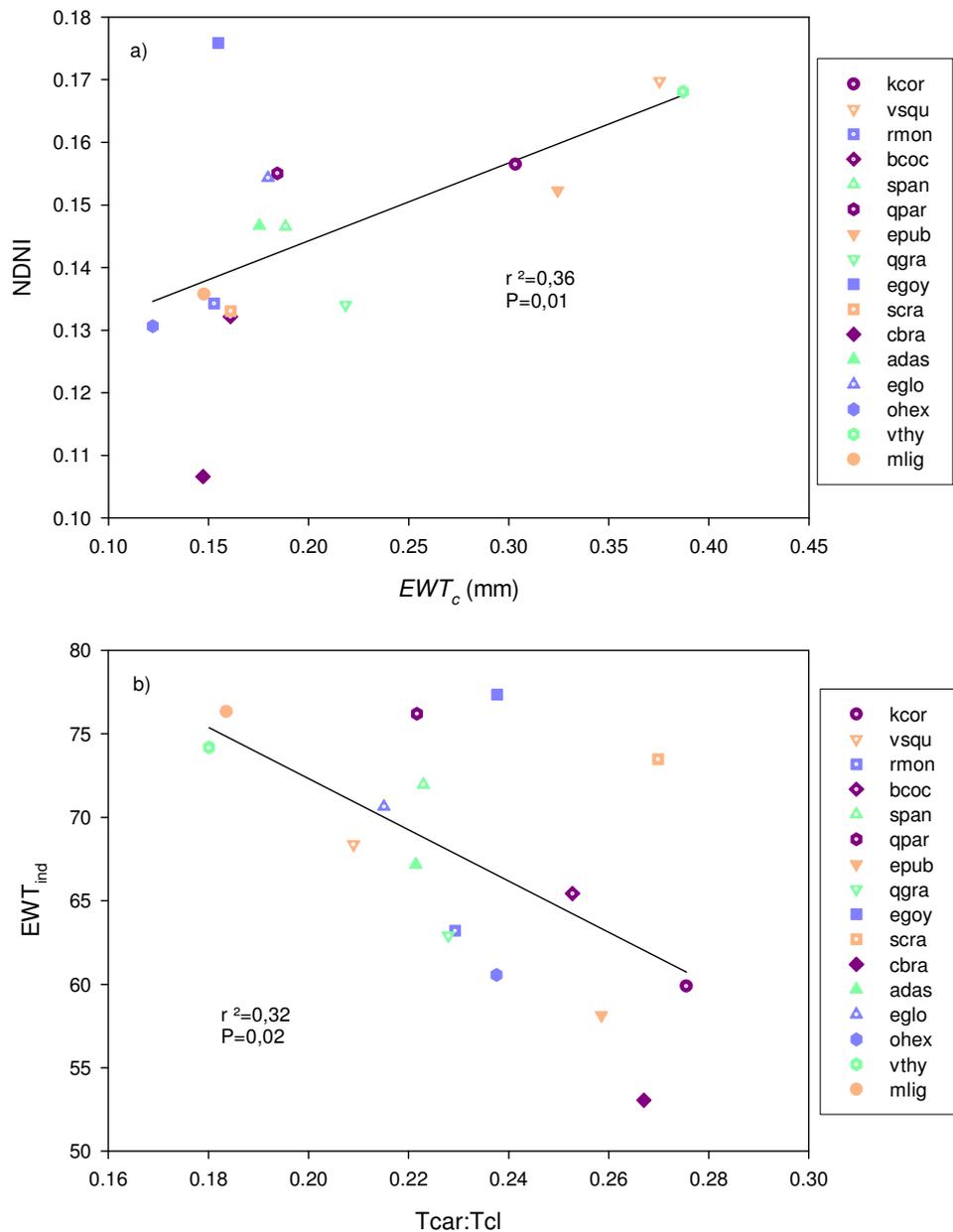


Figura 3.10 Correlações entre EWT_c x NDNI (a) e entre Tcar:Tcl x EWT_{ind} (b). As cores representam diferentes grupos. GE 1 – azul (*Eremanthus goyazensis*, *Eremanthus glomerulatus*, *Ouratea hexasperma* e *Roupala montana*), GE 2 – roxo

(*Kielmeyera coriacea*, *Caryocar brasiliense*, *Qualea parviflora* e *Byrsonima coccolobifolia*), GE 3 – laranja (*Salacia crassifolia*, *Palicourea rigida*, *Miconia ligustroides*, *Eriotheca pubescens* e *Vellozia squamata*) e GE 4 – verde (*Dalbergia miscolobium*, *Qualea grandiflora*, *Vochysia thyrsoidea*, *Sclerolobium paniculatum* e *Acosmium dasycarpum*).

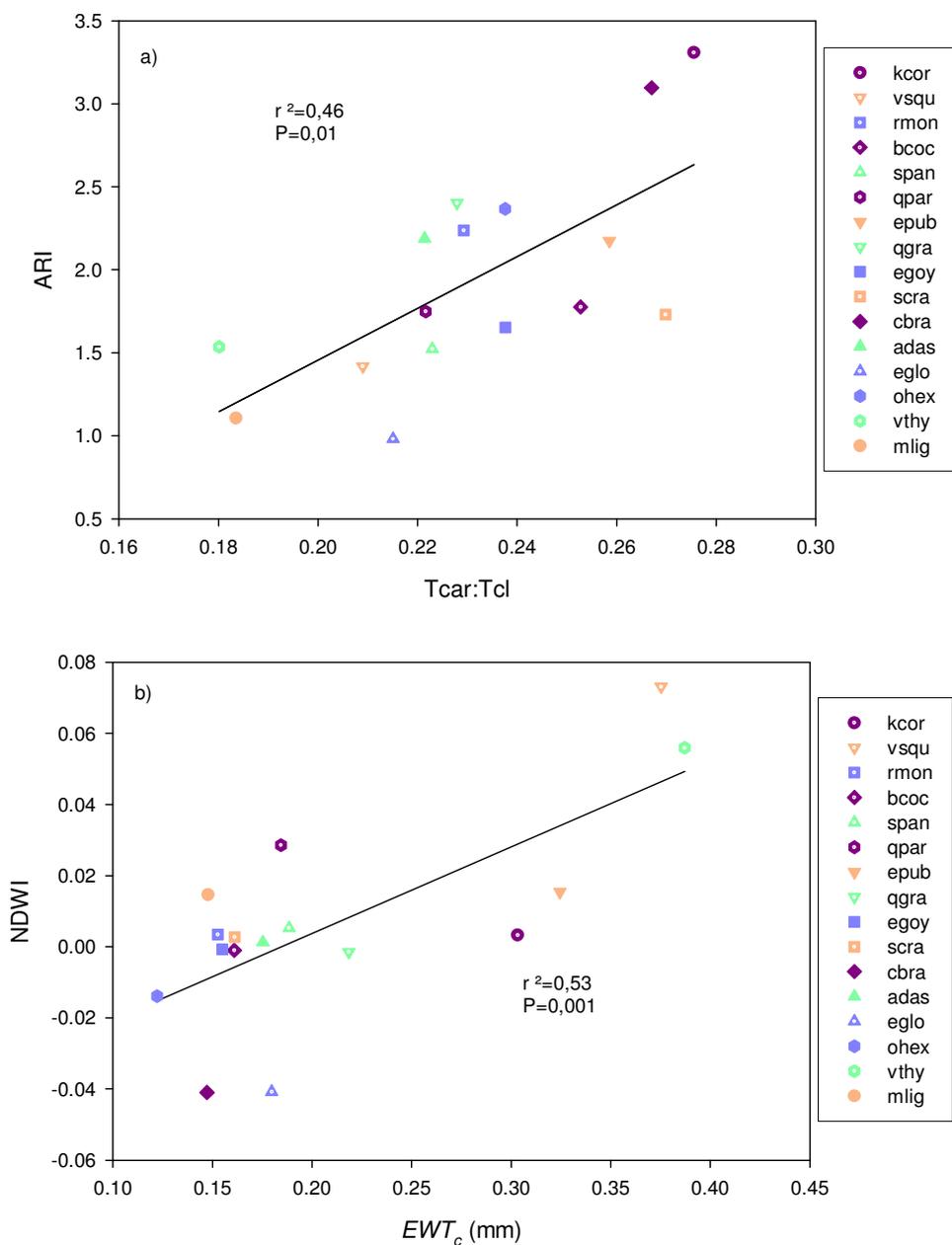


Figura 3.11 Correlações entre Tcar:Tcl (a) x ARI e entre EWT_c x NDWI (b). As cores representam diferentes grupos. GE 1 – azul (*Eremanthus goyazensis*, *Eremanthus glomerulatus*, *Ouratea hexasperma* e *Roupala montana*), GE 2 – roxo (*Kielmeyera coriacea*, *Caryocar brasiliense*, *Qualea parviflora* e *Byrsonima coccolobifolia*), GE 3 – laranja (*Salacia crassifolia*, *Palicourea rigida*, *Miconia ligustroides*, *Eriotheca pubescens* e *Vellozia squamata*) e GE 4 – verde (*Dalbergia miscolobium*, *Qualea grandiflora*, *Vochysia thyrsoidea*, *Sclerolobium paniculatum* e *Acosmium dasycarpum*).

Correlações espectrais

As correlações espectrais foram utilizadas para identificar os comprimentos de onda dos espectros de reflectância melhor correlacionados com as concentrações de bioquímicos e, conseqüentemente, a performance dos IVs. As correlações entre pigmentos e reflectância espectral foram observadas na porção do visível do espectro (400-690 nm). Em relação à Tcl, correlações negativas foram encontradas em 430, 565 e 630 nm e uma bem forte, em 701 nm (Figura 3.12a). Nessa figura, o “ombro” do espectro, ou transição entre um máximo de absorção e outro, freqüentemente indica os comprimentos de onda de maior correlação espectral. O pico de 430 nm corresponde à absorção de cla (430 nm – Curran, 1989), o pigmento predominante de Tcl, enquanto a reflectância próximo de 700 nm é conhecida como ponto de inflexão no “red edge”. Como a reflectância em 660 nm é a feição espectral fundamental da cla (Curran, 1989), sua contribuição na absorção próximo de 700 nm é forte (Gitelson & Merzlyak, 1996). Individualmente, a correlação espectral da cla foi similar à correlação de Tcl, enquanto a clb apresentou correlação mais forte em 567 nm (Figura 3.12b e c).

A correlação entre concentração de Tcar e reflectância espectral revelou picos negativos em 566 e 702 nm (Figura 3.13a). A correlação entre concentração de antocianinas e reflectância espectral revelou fracos picos negativos no visível em 603, 649 e 689 nm e fortes correlações positivas no IVOC em 1400 e 1900 nm (Figura 3.13b).

Fracas feições de absorção de água foram encontradas na região do IVP, diferentemente da região espectral do IVOC, que apresenta fortes feições. A correlação entre EWT_c e reflectância espectral apresenta picos negativos no IVP em 983 e 1198 nm e picos negativos muito fortes na região do IVOC em 1401 e 1874 nm (Figura 3.14a). A correlação espectral no IVOC aumentou excluindo-se

as folhas da espécie *Palicourea rigida* (que apresentava valores discrepantes de teor de água entre as amostras) e da espécie fixadora de nitrogênio (também com valores discrepantes), *Dalbergia miscolobium* (Figuras 3.14b e c).

As correlações entre N foliar em base de área e reflectância espectral apresentaram correlações negativas no VIS, IVP e IVOC. Picos negativos no VIS foram encontrados em 400, 600 e 700 nm, sendo este último muito forte. No IVP foi encontrada uma fraca correlação negativa em 1206 nm. O gráfico de N também apresenta correlações negativas no IVOC em 2008, 2178 e 2348 nm. Observa-se que as correlações negativas foram mais fortes no VIS, especialmente em 450 nm, e no IVOC quando as folhas das espécies com teor de água variável e fixadoras de nitrogênio foram removidas (Figura 3.15a e b). As correlações espectrais mais fortes estão localizadas nos ombros (Figura 3.15c).

O fósforo não possui feições de absorção elementares na região espectral de 400-2500 nm. No entanto, a correlação entre as concentrações de fósforo, provenientes das análises químicas, e a reflectância espectral revelou picos negativos nas regiões do VIS e IVOC (Figura 3.16a). O pico de correlação negativa em 450 nm corresponde à clorofila, enquanto no IVOC em 1400 e 1900 nm, às bandas de absorção de água. As correlações mais fortes nos ombros (<1400 e >1900nm) mostram as regiões mais sensíveis (Figura 3.16b). Essas correlações indiretas com o fósforo demonstram a covariância dos parâmetros bioquímicos na folhagem, uma vez que as folhas utilizam recursos de forma estequiométrica para balancear as funções fisiológicas.

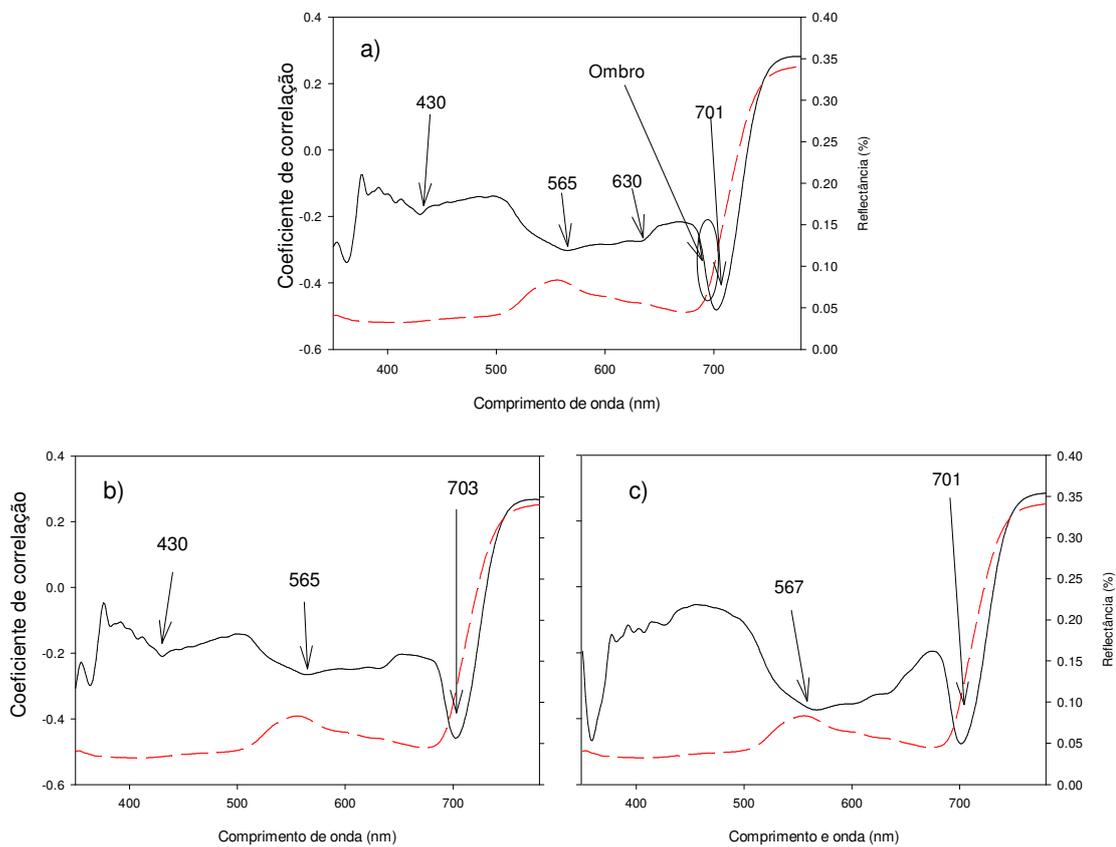


Figura 3.12 Coeficientes de correlação espectral para concentração de TCl (a), cla (b) e clb (c) em unidade de área ($\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}$) (linha preta) e o espectro médio das folhas de Cerrado (linha pontilhada vermelha).

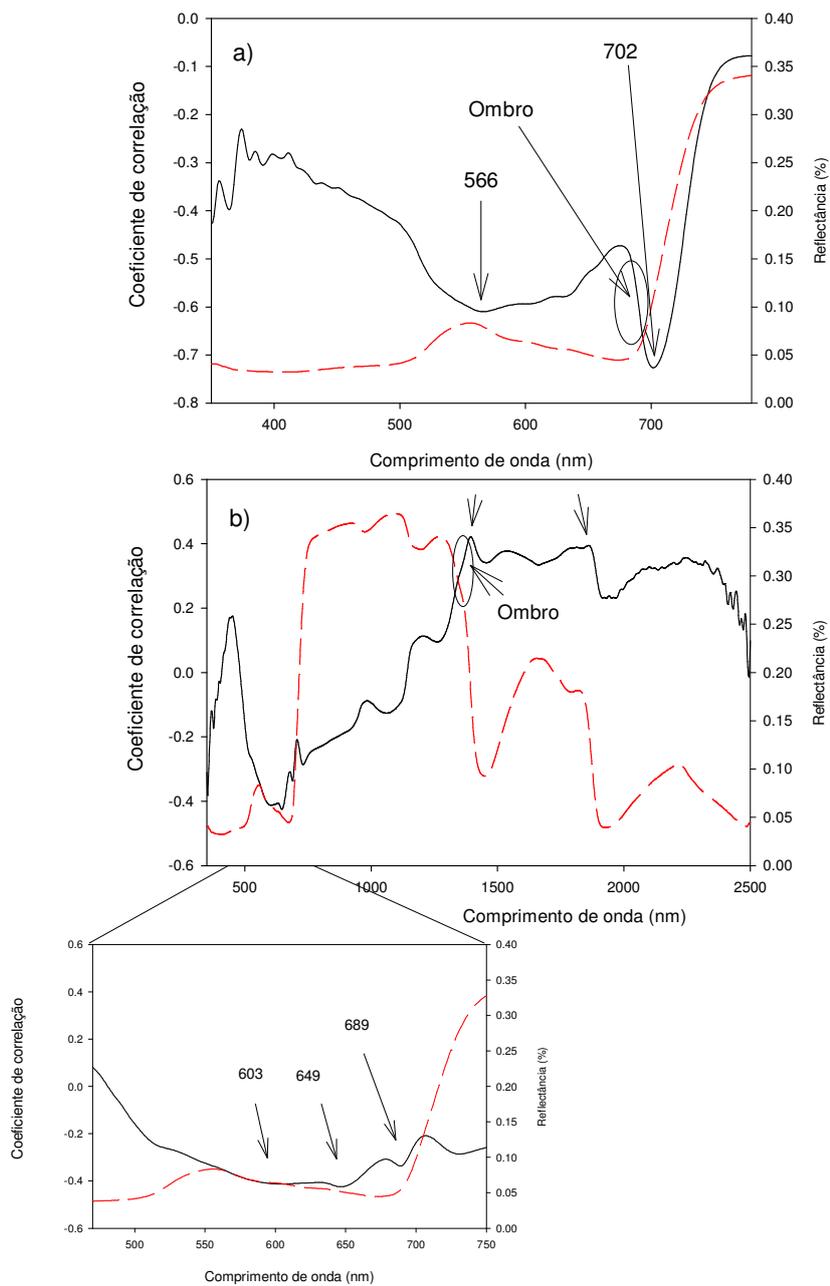


Figura 3.13 Coeficientes de correlação espectral para concentrações de Tcar (a) e Ant (b) em unidade de área ($\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}$) (linha preta) e o espectro médio de folhas de Cerrado (linha pontilhada vermelha).

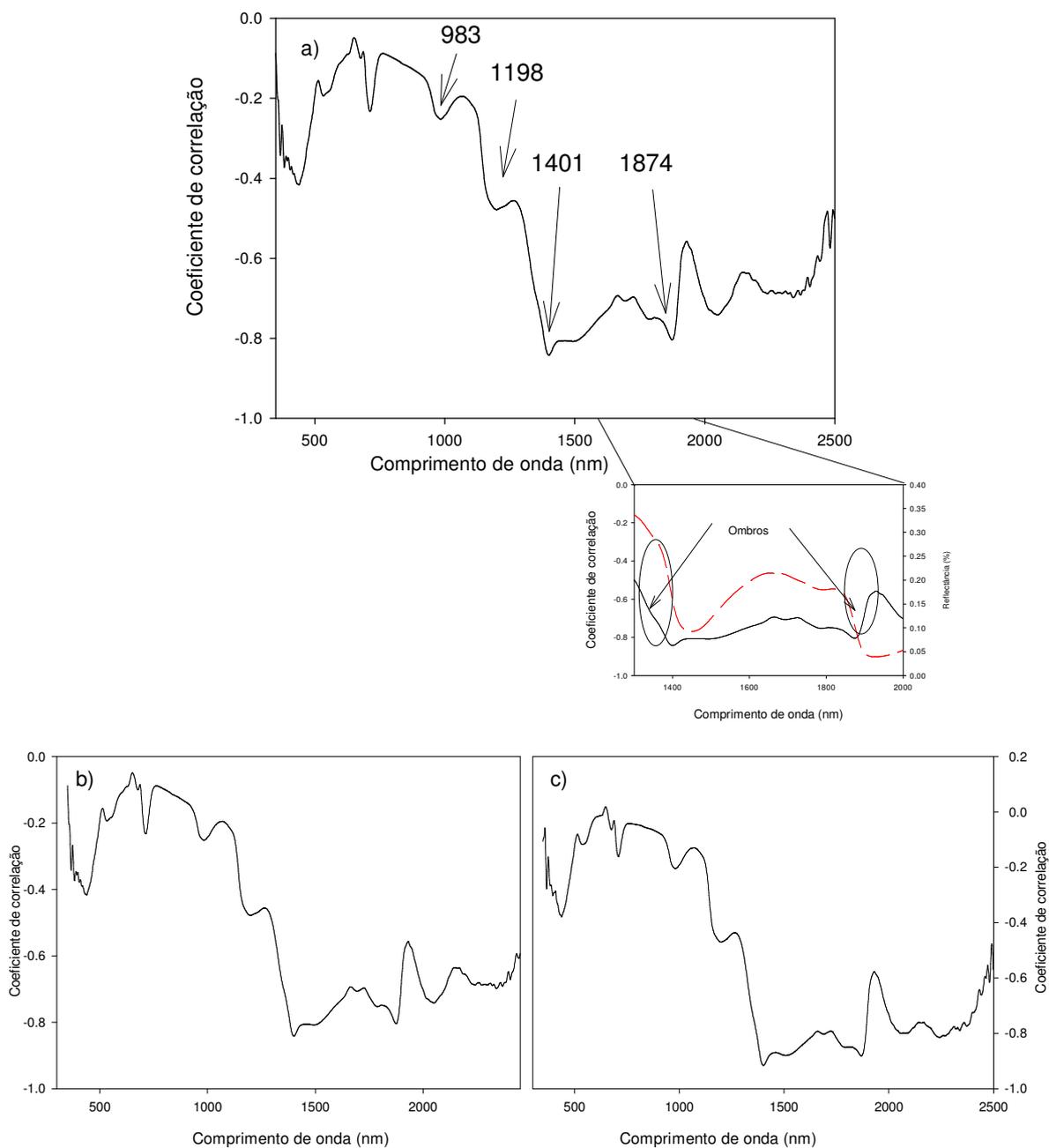


Figura 3.14 Coeficientes de correlação espectral para EWT_c (a), considerando todas as espécies (b) e excluindo *P. rigida* e *D. miscolobium* (c).

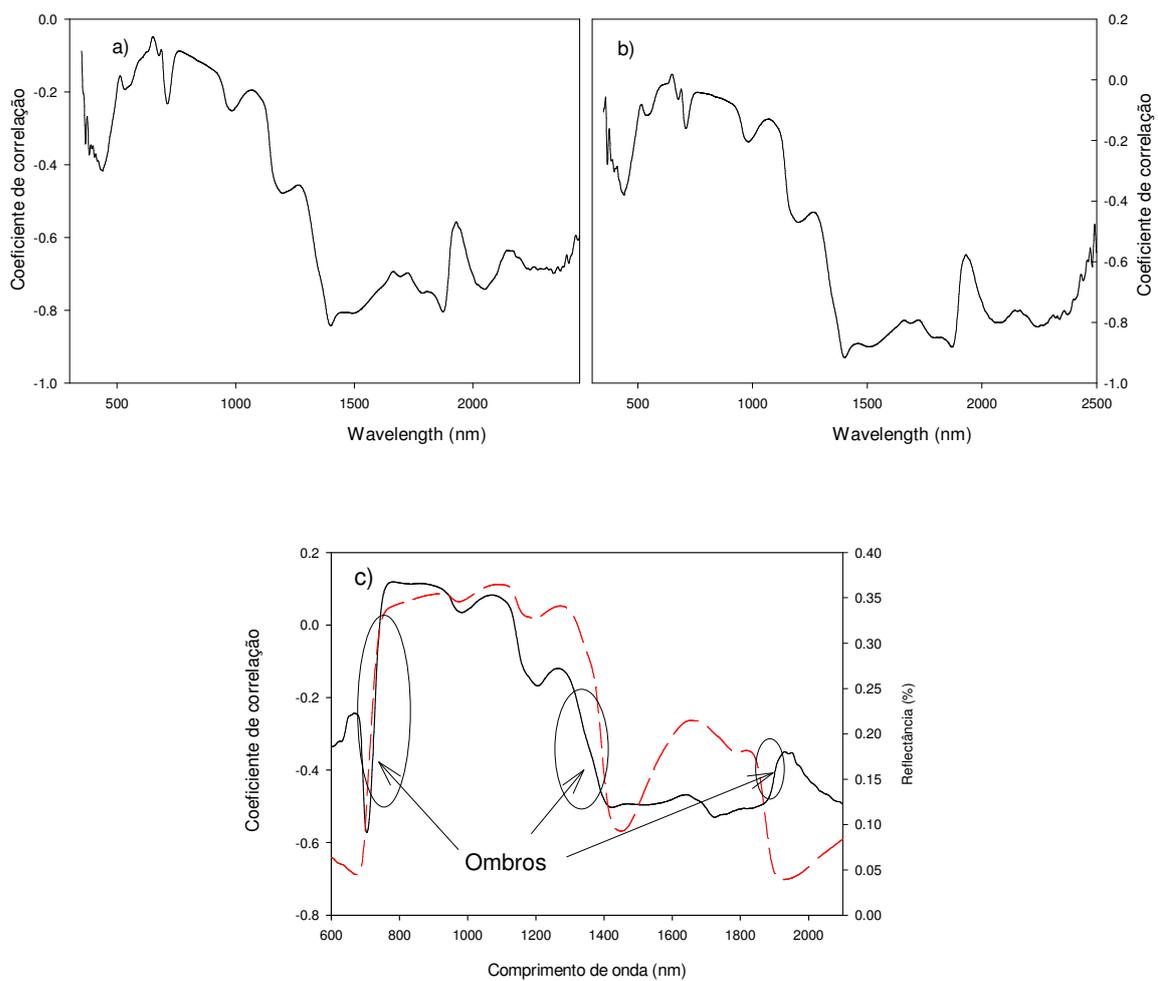


Figura 3.15 Coeficientes de correlação espectral para concentrações de N em unidade de área ($\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}$) considerando todas as espécies (a) e excluindo as folhas de *P. rigida* e *D. miscolobium* (b). Detalhe da correlação espectral de N (linha preta) e o espectro médio das folhas de Cerrado (linha pontilhada vermelha).

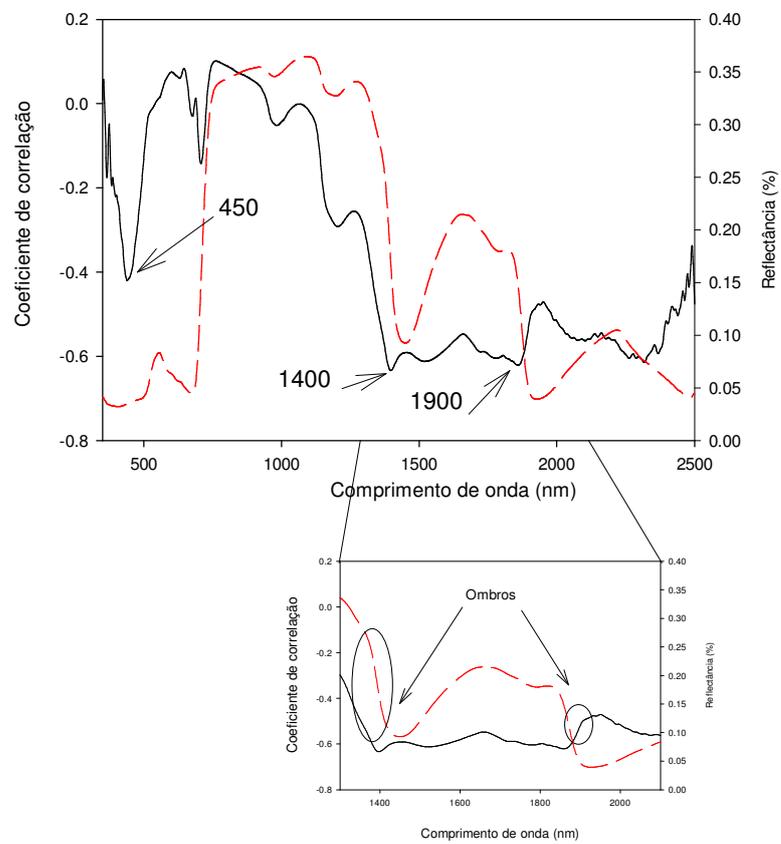


Figura 3.16 Coeficientes de correlação espectral para concentrações de P em unidade de área ($\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}$) e detalhe da correlação espectral de N (linha preta) e o espectro médio das folhas de Cerrado (linha pontilhada vermelha).

Índices de Vegetação (IVs) – Parâmetros agrupados por grupos espectrais

Quando as concentrações de pigmentos, nutrientes e medidas biofísicas obtidas a partir das folhas individuais de 18 espécies de Cerrado foram agrupadas por grupos espectrais (GE1, GE2, GE3 e GE4), as relações entre os parâmetros e os índices de vegetação de $SR \times T_{cl}$, $EWT_{ind} \times T_{car:Tcl}$ e $NDWI \times EWT_c$ aumentaram o coeficiente de determinação (Tabela 3.5, Figuras 3.17, 3.18 e 3.19). No entanto, no caso da relação entre $NDNI \times EWT_c$, o coeficiente de determinação diminuiu, enquanto para as relações entre $SumG \times T_{car}$ e $ARI \times T_{cl:Tcar}$ os valores foram similares quando os parâmetros foram agrupados por espécies ou grupos espectrais. Apesar dos maiores valores dos coeficientes de determinação no geral, observa-se que as correlações só foram significativas no caso dos índices $EWT_{ind} \times T_{car:Tcl}$ e $NDWI \times EWT_c$, revelando que quando todas as folhas foram consideradas apenas as feições de água mostraram-se invariáveis.

Tabela 3.5. Comparação dos valores dos coeficientes de determinação (r^2) para os parâmetros agrupados por espécies e grupos espectrais

	Espécies	Grupos espectrais (GE)
SR x T _{cl}	$r^2=0,34$, P=0,02	$r^2=0,76$, P=0,127
SumG x T _{car}	$r^2=0,50$, P<0,01	$r^2=0,54$, P=0,263
NDNI x EWT_c	$r^2=0,36$, P=0,01	$r^2=0,13$, P=0,633
EWT_{ind} x T _{car:Tcl}	$r^2=0,34$, P=0,02	$r^2=0,90$, P=0,051
ARI x T _{car:Tcl}	$r^2=0,45$, P=0,01	$r^2=0,53$, P=0,269
NDWI x EWT_c	$r^2=0,52$, P<0,01	$r^2=0,99$, P=0,005

DISCUSSÃO

A correlação positiva entre clorofila, nitrogênio e taxa fotossintética é bem conhecida (Medina, 1984; Field & Mooney, 1986; Franco *et al.*, 2005). Os maiores valores médios de clorofila total foram obtidos para espécies pertencentes à família Leguminosae (*A. dasycarpum*, *S. paniculatum* e *D. miscolobium*) independentemente do grupo fenológico. No entanto, variações podem ocorrer uma vez que as alterações na concentração de nitrogênio são acompanhadas pelas variações na AFE (Medina, 1984). A correlação entre clorofila total e

concentração de nitrogênio mostrou que as espécies que caíram fora da linha da regressão – *V. thyrsoides* and *M. ligustroides* – apresentaram valores extremos de AFE.

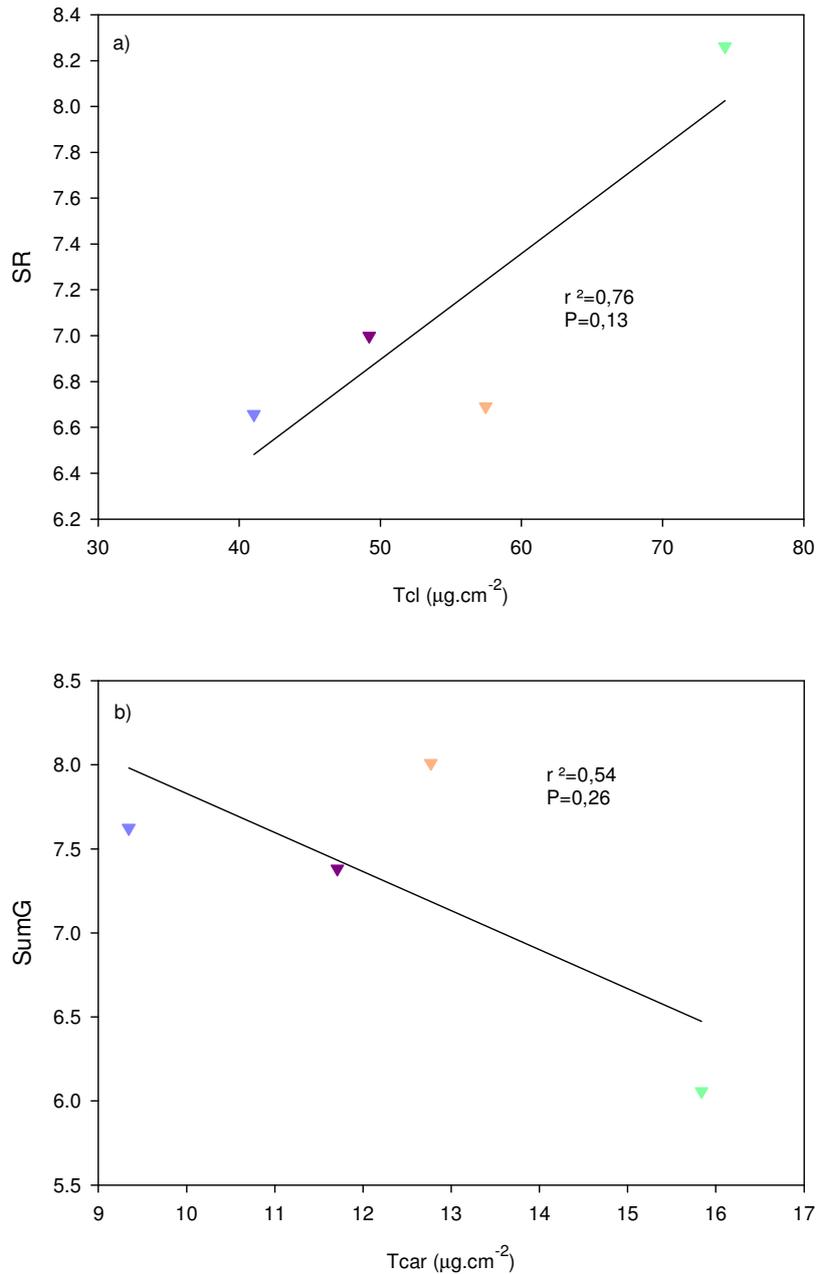


Figura 3.17 Correlações entre Tchl x SR e entre Tcar x SumG para os grupos espectrais (GEs): em azul, GE 1 (*Eremanthus goyazensis*, *Eremanthus glomerulatus*, *Ouratea hexasperma* e *Roupala montana*), em roxo, GE 2

(*Kielmeyera coriacea*, *Caryocar brasiliense*, *Qualea parviflora* e *Byrsonima coccolobifolia*), em laranja, GE 3 (*Salacia crassifolia*, *Palicourea rigida*, *Miconia ligustroides*, *Eriotheca pubescens* e *Vellozia squamata*) e em verde, GE 4 (*Dalbergia miscolobium*, *Qualea grandiflora*, *Vochysia thyrsoidea*, *Sclerolobium paniculatum* e *Acosmium dasycarpum*)

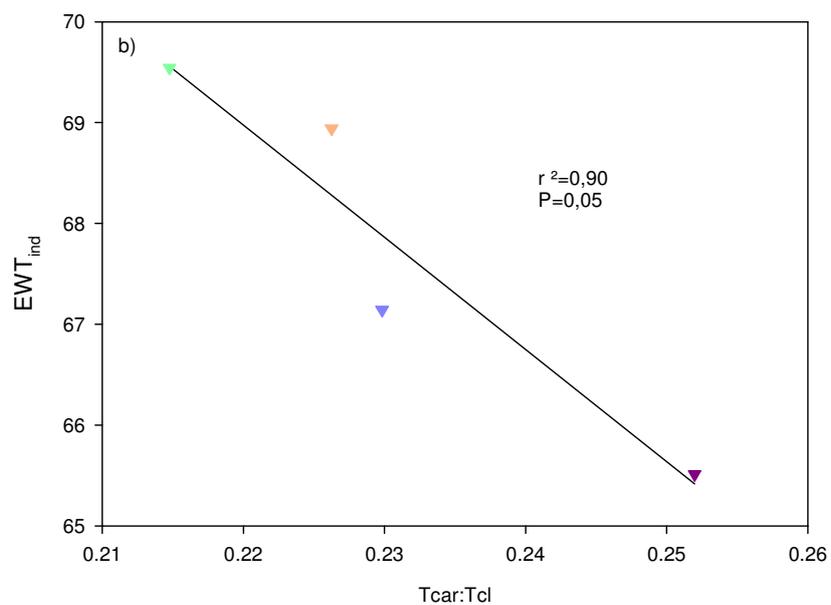
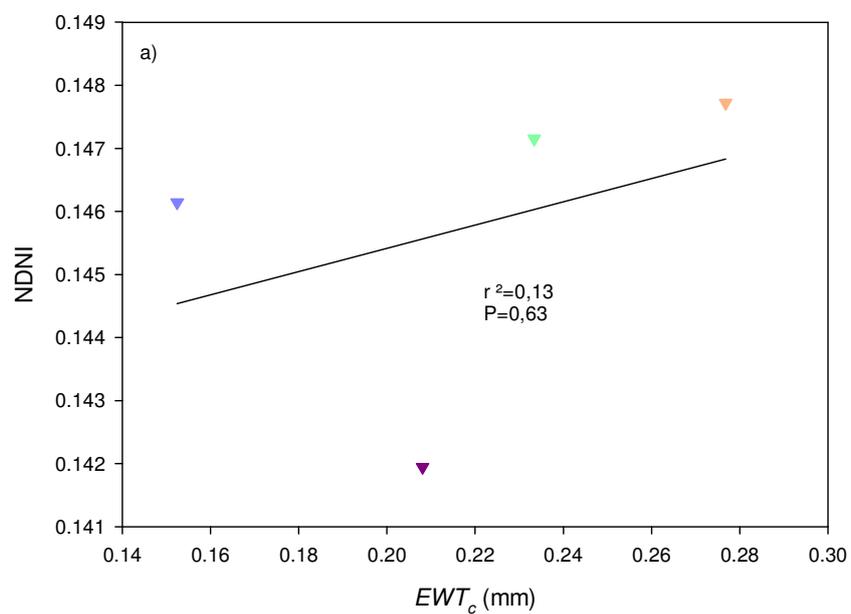


Figura 3.18 Correlações entre EWT_c x NDNI e entre $T_{car}:T_{cl}$ x EWT_{ind} para os grupos espectrais (GEs): em azul, GE 1 (*Eremanthus goyazensis*, *Eremanthus glomerulatus*, *Ouratea hexasperma* e *Roupala montana*), em roxo, GE 2 (*Kielmeyera coriacea*, *Caryocar brasiliense*, *Qualea parviflora* e *Byrsonima coccolobifolia*), em laranja, GE 3 (*Salacia crassifolia*, *Palicourea rigida*, *Miconia ligustroides*, *Eriotheca pubescens* e *Vellozia squamata*) e em verde, GE 4 (*Dalbergia miscolobium*, *Qualea grandiflora*, *Vochysia thyrsoidea*, *Sclerolobium paniculatum* e *Acosmium dasycarpum*)

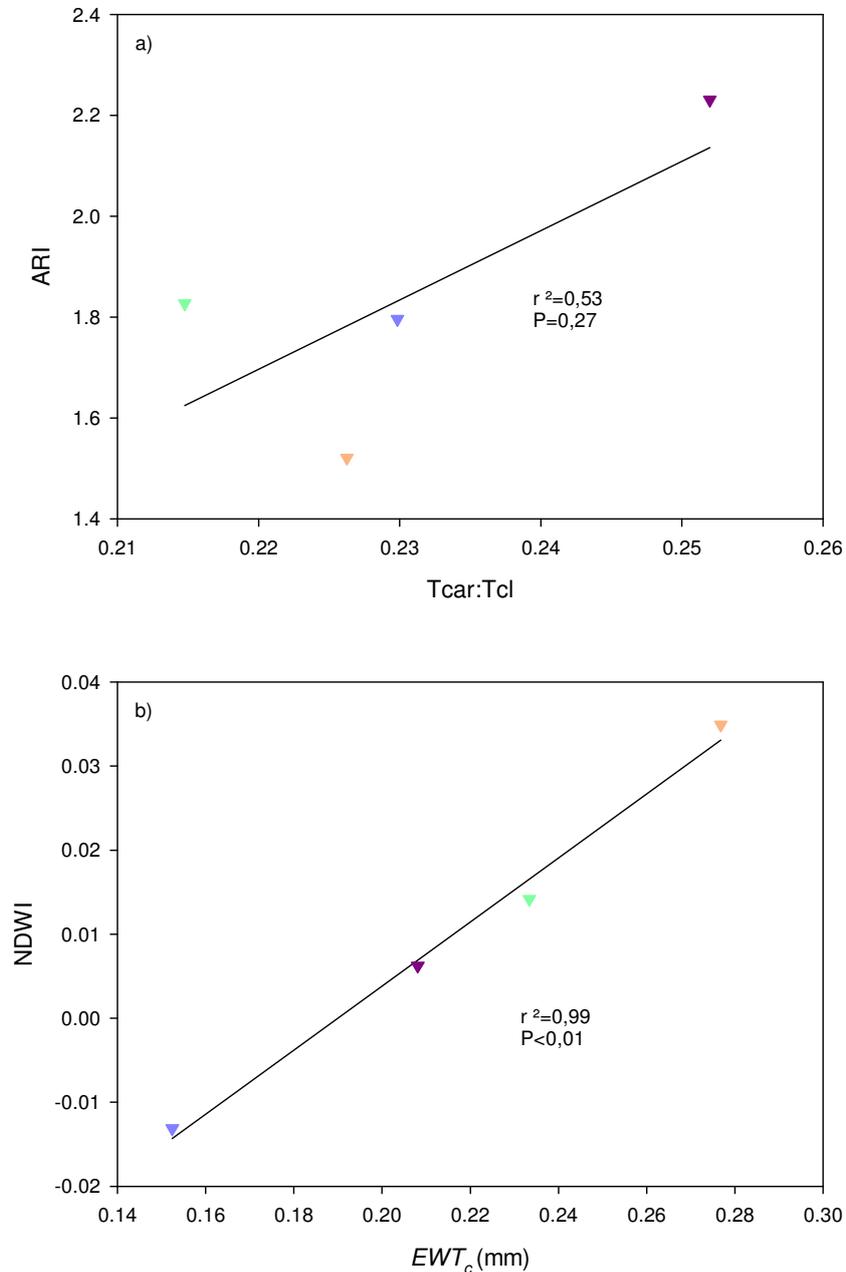


Figura 3.19 Correlações entre Tcar:Tcl x ARI e entre EWT_c x NDWI para os grupos espectrais (GEs): em azul, GE 1 (*Eremanthus goyazensis*, *Eremanthus glomerulatus*, *Ouratea hexasperma* e *Roupala montana*), em roxo, GE 2 (*Kielmeyera coriacea*, *Caryocar brasiliense*, *Qualea parviflora* e *Byrsonima coccolobifolia*), em laranja, GE 3 (*Salacia crassifolia*, *Palicourea rigida*, *Miconia ligustroides*, *Eriotheca pubescens* e *Vellozia squamata*) e em verde, GE 4

(*Dalbergia miscolobium*, *Qualea grandiflora*, *Vochysia thyrsoidea*, *Sclerolobium paniculatum* e *Acosmium dasycarpum*)

A razão a:b é um indicador dos pigmentos funcionais e da adaptação do aparato fotossintético à luz (Lichtenthaler & Buschmann, 2001). As plantas de sombra normalmente apresentam taxas de razão a:b mais baixas ou mais altas concentrações de *clb* do que as plantas de sol. As condições de luz não representam um fator limitante no ambiente deste estudo, cujas plantas apresentaram valores variando de 3,2 para o *C. brasiliense* a 6,1 para a *D. miscolobium*. As duas espécies são breve-decíduas, sugerindo que a influência da fenologia na razão a:b é pequena. *D. miscolobium*, espécie leguminosa fixadora de nitrogênio (mencionado anteriormente), apresentou menores valores de concentração de *clb* e maiores valores de concentração de nitrogênio em comparação às outras espécies. Essa alta concentração de nitrogênio pode ter sido investida na produção de maiores concentrações de *cla*, alterando a razão a:b. A razão entre carotenóides totais e clorofilas totais (Tcar:Tcl) apresentou-se menos variável que a razão a:b e variou de 0,2 com a espécie sempre verde *Vochysia thyrsoidea* a 0,3 com a espécie decídua *Kielmeyera coriacea*. Maiores investimentos em pigmentos fotoprotetores (Tcar) geralmente seriam esperados para as espécies sempre verdes (Gamon *et al.* 1997). No entanto, parece que para as espécies de Cerrado outras estratégias, como ângulo de inserção da folha e cutícula espessa possam desempenhar importante papel na proteção das folhas em relação aos danos ocasionados pelo excesso de luz.

As folhas da espécie *V. squamata* (planta monocotiledônea) apresentaram concentrações de P muito maiores que as outras. Isto talvez possa estar relacionado às diferenças em relação à absorção de P pelas plantas monocotiledôneas e dicotiledôneas. Altas concentrações de P foram obtidas em experimentos de fertilização de gramíneas nativas nas savanas da Austrália e da América do Sul, ambientes conhecidos pela forte limitação em relação à disponibilidade de fósforo no solo (Medina, 1984).

As concentrações de nitrogênio e fósforo em folhas adultas completamente expandidas geralmente apresentam forte correlação (Medina, 1984; Vitousek,

1984; Vitousek & Sanford, 1986). A fraca correlação encontrada entre N e P foi devida à presença de valores extremos de N (*D. miscolobium*) e P (*V. squamata*) na regressão. A exclusão dessas espécies promoveu melhora na correlação ($r^2=0,56$, $P < 0,001$).

As correlações espectrais dos pigmentos foram identificadas na região do visível. Em relação à Tchl, picos (locais de maior correlação espectral) negativos foram encontrados em 430, 565, 630 e 701 nm. A região do azul (400-500 nm) dos espectros de reflectância é raramente utilizada na estimativa da concentração de clorofila devido à sobreposição dos picos da clorofila e dos carotenóides (Sims & Gamon, 2002). A reflectância em 565 nm pode ser atribuída à concentração de clorofila. Os valores de reflectância em 550 e 700 nm vêm sendo utilizados na estimativa da concentração de clorofila foliar (Lichtenthaler *et al.*, 1996). Esses autores sugeriram o uso dos índices R750/R550 e R750/R700 para a estimativa remota da concentração total de clorofila em nível de folha e de dossel. Como a sensibilidade na feição de absorção rapidamente satura, a região do ombro (700<R>680 nm) é a mais promissora para o estabelecimento do comprimento de onda variável (sensível). A SR (R800/R680) incorpora a reflectância em 680 nm como o comprimento de onda variável e a reflectância em 800 nm como referência (comprimento de onda insensível às variações de concentração de clorofila). Apesar de ter sido desenvolvido para medições de reflectância em nível de dossel (proporcionados por imagens de satélite), o índice SR apresentou bons resultados na estimativa das concentrações de Tchl devido ao forte controle da clorofila na região do vermelho em nível de folha.

Na região do verde (500-600 nm), a reflectância é determinada por Tcar, cl_a e cl_b (Gitelson *et al.*, 2002). No entanto, esses autores constataram que enquanto Tcar e clorofilas afetam a reflectância recíproca (R_λ)⁻¹ em 510 nm, a reflectância recíproca em 550 ou 700 nm é determinada somente pelas clorofilas. O índice CRI incorpora a reflectância recíproca em 510 e 550 nm. A reflectância em 510 nm está localizada no ombro (região mais sensível), enquanto a forte feição de absorção dos espectros de reflectância em 550 nm é mais estável. Os comprimentos de onda empregados no CRI apresentam-se coerentes com os

comprimentos de onda identificados pela correlação espectral. No entanto, o CRI não apresentou forte correlação com a concentração de Tcar, provavelmente devido à predominância da concentração de clorofilas em relação ao total de pigmentos. Dessa forma, quando Tcar foi expresso em relação à concentração de Tcl (razão Tcar:Tcl), a correlação com CRI aumentou ($r^2=0.32$).

O índice SumG apresentou melhor correlação com as concentrações de Tcar do que com CRI. O SumG incorpora a reflectância de toda a região do verde (500-600 nm), que considera a contribuição dos carotenóides e clorofilas. Como a concentração de Tcar é uma fração proporcional da concentração de Tcl (Gitelson et al., 2002), ela permitiu uma distinção entre as folhas do Cerrado em relação à concentração de Tcl. Observa-se que a relação é inversa: quanto maior a concentração de Tcar, maior a concentração de Tcl, menor o valor da reflectância na região do verde e menor o valor do SumG.

As correlações espectrais entre as concentrações de antocianina e reflectância foram identificadas na região do vermelho (600-700 nm). O índice ARI incorpora a reflectância recíproca nas regiões do verde, em 550 nm, e do vermelho em 700 nm. Dessa forma, o ARI não apresentou boa correlação com as concentrações de antocianina uma vez que os comprimentos de onda empregados no índice e os identificados pela correlação espectral pertencem a diferentes regiões espectrais. Por outro lado, uma forte correlação espectral foi identificada na região do IVOC, em 1400 e 1900 nm. Esses comprimentos de onda correspondem às fortes feições de absorção de água no IVOC (Curran, 1989). Como a profundidade das feições de absorção da água está diretamente relacionada com o conteúdo de água da folha, a correlação positiva indica uma relação inversa com conteúdo de água. Valores menores relacionados ao conteúdo de água foliar ocorrem durante o processo de senescência da folha, acompanhados do decréscimo nas concentrações de Tcl e do aumento nas concentrações de Tcar e, em algumas espécies, de antocianinas. As concentrações de antocianinas encontradas nas folhas de Cerrado foram provavelmente muito baixas para serem expressas nos espectros foliares, mas a

contribuição das concentrações de Tcar foi mais forte, o que é mostrado na correlação ARI x Tcar:Tcl.

O índice EWT_{ind} não apresentou correlação espectral significativa com as medidas de EWT_c . O índice EWT_{ind} , desenvolvido para estimativas a partir de dosséis, emprega o somatório dos comprimentos de onda de 867 a 1049 nm, na região do IVP. Como a contribuição de uma folha individualmente é menor do que a de várias folhas (provenientes do volume do dossel) no IVP, a sensibilidade desse índice é provavelmente reduzida em nível de folhas. No entanto, o índice NDWI, que também emprega comprimentos de onda do IVP, apresentou correlações mais fortes com Tcl, N, P e EWT_c , provavelmente realçadas devido à normalização promovida por esse índice.

Em relação às concentrações de N, foram identificadas fortes correlações espectrais no VIS e IVOC. No entanto, o índice NDNI emprega somente comprimentos de onda no IVOC, motivo pelo qual não foram obtidas correlações entre as concentrações de N e o índice NDNI. Foi também identificado um fraco pico de correlação negativa na região do IVP, em 1206 nm, cujo comprimento de onda é descrito como feição de absorção de água (Curran, 1989). Essa relação com a água pode também ser observada na região do IVOC, onde foram observados picos de correlação em 1443 e 1890 nm, correspondentes à feições de absorção de água (1400 e 1900 nm - Curran, 1989). Dessa forma, o NDNI é primariamente sensível ao conteúdo de água foliar, que domina na região do IVOC e, secundariamente, relacionado à concentração de nitrogênio. Dessa forma, no presente estudo, o índice NDNI apresentou correlação com as medidas de EWT_c , mas não apresentou sensibilidade às concentrações de N foliar.

A vegetação do Cerrado abrange uma grande diversidade de espécies, o que aumenta a complexidade em qualquer análise ou abordagem de modelagem. Dessa forma, a informação ecológica precisa ser agrupada sem que haja perda no poder preditivo. O uso dos grupos funcionais é proposto como importante “degrau” nos esforços de escalonamento de folhas a dosséis. No presente trabalho é sugerido o agrupamento de espécies de acordo com os grupos espectrais (baseado nas concentrações de clorofila e nitrogênio, além das características

funcionais de fenologia) objetivando melhorar as correlações entre os índices de vegetação e as concentrações químicas das folhas.

A expectativa em relação à utilização dos grupos espectrais era de que as similaridades entre os espectros foliares (relacionadas às características foliares) seriam mais importantes que a variabilidade das espécies e então haveria uma melhoria nas correlações com os índices. Em alguns casos, as correlações entre as concentrações químicas e os índices melhoraram quando as espécies foram agrupadas em grupos espectrais. Exceção ocorreu na correlação entre NDNI e EWT_c , cujo coeficiente de determinação diminuiu. Apesar da melhoria em relação aos coeficientes de determinação de algumas correlações, essas só foram significativas no caso dos índices EWT_{ind} e NDWI.

Conforme mencionado anteriormente, os grupos foram sub-divididos em grupos espectrais de acordo com as concentrações de clorofila e nitrogênio e características fenológicas. No entanto, os valores de AFE e EWT_c são bastante variáveis dentro dos grupos (Figura 3.20) e o índice NDNI foi sensível a essas características.

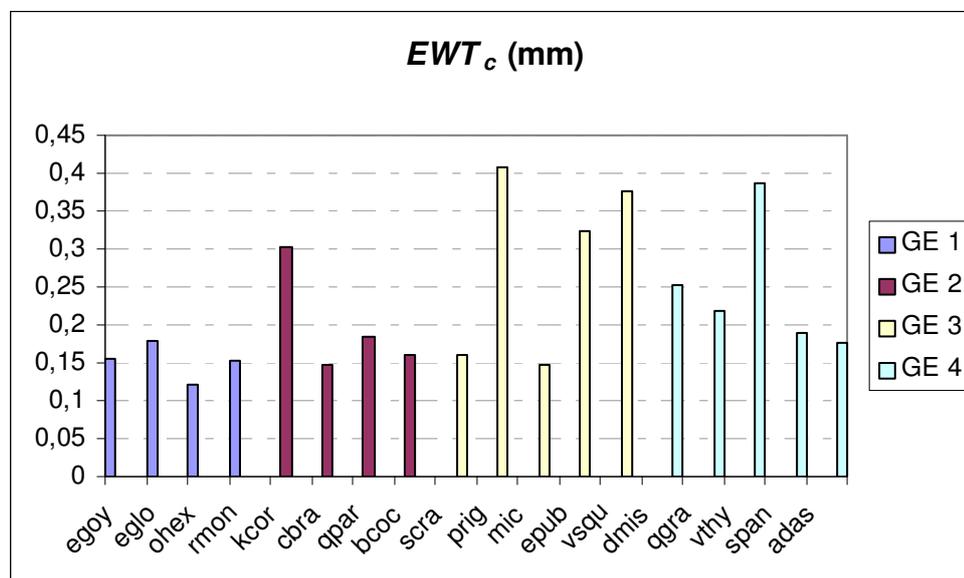
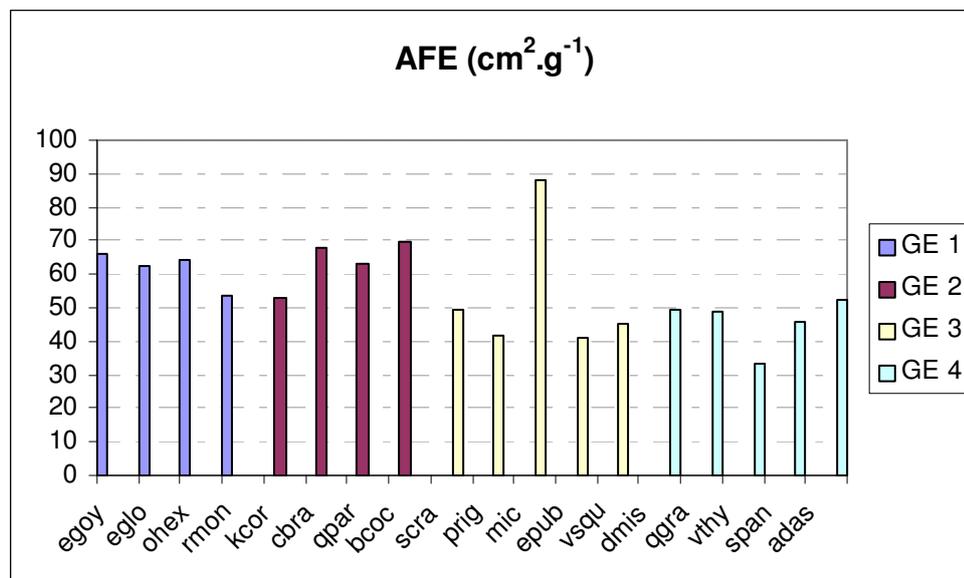


Figura 3.20 Grupos espectrais (GEs) de acordo com AFE, EWT_c e características fenológicas. Em azul, GE 1 (*Eremanthus goyazensis*, *Eremanthus glomerulatus*, *Ouratea hexasperma* e *Roupala montana*), em roxo, GE 2 (*Kielmeyera coriacea*, *Caryocar brasiliense*, *Qualea parviflora* e *Byrsonima coccolobifolia*), em laranja, GE 3 (*Salacia crassifolia*, *Palicourea rigida*, *Miconia ligustroides*, *Eriotheca pubescens* e *Vellozia squamata*) e em verde, GE 4

(*Dalbergia miscolobium*, *Qualea grandiflora*, *Vochysia thyrsoidea*, *Sclerolobium paniculatum* e *Acosmium dasycarpum*).

CONCLUSÕES

Muitos índices de vegetação encontram-se disponíveis na literatura. No entanto, eles precisam ser testados para diferentes espécies e combinações ambientais para serem úteis em estudos ecológicos.

As correlações espectrais são comumente utilizadas para identificar os comprimentos de onda melhor relacionados às concentrações de compostos bioquímicos, o que possibilita a proposição de novos índices de vegetação.

As informações extraídas a partir da reflectância espectral das folhas de Cerrado permitiram a formulação das seguintes conclusões:

- O índice SR permitiu a diferenciação das folhas de acordo com as concentrações de clorofila total em nível de folha;
- O índice CRI possibilitou a detecção de diferentes concentrações de carotenóides totais. No entanto, o índice SumG, que considera a contribuição dos carotenóides e também das clorofilas, apresentou melhor performance na detecção dos carotenóides totais, que provavelmente foram detectados em relação ao decréscimo das concentrações de clorofila (pigmento predominante). A boa performance do SumG, que emprega na sua formulação a região espectral do verde dominada por carotenóides e clorofilas (pigmentos totais), provavelmente se deve ao aumento da concentração (e da feição espectral) ao se considerar a soma dos pigmentos;
- Os índices NDNI, EWT_{ind} e NDWI possibilitaram a detecção do conteúdo de água das folhas;
- Os índices SumG e NDWI apresentaram melhor desempenho entre os índices utilizados, o que indica que os espectros das folhas de Cerrado apresentaram maior sensibilidade aos pigmentos totais (clorofilas e carotenóides) e conteúdo de água;
- Quando as correlações foram feitas por grupo espectral, somente as

feições de água revelaram-se determinantes.

A reflectância em nível de dossel não foi abordada no presente estudo. Enquanto as propriedades ópticas das folhas apresentam correlações quase lineares, o processo de interação dos fótons com o dossel é conhecido por ser altamente não-linear (resultado de estudos anteriores como por exemplo, Ross, 1981; Myneni *et al.*, 1989; Wessman & Asner, 1998), o que dificulta determinar a reflectância do dossel, a partir de modelagem, utilizando-se apenas parâmetros obtidos em campo. Por outro lado, análises baseadas somente em modelos (também não abordadas no presente estudo) podem levar à conclusões errôneas se a amplitude das variações real dos parâmetros utilizados nos modelos não for conhecida. Dessa forma, os esforços para o entendimento do sinal radiométrico da vegetação do Cerrado serão beneficiados com uma interpretação mais explícita das propriedades ópticas e químicas das folhas.

REFERÊNCIAS

- ADÂMOLI, J., MACÊDO, J., AZEVEDO, L.G. & NETTO, J.M. 1987. Caracterização da região dos cerrados. *In: Solos dos Cerrados: tecnologias e estratégias de manejo.* (W.J. Goedert, ed.) Planaltina: EMBRAPA-CPAC São Paulo: Nobel, 33-98.
- ARNON, D.I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology* 24:1-15.
- ASNER G.P. 2004. Biophysical remote sensing signatures of arid and semiarid ecosystems. *In Manual of remote sensing* (S. Ustin, ed.) 3. ed., 4. v. John Wiley & Sons, Inc. p.53-109
- ASNER, G.P. 1998. Biophysical and biochemical sources of variability in canopy reflectance. *Remote Sensing of Environment* 64:234–253.
- ASNER, G.P., *Vegetation Tools Manual, ENVI 4.2, Research Systems Inc., in press.*
- BARET, F., JACQUEMOUD, S., GUYOT, G. & LEPRIEUR, C. 1992. Modeled analysis of the biophysical nature of spectral shifts and comparison with information content of broad bands. *Remote Sensing of Environment* 41:133-142.
- BARET, F., VANDERBILT, V.C., STEVEN, M.D. & JACQUEMOUD, S. 1994. Use of spectral analogy to evaluate canopy reflectance sensitivity to leaf optical properties. *Remote Sensing of Environment* 48:253–260.
- BLACKBURN, G.A. 1998. Quantifying chlorophylls and carotenoids at leaf and canopy scales: An evaluation of some hyperspectral approaches. *Remote Sensing of Environment* 66: 273-285.
- CALDAS, L.S., BRAVO, C., PICCOLO, H. & FARIA, C.R.S.M. 1992. Measurement of leaf área with a hand-scanner linked to a microcomputer. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 4:17-20.
- CHAPPELLE, E.W., KIM, M.S. & McMURTREY III, J.E. 1992. Ratio analysis of reflectance spectra (RARS): An algorithm for the remote estimation of the concentrations of chlorophyll a, chlorophyll b and carotenoids in soybean leaves. *Remote Sensing of Environment* 39:239-247.
- COTTAM, G. & CURTIS, J.T. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* 37:451-460.
- COUTINHO, L.M. 1990. Fire in the ecology of the Brazilian Cerrado. *In: Fire in the tropical biota: ecosystem processes and global challenges* (J.G. Goldammer). Berlim, Springer-Verlag, Cap. 6, p.82-103.
- CURRAN, P.J. 1985. *Principles of remote sensing.* London: Logman Scientific and Technical.
- CURRAN, P.J. 1989. Remote sensing of foliar chemistry. *Remote Sensing of Environment* 30:271-278.

- CURRAN, P.J., DUNGAN, J.L., MACLER, B.A. & PLUMMER, S.E. 1991. The effect of a red leaf pigment on the relationship between red edge and chlorophyll concentration. *Remote Sensing of Environment* 35: 69-76.
- CURRAN, P.J., DUNGAN, J.L., MACLER, B.A., PLUMMER, S.E. & PETERSON, D.L. 1992. Reflectance spectroscopy of fresh whole leaves for the estimation of chemical concentration. *Remote Sensing of Environment* 39:153-166.
- DANK, S.M., EVANS, E.H. & WHITTAKER, P.A. 1984. *Photosynthetic Systems: Structure, Function and Assembly*. Wiley, New York.
- DATT, B. 1998. Remote sensing of chlorophyll a, chlorophyll b, chlorophyll a+b, and total carotenoid content in eucalyptus leaves. *Remote Sensing of Environment* 66:111-121.
- DAUGHTRY, C.S.T., RANSON, K.J. & BIEHL, L.L. 1989. A new technique to measure the spectral properties of conifer needles. *Remote Sensing of Environment* 27:81–91.
- DAWSON, T.P., CURRAN, P.J., NORTH, P.R.J. & PLUMMER, S.E. 1999. The propagation of foliar biochemical absorption features in forest canopy reflectance: A theoretical analysis. *Remote Sensing of Environment* 67:147–159.
- DIAS, B.F. 1992. Cerrados: Uma caracterização. *In* Alternativas de desenvolvimento dos Cerrados: Manejo e Conservação dos recursos naturais renováveis (B.F.S. DIAS, coord.) Fundação Pró-Natureza. Brasília, Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. 97p.
- EITEN, G. 1972. The Cerrado Vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38:201-341.
- FERREIRA, L.G., YOSHIOKA, H., HUETE A. & SANO E.E. 2003. Seasonal landscape and spectral vegetation index dynamics in the Brazilian Cerrado: An analysis within the Large-Scale Biosphere–Atmosphere Experiment in Amazônia (LBA). *Remote Sensing of Environment*, 87:534-550.
- FIELD, C.B. & MOONEY, H.A. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. *In*: *On the Economy of Form and Function* (T.J. Givnish, ed), Cambridge Univ. Press, Cambridge, p.25-55.
- FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION. 1997. *The State of Food and Agriculture*. FAO Agricultural, Series 30.
- FOURTY, T.H., BARET, F., JACQUEMOUD, S., SCHMUCK, G. & VERDEBOUT, J. 1996. Leaf optical properties with explicit description of its biochemical composition: direct and inverse problems. *Remote Sensing of Environment* 56:104-117.
- FRANCO, A.C., BUSTAMANTE, M.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.
- GAMON, J.A., SERRANO, L. & SURFUS J.S. 1997. The photochemical reflectance index: an optical indicator of photosynthetic radiation use efficiency across species, functional types, and nutrient levels. *Oecologia* 112:492-501.
- GAO, B.C. & GOETZ A.F.H. 1995. Retrieval of equivalent water thickness and information related to biochemical components of vegetation canopies from AVIRIS data. *Remote Sensing of Environment* 52:155-162.
- GAO, B.C. 1996. NDWI—A normalized difference water index for remote sensing of vegetation liquid water from space. *Remote Sensing of Environment*, 58(3):257-266.
- GATES, D.M., KEEGAN, H.J., SCHLETER, J.C. & WEIDNER, V.R. 1965. Spectral properties of plants. *Applied Optics* 4:11-20.
- GAUSMAN, H. W. 1974. Leaf reflectance of near infrared. *Photogrammetry Engineering* 40:183-191.
- GITELSON, A.A., ZUR, Y., CHIVKUNOVA, O.B. & MERZLYAK, M.N. 2002. Assessing carotenoid content in plant leaves with reflectance spectroscopy, *Photochemistry and Photobiology* 75:272– 281.
- GITELSON, A., MERZLYAK, M.N. & CHIVKUNOVA, O.B. 2001. Optical properties and non-destructive estimation of anthocyanin content in plant leaves. *Photochemistry and Photobiology* 74:38-45.
- GITELSON, A., MERZLYAK, M.N. 1996. Signature analysis of leaf reflectance spectra: algorithm development for remote sensing of chlorophyll. *Journal of Plant Physiology* 148:494-500.
- HARIDASAN, M. 2000. Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal, Viçosa*, 12:54-64.
- HARIDASAN, M. 2001. Nutrient cycling as a function of landscape and biotic characteristics in the cerrado of central Brazil. *In Biogeochemistry of the Amazon basin and its role in a changing world* (M.E. McClain & R.L. Richey, eds.) New York: Oxford University Press, p.68-83.
- HODANOVA, D. 1985. Leaf optical properties, *In: Photosynthesis during leaf development* (Zednek Sesták, Ed.). Prague, Academia Praha.
- HORLER, D.N.H., DOCKRAY, M., BARBER, J. 1983. The red edge of plant leaf reflectance. *International Journal of Remote Sensing* 4:273-288.
- HUNTLEY, B.J. & WALKER, B.H. 1985. *Ecology of tropical savannas*. New York: Springer-Verlag.
- JACKSON, R.D. & HUETE. A.R. 1991. Interpreting vegetation indices. *Preventive Veterinary Medicine* 11:185-200.

- JACQUEMOUD, S., USTIN, S.L., VERDEBOUT, J., SCHMUCK, G., ANDREOLI, G., HOSGOOD, B. 1996. Estimating leaf biochemistry using the PROSPECT leaf optical properties model. *Remote Sensing of Environment* 56:194-202.
- JACQUEMOUD, S., VERDEBOUT, J., SCHMUCK, G., ANDREOLI, G. & HOSGOOD, B. 1995. Investigation of leaf biochemistry by statistics. *Remote Sensing of Environment* 54:180-188.
- JENSEN, J.R. 2000. *Remote sensing of environment: an Earth resource perspective*. New Jersey: Prentice Hall Series in Geographical Information, 544p.
- JORDAN, C.F. 1969. Derivation of leaf-area index from quality of light on the forest floor. *Ecology* 50:663–666.
- KOKALY, R., CLARK, R.N. & LIVO, K.E. 1998. Mapping the biology and mineralogy of Yellowstone National Park using imaging spectroscopy. *Summaries of the 4th Annual JPL Airborne Geoscience Workshop*, JPL Publication 97-21, p.235-244.
- KUPIEK, J.A. & CURRAN, P.J. 1995. Decoupling the effect of the canopy and foliar biochemical concentration in AVIRIS spectra. *International Journal of Remote Sensing* 16, 1731-1739.
- LAWRENCE, R.L. & RIPPLE, W.J. 1998. Comparisons among Vegetation Indices and bandwise regression in a highly disturbed, heterogeneous landscape: Mount St. Helens, Washington. *Remote Sensing of Environment* 64:91-102.
- LICHTENTHALER, H., GITELSON, A., & LANG, M. 1996. Non-destructive determination of chlorophyll content of leaves of a green and an aurea mutant of tobacco by reflectance measurements. *Journal of Plant Physiology* 148:483–493.
- LICHTENTHALER, H. & WELLBURN, A. 1983. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society Transactions* 603:591-592.
- LICHTENTHALER, H. & BUSCHMANN, C. 2001. Chlorophylls and carotenoids: measurement and characterization by UV-VIS. *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*. F4.3.1-F4.3.8.
- MAUSETH, J.D. 1991. *Botany: an introduction to plant biology*. Saunders College Publishing. Philadelphia, Pennsylvania. 800p.
- MEDINA, E. 1984. Nutrient balance and physiological processes at the leaf level. *In: Physiological ecology of plants of the wet tropics* (E. Medina, H.A. MOONEY & C. VÁSQUEZ-YANES, eds), Dr. W. Junk Publ. The Hague p.139-154.
- MENESES, P. R. 2001. Fundamentos da radiometria óptica espectral. *In: Sensoriamento Remoto: Reflectância de Alvos Naturais* (P.R. Meneses & J.

- S. Madeira Netto, orgs.). Brasília, DF. Ed. UnB, Planaltina: Embrapa Cerrados. 262p.
- MESARCH, M.A., WALTER-SHEA, E.A. ASNER, G.P. MIDDLETON, E.M. & CHAN. S.S. 1999. A revised measurement methodology for conifer needle spectral optical properties: evaluating the influence of gaps between elements. *Remote Sensing of Environment*, 68:177-192.
- MIURA, T., HUETE, A.R., FERREIRA, L.G. & SANO, E.E. 2003. Discrimination and biophysical characterization of cerrado physiognomies with EO-1 hyperspectral hyperion. *In: Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto*, 9, Belo Horizonte, Brasil. Anais XI SBSR, INPE, p.1077-1082.
- MÜLLER-DUMBOIS, D. & ELLEMBERG, H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons, New York.
- MURRAY, J.R. & HACKETT, W.P. 1991. Difydroflavonol reductase activity in relation to differential anthocyanin accumulation in juvenile and mature phase *Hedera helix*, L. *Plant Physiology* 97:343–351.
- MYNENI, R. B., ROSS, J. & ASRAR, G. 1989. A review on the theory of photon transport in leaf canopies. *Agriculture and Forestry Meteorology* 45:1–153.
- OLIVEIRA, R.S. 2004. Comparative use and water acquisition strategies of trees from the Brazilian Cerrado and Amazônia. Ph.D thesis. University of California, Berkeley.
- OLIVEIRA, E.L. 2005. Fenologia, demografia foliar e características foliares de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito no Distrito Federal e suas relações com as condições climáticas. Tese de Doutorado, Universidade de Brasília, Brasília-DF.
- PONZONI, F.J. 2001. Comportamento espectral da vegetação. *In: Sensoriamento Remoto: Reflectância de Alvos Naturais* (P.R. Meneses & J.S. Madeira Netto, orgs.). Brasília, DF. Ed. UnB, Planaltina: Embrapa Cerrados. p.157-222.
- RATTER, J.A, BRIDGEWATER, S., RIBEIRO, J. F., DIAS, T.A.B. & SILVA, M.R. 2000. Distribuição das espécies lenhosas da fitofisionomia Cerrado sentido restrito nos estados compreendidos pelo bioma Cerrado. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer* 5:5-43.
- RIBEIRO, J.F. & WALTER, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. *In: Cerrado: Ambiente e Flora* (Sano, S. M. & Almeida, S.P., eds). Planaltina: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. p.89-166.
- ROSS, J. K. 1981. The radiation regime and architecture of plant stands. Kluwer Academic, Boston, MA.
- SARMIENTO, G. 1984. The ecology of neotropical savannas. Cambridge, Harvard University Press. 256p.
- SCHLESINGER, W.H., RAIKES, J.A. & CROSS, A.F. 1996. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology* 77:364-374.

- SCHLESINGER, W.H., REYNOLDS, J.F., CUNNINGHAM, G.L., HUENNEKE, L.F., JARREL, W.M., VIRGINIA, R.A. & WHITFORD, W.G. 1990. Biological feedbacks in global desertification. *Science* 247:1043-1048.
- SHEPHERD, G.J. 1994. Manual do Usuário FITOPAC1. Campinas: Departamento de Botânica UNICAMP.
- SIMS D.A. & GAMON, J.A. 2002. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sensing of Environment* 81: 337– 354.
- TAIZ, L. & ZEIGER, E. 1991. *Plant physiology*. Redwood City: Benjamin & Cummings Publishing Company, Cap. 9, p.219-248.
- VITOUSEK, P. M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitations in tropical forests. *Ecology* 65:285–298.
- VITOUSEK, P.M. & SANFORD Jr., R.L. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:137–167.
- WALKER, B.H. 1987. Determinants of tropical savannas. Paris, IUBS Monograph Series, 156p.
- WESSMAN, C.A. & ASNER, G.P. 1998. Ecosystems and the problems of large-scale measurements. In *Successes, limitations, and frontiers in ecosystem ecology* (P. Groffman & M. Pace, eds.), Berlin: Springer-Verlag, p.346–371.
- WESSMAN, C.A. 1990. Evaluation of canopy biochemistry. In: *Remote Sensing of Biosphere Functioning* (R.J. Hobbs & H.A. Mooney, eds.). New York: Springer-Verlag, p.135-156.
- WESSMAN, C.A., ABER, J.D., PETERSON, D.L. & MELILLO, J.M. 1988. Remote sensing of canopy chemistry and nitrogen cycling in temperate forest ecosystems. *Nature* 335:154-156.
- WOOLEY, J.T. 1971. Reflectance and transmittance of light by leaves. *Plant Physiology* 47:656-662.