



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

**ECOFISIOLOGIA COMPARATIVA
DE ESPÉCIES ARBÓREAS DE
CERRADO S.S. E MATA DE GALERIA**

IEDA NUNES CORNELIO HÄMMERLE

**BRASÍLIA
-2006-**

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

**ECOFISIOLOGIA COMPARATIVA DE ESPÉCIES
ARBÓREAS DE CERRADO S.S. E MATA DE
GALERIA**

Ieda Nunes Cornelio Hämmerle

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

Orientador: Augusto César Franco

BRASÍLIA

-2006-

**Ecofisiologia comparativa de espécies arbóreas de cerrado s.s. e mata
de galeria**

Ieda Nunes Cornelio Hämmerle

Tese apresentada ao Departamento de Ecologia da Universidade de Brasília
como requisito parcial à obtenção do grau de Doutor em Ecologia, sob a
orientação do Prof. Dr. Augusto César Franco.

Banca examinadora:

Prof. Dr. Augusto César Franco
Presidente

Prof. Dra. Linda Styer Caldas
Membro

Prof. Dr. Eduardo Arcoverde de Mattos
Membro

Prof. Dr. Luiz Alfredo Rodrigues Pereira
Membro

Dra. Sandra Bucci
Membro

"Aqueles que passam por nós, não vão sós,
não nos deixam sós. Deixam um pouco de si,
levam um pouco de nós."

("Antoine de Saint-Exupery")

Dedicatória

Ao meu pai, Donício Cornelio Primo, por nunca me deixar duvidar da
minha capacidade

À minha mãe, Abadia Nunes Rodrigues Cornelio, pelo apoio irrestrito às
minhas aspirações

Agradecimentos

Agradeço a Deus

À Universidade de Brasília

À pós-graduação em Ecologia

Ao meu orientador Augusto Franco, pela competência, compreensão, paciência e por todo apoio profissional e pessoal

Ao Dr. Andreas Richter, da Universidade de Viena, pelo amor e receptividade

Ao Dr. William Hoffmann, por todo apoio durante todo o período de realização desse trabalho, além de todas as suas preciosas contribuições

Ao Dr. Mundayatan Haridasan, pelos conselhos valiosos

À prof^a. Linda Caldas, pela sabedoria, estímulo e sugestões

Aos doutores Sandra Bucci, Luiz Pereira e Eduardo de Mattos pelas importantes sugestões para a melhoria desse trabalho

À CAPES e CNPq, pelo suporte financeiro

Ao amigo Inésio Marinho, pelo suporte no laboratório

Aos amigos da EMBRAPA-Cerrados, pela cordialidade

Aos amigos João Mendanha, Juliana Lima, Paloma Milane e Sílvio Pereira pelo apoio nas “aventuras” de campo e laboratório

Aos amigos do LATEq, pela energia

Ao meu marido Rainer Hämmerle, por sorrir ao compartilhar todos os momentos difíceis

Aos meus pais, Abadia Cornelio e Donicio Primo, por todo o apoio e pela confiança em todos os dias da minha vida

Agradeço especialmente à minha irmã, Ione Rêgo, por estar sempre ao meu lado pra me mostrar o lado brilhante da vida, e ao meu irmão Nildo Cornelio, por me ensinar a acreditar nas coisas boas

Aos meus cunhados, Amilton Rêgo e Eliene Vieira, pelo suporte incondicional

Aos meus sobrinhos Leonardo e Giovane Rêgo, pela dádiva do sorriso e inocência nos momentos conturbados

Aos amigos Alexander Balduino, Paulo Diniz, Sérgio Macedo e Liziane Gomes, pelos momentos de aprendizado compartilhados

Aos amigos de Viena, Tina Kaiser, Andreas Blöechl e Sabine Maringer pela grande ajuda dentro e fora do laboratório.

Aos amigos verdadeiros com quem sempre se pode contar

Índice

Dedicatória	v
Agradecimentos	vi
General abstract	xi
INTRODUÇÃO GERAL	1
1.1 Introdução	1
1.1.1 O ecótono cerrado-mata de galeria	3
1.1.2 Pares congenéricos	4
1.1.3 Fatores seletivos que podem conduzir à formação de grupos funcionais ...	4
1.1.4 Anatomia foliar	5
1.1.5 Bioquímica	6
1.1.6 Fisiologia	7
1.3 Referências bibliográficas	8
ANATOMIA ECOLÓGICA DE FOLHAS DE PARES CONGENÉRICOS DE CERRADO E MATA DE GALERIA RELACIONADA À FOTOSSÍNTESE	13
2.1 Introdução	13
2.2 Material e métodos	15
2.3 Resultados e discussão	18
2.4 Referências bibliográficas	26
PARÂMETROS FOTOSSINTÉTICOS DE PARES ARBÓREOS CONGENÉRICOS DO CERRADO E MATA DE GALERIA	31
3.1 Introdução	31
3.2 Material e métodos	34
3.2.1 Área de estudo	34
3.2.2 Espécies analisadas	34
3.2.3 Análises de assimilação de carbono e área foliar específica	35
3.2.4 Concentrações de fósforo e nitrogênio	35
3.2.5 Determinação de isótopos	36
3.2.6 Atividade da RubisCO	36
3.2.7 Análise estatística	36
3.3 Resultados e discussão	37
3.4 Referências bibliográficas	51
CONTEÚDO E CONCENTRAÇÃO DE CARBOIDRATOS EM FOLHAS DE PARES ARBÓREOS CONGENÉRICOS DO CERRADO E MATA DE GALERIA	55
4.1 Introdução	55
4.2 Material e métodos	58
4.2.1 Área de estudo	58
4.2.2 Espécies analisadas	58
4.2.3 Métodos bioquímicos de identificação de açúcares	59
4.2.4 Análise estatística	60
4.3 Resultados e discussão	60
4.4 Referências bibliográficas	71
CONSIDERAÇÕES FINAIS	77

Resumo geral

O bioma Cerrado é localizado na planície central do Brasil e abrange 22% do país, sendo o segundo maior bioma brasileiro. Ocorre em áreas tropicais com clima fortemente estacional e apresenta formações florestais, savânicas e campestres, sendo que as formações savânicas constituem quase a metade da região do Cerrado. Dentro das formações florestais, savânicas e campestres é possível encontrar-se diversas fisionomias intermediárias, sendo a mata da galeria e o cerrado *sensu strictu* (*s.s.*), respectivamente, fisionomias florestais e savânicas desse bioma. Para se predizer a distribuição da vegetação sob climas alterados é essencial compreender os fatores que determinam a posição de um ecótono. O ecótono cerrado *s.s.* – mata de galeria é marcado por uma descontinuidade da densidade de árvores e composição de espécies. Ele não é determinado somente pelo ambiente, mas a composição de espécies também determina se um local específico é um cerrado ou uma mata de galeria. Isso significa que diferenças ecológicas e fisiológicas também determinantes na distribuição destes grupos de espécies. Poucas espécies ocorrem regularmente tanto no cerrado *s.s.* quanto na mata de galeria. Conseqüentemente, para se compreender a dinâmica do ecótono cerrado *s.s.* - mata, torna-se necessária uma compreensão das diferenças ecológicas entre os grupos funcionais do cerrado e da mata de galeria. O uso de pares congêneros em estudos comparativos permite a exclusão da contribuição filogenética na determinação dos padrões ecológicos. O objetivo desse estudo foi executar uma caracterização ecofisiológica das espécies de cerrado e de mata de galeria em três escalas – bioquímica, fisiológica e anatômica, que são essenciais à compreensão do processo fotossintético, que é altamente conectado ao crescimento e à adaptação da planta ao ambiente. Folhas maduras de pares congêneros de espécies arbóreas, sendo cada par do mesmo gênero, foram utilizadas. O padrão observado em termos anatômicos foi maior espessura foliar e também de suas partes constitutivas, como epiderme, cutícula e mesofilo para as espécies de cerrado *s.s.*, comparadas às de mata de galeria. Altas incidências luminosas, escassez de água e nutrientes podem ter sido fatores direcionadores desse padrão, embora os caracteres filogenéticos de cada grupo funcional tenham grande influência na formação desses padrões. De maneira geral observa-se que o grupo funcional de cerrado *s.s.* apresenta uma maior capacidade

foto-sintética em termos de área comparada ao grupo de mata de galeria. Tal grupo também apresenta uma maior eficiência do uso de água, como esperado, uma vez que o cerrado s.s. está exposto a condições mais adversas em termos de água, comparado às espécies de mata de galeria. Como esperado pelas condições de luz e crescimento, as espécies de mata de galeria apresentam uma maior área foliar específica comparada às espécies de cerrado s.s.. Pôde-se observar pelos parâmetros analisados nesse estudo que há a distinção dos dois grupos funcionais, que apresentam respostas foto-sintéticas diferentes, e que essas diferenças tendem a se manter na estação chuvosa quando as diferenças ambientais são menos marcantes. No que concerne aos açúcares não estruturais, as diferenças entre os grupos funcionais e as estações foram observadas em termos dos componentes e não de valores totais. Amido e sacarose apresentaram valores mais elevados nas espécies de mata comparadas às espécies de cerrado s.s.. Este fato pode estar relacionado a uma disponibilidade mais elevada de água e a uma maior capacidade foto-sintética desse grupo funcional em termos de massa. Entre as estações, como esperado, os açúcares solúveis tiveram uma concentração mais elevada durante a estação seca enquanto que o amido foi mais concentrado na estação chuvosa. Houve, também, a presença de diversos outros açúcares, especialmente nas espécies do cerrado s.s. durante a estação seca. O papel desses açúcares está associado claramente com a osmoproteção, uma vez que durante a estação seca as espécies do cerrado s.s. têm menos disponibilidade da água do que as espécies de mata. Pode-se concluir, portanto, que nos três níveis estudados as espécies de mata de galeria e cerrado apresentam diferentes padrões relacionados à foto-síntese. Tais resultados aumentam o conhecimento da fisiologia e ecologia desses dois grupos funcionais, melhorando as bases de conhecimento para se realizar previsões do comportamento desses grupos funcionais em caso de mudanças climáticas mais intensas.

General abstract

The Cerrado biome is located in the central plains of Brazil and constitutes 22% of the country, therefore being the second largest Brazilian biome. It occurs in tropical areas with strong seasonal climates and comprises forest, savanna and field formations, with the savannas constituting more than half of the region. Among these formations, it is possible to find several intermediate physiognomies, in which the gallery forests and the cerrado *sensu strictu* (*s.s.*) are, respectively, forestall and savanna physiognomies of this biome. To predict the distribution of the vegetation under modified climates it is essential to understand the factors that determine the position of an ecotone. The boundary cerrado *s.s.* - gallery forest is marked by a discontinuity of the density of trees and composition of species. It is not only determined by the environment, but the species composition also determines if one certain place is a cerrado *s.s.* or a gallery forest. This means that ecological and physiological differences will also determine the distribution of these groups of species. Few species regularly occur in the cerrado *s.s.* as well as in the gallery forest. Consequently, to understand the dynamics of the ecotone it is necessary to understand the ecological differences between the functional groups of the cerrado *s.s.* and the gallery forest. The use of congeneric pairs in comparative studies allows the phylogenetic independence of the traits. The objective of this study was to execute an ecophysiological characterization of the species of cerrado *s.s.* and gallery forest on three scales – biochemical, physiological and anatomical - which are essential to the understanding of the photosynthetic process, and highly connected to the growth and the adaptation of the plant to the environment. Mature leaves of congeneric pairs of woody species, each pair of the same genera, had been used. The pattern in anatomical terms was greater thickness of the leaves and their constituent parts, such as epidermis, cuticle and mesophyll for the species of cerrado *s.s.*, compared to the the gallery forest. High light incidence, drought and nutrient availability can be the driving factors of this pattern, although the phylogenetic characters of each functional group have a great influence on the formation of these standards. In general, it can be observed that the functional group of cerrado *s.s.* presents a higher photosynthetic capacity by area compared to the group of the gallery forest. This group also presents higher water use efficiency, as expected, because cerrado *s.s.* develops in more adverse conditions in

terms of water availability than the species of gallery forest. As expected for the conditions of light and growth, the species of gallery forest present a higher specific leaf area compared to the species of cerrado *s.s.*. The parameters analyzed in this study showed that there are two different functional groups, which present different photosynthetic responses, and that these differences tend to be maintained in the rainy season, when the environmental differences are less pronounced. The differences between the functional groups and the seasons concerning the non-structural sugars had been observed in terms of quality, but not quantity. Starch and saccharose presented higher values in the species of forest compared to the species of cerrado *s.s.*. This result might be related to a higher water availability and to a higher photosynthetic capacity of this functional group. As expected, the soluble sugars had higher concentrations in the dry season while the starch was more abundant during the rainy season. The presence of other sugars was detected, especially in the species of the cerrado *s.s.* during the dry season. The role of these sugars is associated clearly with osmoprotection, since during the dry season the species of the cerrado *s.s.* have less water available than the forest species. Therefore, it can be concluded that in all studied levels the species of cerrado *s.s.* and gallery forest present different patterns related to photosynthesis. Such results increase the knowledge of the physiology and ecology of these two functional groups, improving the knowledge to predict the behavior of these functional groups in case of intense climatic changes.

-CAPÍTULO I-

INTRODUÇÃO GERAL

1.1 Introdução

O bioma Cerrado é localizado na planície central do Brasil (5-200°S e 450--60°L). Abrange 1.783 milhões de km² do território do país, o que representa 22% da terra brasileira (Jepson, 2005). O Cerrado é o segundo maior bioma brasileiro, após a Amazônia, e um dos “hotspots” de biodiversidade do mundo (Myers *et al.*, 2000; Silva & Bates, 2002). Esse bioma é o principal ecossistema savânico nacional. A terminologia Cerrado tem uma conotação regional no Brasil, enquanto que o termo savana, sendo mais genérico, é aplicado a diversos tipos de vegetação no mundo. Em ambos os casos este tipo de vegetação ocorre em áreas tropicais com clima fortemente estacional e é caracterizada por uma camada gramínea rasteira intercalada por uma camada lenhosa de densidade variável (Batalha & Mantovani, 2000).

O número de espécies de plantas vasculares no Cerrado excede a 7.000 (Mendonça *et al.*, 1998), e 44% de sua flora é endêmica (Myers *et al.*, 2000). Quando se considera a fenologia das árvores, embora as plantas sempre-verdes sejam maioria no bioma Cerrado, as árvores decíduas ou semi-decíduas são encontradas freqüentemente, com a renovação das folhas ocorrendo na estação seca. O clima do Cerrado é sazonal, com uma estação chuvosa e outra seca, com temperaturas médias que variam de 22-27°C. A média de precipitação anual é de 1500 mm (Klink & Machado, 2005). Os solos do Cerrado são profundos, ácidos e distróficos, com concentrações elevadas de alumínio (Haridasan, 2000).

O bioma Cerrado apresenta formações florestais, savânicas e campestres (Ribeiro & Walter, 1998). As formações savânicas constituem quase a metade da região do Cerrado (Silva *et al.*, 2006). Dentro das formações florestais, savânicas e campestres é possível encontrar, portanto, diversas fisionomias intermediárias, sendo o bioma Cerrado, então, um mosaico de muitas formações fisionômicas (Ribeiro & Walter, 1998). Dentre essas fisionomias, a mata da galeria e o cerrado *sensu strictu* (cerrado s.s.) representam, respectivamente, uma mata típica e uma formação savânica desse bioma (Ribeiro & Walter, 1998).

As matas da galeria ocorrem ao longo dos cursos de água na região do Cerrado, e, embora representem uma parcela pequena desse bioma, são notáveis por sua diversidade, riqueza e pela sua proteção aos recursos hídricos e edáficos (Ribeiro, 1998). A luz, a água, a temperatura e o solo estão entre os fatores mais importantes que influenciam o desenvolvimento deste complexo vegetacional, uma vez que exercem efeitos diretos nas taxas fotossintéticas, na abertura estomática e síntese de pigmentos (Kozlowski *et al.*, 1991). As matas da galeria apresentam um número elevado de espécies, com um índice superior de diversidade aos encontrados em outros tipos de matas (Rezende, 1998). Em consequência desta diversidade elevada de espécies, o bioma Cerrado apresenta uma grande complexidade estrutural (Ribeiro & Schiavini, 1998). Na maioria dos casos, o solo das matas da galeria tem uma boa drenagem e uma boa disponibilidade de água (Emmerich, 1990). A ciclagem de nutrientes nessas comunidades acontece principalmente na serrapilheira, onde os nutrientes são encontrados em concentrações mais elevadas na camada superficial do solo (Haridasan, 1998).

As plantas das formações savânicas são expostas durante diversos meses por ano a intensidades luminosas elevadas e a baixas umidades relativas (Franco & Lüttge, 2002). Os solos do cerrado s.s. são oxissolos profundos, drenados, ácidos, com saturação elevada de alumínio e baixa disponibilidade de nutrientes, como nitrogênio e fósforo (Goodland & Ferri, 1979; Sarmiento, 1984). Apesar das condições estressantes ao crescimento e à produtividade, as comunidades do cerrado s.s. têm uma estrutura muito complexa, com muitas espécies arbóreas endêmicas (Ratter *et al.*, 1996; Felfili *et al.*, 1998), que diferem entre si na estrutura foliar e capacidade fotossintética (Prado & Moraes, 1997). As árvores do cerrado mostram caracteres escleromórficos notáveis (Paviani, 1978), que não são comuns na mata da galeria.

Em geral, as savanas são formações expostas a condições climáticas e edáficas severas. De uma maneira geral, cada tipo fisionômico dentro do cerrado possui características ecofisiológicas distintas em termos de utilização dos recursos ambientais disponíveis, e possuem diferentes estratégias para sobreviver às adversidades impostas pelo ambiente físico (Rawitscher *et al.*, 1943).

1.1.1 O ecótono cerrado-mata de galeria

Ecótonos são zonas da transição entre um, dois ou mais tipos distintos de vegetação. Nessas áreas, mudanças dramáticas na vegetação ocorrem em distâncias curtas (Risser, 1995). Estes modelos de vegetação são dinâmicos uma vez que as plantas respondem às mudanças do ambiente (Neilson, 1991; Noble, 1993). Compreender-se os fatores que determinam a posição de um ecótono é essencial para se predizer a distribuição da vegetação sob climas alterados (Hoffmann & Franco, 2003). As mudanças nos tipos de ecossistemas dentro dos ecótonos são caracterizadas freqüentemente por mudanças das espécies dominantes ou nas suas formas de vida (Gosz & Sharpe, 1989) que podem ser acompanhados por mudanças em outras propriedades, tais como a composição de espécies e distribuição de nutrientes do solo (Kieft *et al.*, 1998).

A fronteira cerrado s.s. – mata de galeria é marcada por uma descontinuidade da densidade de árvores e composição de espécies (Felfili & Júnior, 1992). Isto poderia ser explicado, por exemplo, pelas diferenças nutritivas do solo (Ribeiro, 1993) assim como pelas mudanças na disponibilidade de água do solo (Felfili, 1993; Joly, 1996). Por outro lado, por causa da descontinuidade da distribuição das espécies, deve-se considerar que a fronteira cerrado-mata não é determinada somente pelo ambiente, mas também se deve levar em conta que a própria composição de espécies determina se um determinado local é um cerrado ou uma mata de galeria. Isso significa que diferenças ecológicas e fisiológicas determinarão também a distribuição destes grupos de espécies.

Poucas espécies ocorrem regularmente tanto no cerrado s.s. quanto na mata de galeria (Felfili & Silva, 1992). Conseqüentemente, para se compreender a dinâmica do ecótono cerrado-mata, torna-se necessária uma compreensão das diferenças ecológicas entre os grupos funcionais do cerrado e da mata de galeria. Os grupos funcionais são definidos como conjuntos de espécies que têm funções similares ou possuem respostas similares às condições ambientais (Archer *et al.*, 1996).

1.1.2 Pares congênericos

A grande variação de características de uma planta impõe uma dificuldade para executar estudos comparativos de caracteres específicos. Comparações pareadas entre dois grupos de espécies removem a variância entre os gêneros (Westoby *et al.*, 1998). O uso de pares congênericos de espécies é uma aproximação poderosa a este tipo de estudo (Felsenstein, 1985; Knight & Ackerly, 2002), e melhoram o poder da estatística de comparação entre os grupos, além de permitir um erro tipo I apropriado, no caso de uma grande quantidade de variação entre os gêneros (Garnier, 1992; Ackerly, 2000).

1.1.3 Fatores seletivos que podem conduzir à formação de grupos funcionais

Além da baixa disponibilidade de água no solo (Franco *et al.*, 1996), baixa disponibilidade de nutrientes (Goodland & Pollard, 1973) e fogo (Coutinho, 1978) são importantes fatores na vegetação do Cerrado (Franco, 2002). As condições de luz nas diferentes fisionomias do bioma Cerrado são variáveis, e conseqüentemente, grupos funcionais distintos têm também muitas maneiras diferentes de resistir a essas diferenças ambientais.

Se as espécies lenhosas estiverem crescendo na fisionomia do cerrado *sensu stricto*, elas devem ser capazes de responder à radiação elevada disponível durante o crescimento, ajustando o metabolismo da folha associado às reservas de carbono, como a taxa de respiração, o ponto de compensação de luz, e a capacidade fotossintética. Se a planta estiver crescendo em uma mata da galeria, o recurso de luz é limitado pelos dosséis densos das árvores (Coutinho, 1978), o que leva ao desenvolvimento de estratégias diferentes para melhorar a sobrevivência neste ambiente.

Plantas não podem evitar estes estresses e devem resistir a grandes flutuações diurnas e estacionais. Muitos atributos morfológicos e fisiológicos contribuem para essa tremenda diferenciação de estratégias, quando estão relacionados ao balanço de energia das folhas (Baga & Björkman, 1980). As plantas são geneticamente adaptadas para crescer em uma variação específica da intensidade luminosa. Dentro do limite desta variação, podem responder às diferenças nesta intensidade de luz. Estas respostas são chamadas aclimatação. Tanto a adaptação quanto a aclimatação à intensidades

luminosas diferentes conduzem a uma alteração na morfologia, fisiologia e bioquímica da planta, especialmente quando se diz respeito aos aspectos da fotossíntese (Björkman, 1981).

1.1.4 Anatomia foliar

A folha é o órgão da planta com a plasticidade mais elevada em resposta aos fatores ecológicos (Paviani, 1978). O conhecimento anatômico combinado às observações fisiológicas relacionadas à fotossíntese é uma ferramenta poderosa para compreender a ocorrência das espécies em ambientes distintos. Ajustes morfoanatômicos da folha (Björkman, 1981; Gutschick & Wiegel, 1988; Pearcy & Sims, 1994) desempenham um papel principal na otimização fotossintética a cada ambiente (Baldochi & Harley, 1995).

As mudanças na capacidade da folha à assimilação de CO₂ em resposta aos diferentes níveis de luz são comuns nas espécies com um amplo potencial de aclimatação (Björkman, 1981). Essa aclimatação pode ocorrer em um nível morfológico. Nobel (1977) relatou que o aumento na espessura das folhas das plantas em intensidades luminosas elevadas, pela adição de células ou pelo espessamento do parênquima paliádico, poderia ser relacionado a uma redução da resistência do mesofilo à absorção do dióxido de carbono. Por outro lado, poderia existir uma correlação deste aumento da espessura com o aumento dos fatores que limitam a fotossíntese (Björkman, 1981).

Goulet & Bellefleur (1986) mostraram que os efeitos da luz influenciam também a estrutura foliar, induzindo mudanças na sua espessura, área e outras características da folha. A razão entre a área do mesofilo/área foliar pode ser de duas a quatro vezes maior nas folhas expostas à altas intensidades luminosas (Nobel, 1991). A maior espessura do mesofilo também pode estar relacionada à proteção contra danos por altas intensidades luminosas, dispersando a luz incidente. A alteração da espessura do mesofilo pode refletir não somente mudanças no parênquima, mas também mudanças na cutícula e na epiderme.

Menores dimensões estomáticas podem estar relacionadas à proteção contra perda de água, uma vez que essa diminuição restringe as possibilidades de liberação de

água. Lacher (1995) relatou que folhas que se desenvolvem em ambientes secos contêm, em geral, maior quantidade e menores dimensões.

1.1.5 Bioquímica

Entre as características bioquímicas que diferenciam folhas crescendo em altas e baixas intensidades luminosas estão uma maior razão do transporte de elétrons por atividade da rubisCO (Evans & Seeman, 1989), queda no acúmulo de carboidratos (Makino *et al.*, 1997), e queda na atividade máxima da rubisCO (Evans & Seeman, 1989).

RubisCO é a enzima chave no caminho de fixação fotossintética que constitui mais de 50% das proteínas solúveis do cloroplasto (Watanabe *et al.*, 1995). A rubisCO é uma enzima bifuncional, que catalisa a incorporação tanto de CO₂, quanto de O₂. A afinidade dessa enzima por CO₂ é aproximadamente 50 vezes maior do que por O₂, mas o aumento da concentração de O₂ reduz a incorporação do CO₂ (efeito de Warburg), porque os dois processos são competitivos. Dessa maneira, quanto maior a razão entre o CO₂ e o O₂ no local da reação, maior será a ação da enzima como uma carboxilase, incorporando o CO₂. A atividade da rubisCO é regulada pela intensidade luminosa, sendo essa enzima inativada em intensidades luminosas baixas (Sage *et al.*, 1990).

Em consequência a uma aclimatação a uma intensidade luminosa crescente, há uma correlação positiva entre a capacidade fotossintética por área e a intensidade luminosa durante o crescimento da folha (Björkman, 1981; Sims & Pearcy, 1989). Em folhas, o potencial do ajuste bioquímico versus anatômico sob intensidades luminosas elevadas depende das exigências ecológicas da espécie. Não está ainda claro se é a anatomia ou a bioquímica da folha que desempenha o papel principal na capacidade fotossintética sob elevadas condições de luz (Niinemets & Kull, 1998). Sob intensidades luminosas baixas há também adaptações bioquímicas, diferentes daquelas que ocorrem em altas intensidades luminosas. Como exemplo, tem-se constatado que a concentração de clorofila aumenta com a diminuição da intensidade luminosa (Morales *et al.*, 1991), assim como há uma queda no acúmulo de carboidratos (Makino *et al.*, 1997).

1.1.6 Fisiologia

A quantidade de radiação que uma planta recebe é um fator importante na regulação de seu crescimento e desenvolvimento. Muitas espécies de plantas desenvolveram-se para tolerar melhor os ambientes com baixas intensidades luminosas (Boardman, 1977). Os processos respiratórios e fotossintéticos desempenham um papel chave na adaptabilidade da planta à luz e sombra (Berry, 1975). Em plantas tolerantes à sombra, como plantas de mata, a respiração é reduzida e a combinação dos ajustes respiratórios e fotossintéticos reduz o ponto de compensação luminoso (Böhning & Burnside, 1956). Por outro lado, as espécies do cerrado *s.s.* são expostas a radiações elevadas. Assim, é essencial para a sua sobrevivência, que elas possam dissipar o excesso da energia luminosa de maneira segura, pois ele é potencialmente perigoso (Franco & Lüttge, 2002).

As espécies adaptadas a altas intensidades luminosas apresentam um nível de plasticidade mais elevado (Lortie & Aarssen, 1996). As espécies de sombra têm baixas capacidades de transporte de elétrons assim como de respostas fotoprotetoras, como a dissipação de calor e fluorescência (Lortie & Aarssen, 1996). Dessa maneira, espera-se que as plantas de cerrado devam ter uma plasticidade mais elevada para ajustar-se ao aumento dos níveis de luz do que espécies de mata, uma vez que estão mais adaptadas a altas exposições luminosas. Conseqüentemente, as diferenças ambientais entre o cerrado *s.s.* e a mata da galeria (principalmente esses relacionados às variações de luz) podem determinar estratégias distintas à sobrevivência das plantas nestes dois ambientes.

1.2 Objetivo geral

O objetivo desse estudo é caracterizar a ecofisiologia das espécies de cerrado e de mata galeria em três escalas – bioquímica, fisiológica, e anatômica, que são essenciais à compreensão do processo fotossintético, que é altamente conectado ao crescimento e à adaptação da planta ao ambiente. Dessa forma, pretende-se contribuir a um grau mais elevado de compreensão do funcionamento e comportamento do ecótono cerrado - mata de galeria, que tornará possível uma melhor previsão do comportamento do bioma Cerrado em resposta aos distúrbios ecológicos comuns à atualidade.

1.3 Referências bibliográficas

- Ackerly, D. D. 2000. *Taxon sampling, correlated evolution, and independent contrasts*. **Evolution** **54**: 1480–1492.
- Archer, S.; Coughenour, M.; Dall'Aglio, C.; Fernandes, G. W.; Hay, J.; Hoffmann, W.; Klink, C.; Silva, J. F.; Solbrig, O. T. 1996. *Savanna biodiversity and ecosystem properties*. In: Solbrig, O.T.; Medina, E. & Silva, J.F. (eds.). *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes*. **Ecological Studies**, **121**: 207-215. Springer-Verlag. Berlin
- Baldochi, D. D.; Harley, P. C. 1995. *Scaling carbon dioxide and water vapor exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. II. Model testing and application*. **Plant, Cell and Environ.**, **18**: 1157-1173.
- Batalha, M. A.; Mantovani, W. 2000. *Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras*. **Revista Brasileira de Biologia**, **60**: 129-145.
- Berry, J. A. 1975. *Adaptation of photosynthetic processes to stress*. **Science**, **188**: 644-650.
- Björkman, O. 1981. *Responses to different quantum flux densities*. In O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond, H. Ziegler (eds). **Physiological plant ecology I**. (Encyclopedia of plant physiology, NS). **12A**: 57-107. Springer-Verlag. Berlin.
- Boardman, N. K. 1977. *Comparative photosynthesis of sun and shade plants*. **Annu. Rev. Plant. Physiol.**, **28**: 355-377.
- Böhning, R. H.; Burnside, C. A. 1956. *The effect of light intensity on rate of apparent photosynthesis in leaves of sun and shade plants*. **Am. J. Bot.**, **43**: 557-561.
- Coutinho, L. M. 1978. *O conceito de Cerrado*. **Revista Brasileira de Botânica**, **1**: 17-24.
- Emmerich, K. H. 1990. *Influence of landform, landscape development and soil moisture balance on forest and savanna ecosystem patterns in Brazil*. **Pedol.**, **40** (1): 5-17.
- Evans, J. R.; Seeman, J. R. 1989. *The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: costs, consequences and control*. In Briggs, W. R. (ed.). **Photosynthesis**: 183-205. A.R. Liss. New York.
- Felfili, J. M. 1993. *Structure and dynamics of a gallery forest in central Brazil*. Oxford: University of Oxford, 180p. (D. Phillosophy Thesis).
- Felfili, J. M.; Silva Junior, M. C.; Filgueiras, T. S.; Nogueira, P. E. 1998. *A comparative study of cerrado (sensu stricto) vegetation in Central Brazil*. **Ci. Cult.**, **50**: 237-243.

- Felfili, J. M.; Silva, M. C. 1992. *Floristic composition, phytosociology and comparison of cerrado and gallery forest at Fazenda Água Limpa, Federal District, Brazil*. In: Furley, P. A.; Proctor, J. A. & Ratter, J. A. (Eds.). **Nature and dynamics of forest-savanna boundaries**: 393-415. Chapman and Hall. London.
- Felsenstein, J. 1985. *Phylogenies and the comparative method*. **Am. Natural.**, **125**: 1–15.
- Franco, A. C. 2002. *Ecophysiology of woody plants*. In P. S. Oliveira & R. J. Marquis (eds.). **The cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna**. Pp. 178-197. Columbia University Press, Irvington, USA.
- Franco, A. C.; Lüttge, U. 2002. *Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency*. **Oecol.**, **131**: 356-365.
- Franco, A. C.; Souza, M.P.; Nardoto, G. B. 1996. *Estabelecimento e crescimento de Dalbergia miscolobium em áreas de campo sujo e cerrado no DF*. Pp. 84-92. In: H.S. Miranda; B.F.S. Dias & C.H. Saito (orgs.). **Impacto de Queimadas em Área de Cerrado e Restinga**. Brasília, ECL/Universidade de Brasília.
- Garnier, E. 1992. *Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species*. **J. of Ecol.**, **80**: 665-675.
- Genty, B.; Harbinson, J. 1993. *Regulation of light utilization for photosynthetic electron transport*. In Baker, N. R. (Ed). **Photosynthesis and the environment**. London Kluwer Academic.
- Goodland, R. J. A.; Pollard, R. 1973. *The Brazilian cerrado vegetation. A fertility gradient*. **Journal of Ecology** **61**: 219-224.
- Goodland, R.; Ferri, M. G. 1979. *Ecologia do Cerrado*. EDUSP. São Paulo.
- Gosz, J. R.; Sharpe J. H. 1989. *Broad-scale concepts for interactions of climate, topography, and biota at biome transitions*. **Landscape Ecology**, **3**: 229-243.
- Goulet, F.; Bellefleur, P. 1986. *Leaf morphology plasticity in response to light environment in deciduous tree species and its implication on forest succession*. **Can. J. Forest Res.**, **16**: 1192-1195.
- Gutschick V. P.; Wiegel F. W. 1988. *Optimizing the canopy photosynthetic rate by patterns of investment in specific leaf mass*. **Am. Natur.**, **132**: 67-86.
- Haridasan, M. 1982. *Aluminium accumulation by some cerrado native species of central Brazil*. **Plant and soil**, **65**:265-273.
- Haridasan, M. 1998. *Solos de mata de galeria e nutrição mineral de espécies arbóreas em condições naturais*. In: Ribeiro, J. F. (ed). **Cerrado: matas de galeria**: 17-28. EMBRAPA. Planaltina.

- Hoffmann, W. A.; Franco, A. C. 2003. *Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts*. **J. of Ecol.**, **91**: 475-484.
- Jepson, W. 2005. *A disappearing biome? Reconsidering land-cover change in the Brazilian savanna*. **The Geographical Journal** **171(2)**: 99-111.
- Kieft, T. L.; White, C. S.; Lofton, S. R.; Aguilar R.; Craig, J. A. & Skaar D. A. 1998. *Temporal dynamics in soil carbon and nitrogen resources at a grassland–shrubland ecotone*. **Ecology** **79**: 671–683.
- Klink, C. A.; Machado, R.B. 2005. *A conservação do Cerrado brasileiro*. **Megadiversidade** **1(1)**: 147-155.
- Knight, C. A.; Ackerly D. D. 2002. *An ecological and evolutionary analysis of photosynthetic thermotolerance using the temperature dependent increase in fluorescence*. **Oecologia** **130**: 505-514.
- Kozłowski, T. T.; Kramer, P. J.; Paltardy, S. G. 1991. *The physiological ecology of woody plants*. San Diego. Acad. Press.
- Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology*. Springer, Berlin.
- Lortie, C. J.; Aarssen, L. W. 1996. *The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants*. **Int. J. Pl. Sci.**, **157**: 484-487
- Makino, A.; Sato, T.; Nakano, H.; Mother, T. 1997. *Leaf photosynthesis, plant growth and nitrogen allocation in rice under different irradiances*. **Planta**, **203**: 390-398.
- Mendonça, R. C.; Felfili, J. M.; Walter, B. M. T.; Silva Júnior, M. C.; Rezende, A. V.; Filgueiras, T. S. & Nogueira, P. E. 1998. *Flora vascular do cerrado*. In: Almeida M.S. & S.P. (Eds.) **Cerrado: ambiente e flora**. Pp. 287- 556. Embrapa- CPAC. Planaltina, DF.
- Morales, D.; Jiménez, M. S.; Caballero, M. 1991. *Morphological and Gas Exchange responses of *Canarina canariensis* (L.) Vatke Growing in sun and shade conditions*. **Photosynth.**, **25**: 481-487.
- Myers, N.; Mittermeier, R. A.; Mittermeier, C. G.; Fonseca, G. A. B.; Kent, J. 2000. *Biodiversity hotspots for conservation priorities*. **Nature**, **403 (6772)**: 853-858.
- Neilson, R. P. 1991. *Climatic constraints and issues of scale controlling regional biomes*. In **Ecotones: The Role of Landscape Boundaries in the Management and Restoration of Changing Environments**.. Edited by M. M. Holland, P. G. Risser and R. J. Naiman. Chapman & Hall, New York. pp. 31–51
- Niinemets, Ü.; Kull, O. 1998. *Stoichiometry of foliar carbon constituents varies along light gradients in temperate woody canopies: implications for foliage morphological plasticity*. **Tree Physiol.**, **18**: 467-479.

- Nobel, P. S. 1977. *Internal leaf area and cellular CO₂ resistance: photosynthetic implications of variations with growth conditions and plant species*. **Physiol. Plant.**, **40**: 137-144.
- Nobel, P. S. 1991. **Physicochemical and Environmental Plant Physiology**. Academic Press.
- Noble, I. R. 1993. *A model of the responses of ecotones to climate change*. **Ecol. Appl.** **3**: 396-403.
- Paviani, T. I. 1978. *Anatomia Vegetal e Cerrado*. **Ci. e Cult.**, **30(9)**: 1076-1086.
- Pearcy, R. W.; Sims D. A. 1994. *Photosynthetic acclimation to changing light environments: Scaling from the leaf to the whole plant*. In: Caldwell, M. M. & Pearcy, R. W. (eds). **Exploitation of Environmental Heterogeneity**: 145-174. Academic Press. San Diego.
- Prado, C. H.; Moraes, J. A. 1997. *Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions*. **Photosynthe.**, **33**: 103-112.
- Ratter, J. A.; Bridgewater, S.; Atkinson, R.; Ribeiro, J. F. 1996. *Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation II. Comparison of the woody vegetation of 98 areas*. **Edinb. J Bot.**, **53**: 153-180.
- Rawitscher, F. K.; Ferri, M. G.; Rachid, M. 1943. *Profundidade dos solos e vegetação em campos cerrados do Brasil Meridional*. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** **4**: 267-294.
- Rezende, A.V. 1998. *Importância das matas de galeria: manutenção e recuperação*. In: Ribeiro, J. F.(ed.). **Cerrado: matas de galeria**: 1-15. EMBRAPA. Planaltina.
- Ribeiro, J. F. 1993. *Comparação da concentração de nutrientes na vegetação arbórea e nos solos de um cerrado e um cerradão no Distrito Federal, Brasil*. Tese de Mestrado. Departamento de Biologia Vegetal, Universidade de Brasília, Brasília.
- Ribeiro, J. F.; Schiavini, I. 1998. *Recuperação de matas de galeria: integração entre a oferta ambiental e a biologia das espécies*. In: Ribeiro, J. F.(ed.). **Cerrado: matas de galeria**: 135-150. EMBRAPA. Planaltina.
- Ribeiro, J. F.; Walter, B. M. T. 1998. *Fitofisionomias do bioma do Cerrado*. In S. M. Sano & S. P. Almeida (eds). **Cerrado: Ambiente e Flora**: 89-166. EMBRAPA. Planaltina.
- Ribeiro, N. D. 1993. *Germinação e vigor de sementes de milho tratadas com fontes de zinco e boro*. **Dissertação (Mestrado em Agronomia - Produção Vegetal) Universidade Federal de Santa Maria**. Santa Maria, RS, 83p.
- Risser, P. G. 1995. *The status of the science examining ecotones*. **Bioscience**, **45**: 318-

- Sage R. F.; Sharkey T. D.; Seemann J. R. 1990. *Regulation of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase activity in response to light intensity and CO₂ in the C₃ annuals Chenopodium album L. and Phaseolus vulgaris L.* **Plant Physiol.** **94**: 1735–1742.
- Sarmiento, G. 1984. *The ecology of neotropical savannas*. Harvard University Press, Cambridge.
- Silva J. M. C.; Bates J. M. 2002. *Biogeographic patterns and conservation in the South American cerrado: a tropical savanna hotspot.* **BioScience** **52**: 225-233
- Silva, J.F.; Fariñas, M. R; Felfili, J. M; Klink, C. A. 2006. *Spatial heterogeneity, land use and conservation in the cerrado region of Brazil.* **J. Biogeogr.** **33**: 536–548.
- Sims, D. A.; R. W. Pearcy. 1989. *Photosynthetic characteristics of a tropical forest understory herb, Alocasia macrorrhiza, and a related crop species, Colocasia esculenta grown in contrasting light environments.* **Oecol.**, **79**: 53-59.
- Smith, J. M.; Guyer, I. J. 1983. *Rainforest eucalypt. Forest interrelations and the relevance of the biological nomad concept.* **Aust. J. Ecol.**, **8**: 60-66.
- Watanabe, N.; Yamaguchi, K.; Nishimura, M. 1995. *Changes of anatomical features, photosynthesis and ribulose bisphosphate carboxylase-oxygenase content of mango leaves.* **Ann. of Bot.**, **76**: 649-656.
- Westoby, M.; Cunningham, S. A.; Fonseca, C.; Overton, J; Wright, I. J. 1998. *Phylogeny and variation in light capture area deployed per unit investment in leaves: designs for selecting study species with a view to generalizing.* **Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants** (eds H. Lambers, H. Poorter; M.M.I. van Vuuren), pp. 539–566. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.

-CAPÍTULO II-

ANATOMIA ECOLÓGICA DE FOLHAS DE PARES CONGENÉRICOS DE CERRADO E MATA DE GALERIA RELACIONADA À FOTOSÍNTESE

2.1 Introdução

O Cerrado é o segundo maior bioma brasileiro, cobrindo aproximadamente 22% da superfície do Brasil (Ratter et al., 1997). O bioma Cerrado consiste em uma mistura de formações florestais, savânicas e campestres. Cada uma destas formações apresenta fitofisionomias distintas (Ribeiro & Walter, 1998). Entre essas fisionomias, a mata de galeria e o cerrado *sensu strictu* (cerrado s.s.) representam, respectivamente, uma formação florestal e uma formação savânica (Ribeiro & Walter, 1998).

A fronteira cerrado - mata de galeria é marcada por uma descontinuidade da composição da densidade arbórea e da composição de espécies (Felfili & Silva-Júnior, 1992). Por causa da descontinuidade na distribuição de espécies, deve-se considerar que o limite cerrado - mata não está determinado somente pelo ambiente, mas também se deve levar em conta que a própria composição das espécies determina se um local é um cerrado ou uma mata da galeria. Poucas espécies ocorrem regularmente no cerrado s.s. e também nas matas de galeria (Felfili & Silva, 1992). A fim de se compreender a dinâmica do ecótono cerrado - mata de galeria, é necessário se determinar as diferenças ecológicas entre os grupos funcionais do cerrado e da mata. Grupos funcionais são definidos como conjuntos de espécies que possuem funções similares ou respondem da mesma forma às condições do ambiente (Archer *et al.*, 1996).

Comparações pareadas entre dois grupos de espécies removem a variância entre os gêneros (Westoby *et al.*, 1998). O uso de pares congêneros de espécies assegura uma boa abordagem de estudo, uma vez que permite uma menor variância, que é essencial para estudos comparativos (Felsenstein, 1985; Knight & Ackerly, 2002), e melhoram o poder da comparação estatística entre os grupos, além de terem um erro tipo I apropriado, no caso de uma grande variação entre os gêneros (Garnier, 1992;

Ackerly, 2000).

A organização anatômica da folha é essencial para as principais funções de transpiração e fotossíntese, porque determina os fluxos do CO₂ e de água dentro das folhas, e também as respostas às circunstâncias ambientais (Pachepsky *et al.*, 1995). Adicionalmente, a área da folha determina grandemente a captura da luz e a magnitude da transpiração nas plantas (Monteith, 1977).

A folha é o órgão que apresenta a maior plasticidade em resposta aos fatores ambientais (Paviani, 1978). Ajustes na anatomia foliar (Björkman, 1981; Gutschick & Wiegel, 1998; Pearcy & Sims, 1994) desempenham um papel principal na otimização da fotossíntese em um dado ambiente (Baldochi & Harley, 1995). As mudanças anatômicas e fisiológicas da folha contribuem para aumentar a capacidade fotossintética por unidade de área foliar (Chazdon & Kaufmann, 1993). As plantas podem se aclimatar a seu ambiente em diversos níveis da integração. Entre esses, a modulação da área foliar por unidade de biomassa investida nas folhas altera sua anatomia foliar e conseqüentemente esse fato tem uma influência principal nos processos bioquímicos e fisiológicos nas plantas (Evans & Poorter, 2001).

A luz é um fator que influencia fortemente vários aspectos anatômicos da folha. Supõe-se que folhas finas com baixos níveis de clorofila podem representar uma desvantagem para o uso eficiente da energia luminosa disponível, e podem ter um potencial baixo para o desempenho fotossintético (Higuchi *et al.*, 1999).

Plantas que crescem em lugares ensolarados, como as espécies que crescem no cerrado s.s., tendem a ter uma maior espessura foliar e uma maior densidade estomática (Björkman, 1981; Bongers & Popma, 1988). Essas plantas podem também ter mais camadas de células de parênquima paliçádico. Tal modificação aumenta o número de cloroplastos e, conseqüentemente, da quantidade de enzimas fotossintéticas, resultando em uma capacidade fotossintética mais elevada por unidade da área.

Em termos de luz, quando o cerrado e a mata de galeria são comparados, as espécies de mata crescem em um ambiente limitado pela disponibilidade de energia luminosa. Para árvores sempre-verdes e decíduas no ecossistema de mata, espécies tolerantes à sombra não mostraram uma maior eficiência quântica do que as espécies típicas de luz em condições de sombra (Walters & Reich, 1999), mas baixa massa seca

por unidade de área é observada freqüentemente nas espécies tolerantes à sombra crescidas em baixas intensidades luminosas (Walters & Reich, 1999; Rijkers *et.al.*, 2000). Estes resultados mostram que a morfologia e a anatomia da folha são importantes quando se considera a aclimação para ambientes de baixas intensidades de luz.

A espessura da folha é mais elevada em espécies que crescem em ambientes altamente iluminados, e isso é uma consequência de uma espessura mais elevada nas células do parênquima ou de mais camadas celulares nesse tecido. Uma maior espessura da epiderme e da cutícula é encontrada também neste tipo de ambiente que pode ser relacionado a uma proteção não somente contra a perda de água, mas também contra as elevadas incidências luminosas. Assim, espera-se espessuras maiores do parênquima paliçádico para as espécies de cerrado comparado à mata de galeria além de espessuras mais elevadas da cutícula e da epiderme. Esperam-se também menores dimensões estomáticas para as espécies do cerrado, que são mais expostas a altas intensidades de luz e déficit hídrico (Nakazono *et al.*, 2001; Abrams, 1988). Intensidades luminosas mais elevadas e os estresses sazonais de água devem prevalecer nas formações abertas do cerrado, enquanto que o dossel fechado e um lençol superficial da água exporia as espécies de mata a circunstâncias mais místicas e mais sombreadas.

O objetivo desse estudo é comparar alguns parâmetros da lâmina foliar que poderiam estar relacionados aos processos fotossintéticos em pares congenéricos de árvores do cerrado e mata de galeria. Alguns destes pares foram medidos somente em seu ambiente natural de ocorrência. Entretanto pôde-se encontrar alguns outros pares que estavam crescendo lado a lado em uma área do cerrado. Esses também foram amostrados.

2.2 Material e métodos

Folhas maduras de seis pares congenéricos de espécies arbóreas, cada par do mesmo gênero, com exceção de um par na mesma família, sendo uma espécie do cerrado outra da mata de galeria, foram coletados na Fazenda Água Limpa - UnB (FAL) e na Reserva Ecológica do IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística) em seu ambiente natural de ocorrência. Essas espécies estavam em duas áreas de cerrado e duas matas de galeria distintas. Para facilitar a exposição dos dados, a espécie *Psidium myrsinoides* será mostrada como a espécie de cerrado do gênero *Myrcia*, uma vez que

especificamente nesse par foram usadas espécies de gêneros diferentes, mas pertencentes a uma mesma família. Um outro conjunto de pares congêneros com 24 espécies foi analisado também, sendo que as espécies foram encontradas lado a lado em duas áreas de cerrado s.s., uma na Reserva Ecológica do IBGE e a outra é uma área privativa, mas com vegetação natural intacta, localizada a aproximadamente 10 quilômetros da reserva do IBGE. Os pares estão listados na tabela 1, sendo a primeira coluna os pares de espécies que ocorrem lado a lado em uma área de cerrado e a outra coluna possui os pares de espécies em que cada membro do par foi encontrado em seu ambiente típico de ocorrência (cerrado s.s. ou mata de galeria). Todos os seis locais de campo estão situados no Distrito Federal.

Três a cinco folhas por planta (folhas iluminadas ao longo do dia) e três a cinco árvores de cada espécie foram amostradas de acordo com sua disponibilidade em campo. As folhas coletadas foram imediatamente fixadas em FAA 50°GL. A região mediana do limbo foliar foi cortada em um micrótomo rotatório Spencer 820 com uma espessura de 12 μ m, após desidratação em uma série alcoólica e inclusão em parafina (Johansen, 1940; Sass, 1958). Foi realizada uma dupla coloração com Safranina e Fast green, e foi usado entellan como meio de montagem. As lâminas foram então observadas em um microscópio ótico Olympus CX 31. As microfotografias foram feitas com uma câmera digital Olympus, com 8.0 Mpixels de resolução. Para a análise dos estômatos, uma impressão epidérmica foi realizada com o uso de cola plástica instantânea.

As medidas foram realizadas com o auxílio de uma lente ocular de fio móvel e também com o programa de imagem Image pro plus 4.5. A escala da ocular e do programa de imagem foi calibrada com o auxílio de uma lâmina milimetrada. A espessura da cutícula adaxial e abaxial, das epidermes adaxial e abaxial e do mesofilo foi medida, tendo sido feitas 100 medidas/espécie. Também, a área média do metaxilema da nervura central foi calculada para os pares de espécies crescendo lado a lado em uma área de cerrado s.s.. Os parâmetros estomáticos, como a largura e o tamanho de estômatos, a largura e o tamanho do ostíolo e o número de estômatos foram contados somente para três pares de espécies, onde cada membro do par foi amostrado em seu ambiente típico de ocorrência.

Tabela 1. Espécies analisadas ocorrendo lado a lado no cerrado s.s. e no seu ambiente natural de ocorrência. Cada gênero pertence a uma família diferente: *Aegiphila* (Verbenaceae), *Aspidosperma* (Apocynaceae), *Byrsonima* (Malpighiaceae), *Schefflera* (Araliaceae), *Erythroxylum* (Erythroxylaceae), *Guapira* (Nyctaginaceae), *Miconia* (Melastomataceae), *Myrsine* (Myrsinaceae), *Ouratea* (Ochnaceae), *Pouteria* (Sapotaceae), *Symplocos* (Symplocaceae), *Tabebuia* (Bignoniaceae), *Hymenaea* (Leguminosae-Caes.), *Myrcia/Psidium* (Myrtaceae), *Vochysia* (Vochysiaceae)

Espécies em cerrado s.s.	Espécies em mata de galeria e cerrado s.s.
<i>Aegiphila sellowiana</i> Cham.	<i>Byrsonima laxiflora</i> Griseb.
<i>Aegiphila lhotzkiana</i> Cham.*	<i>Byrsonima crassa</i> Nied.*
<i>Aspidosperma subicanum</i> Mart.	<i>Hymenaea courbaril</i> L.
<i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart.*	<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne*
<i>Byrsonima laxiflora</i> Griseb.	<i>Myrsine ferruginea</i> Ruiz & Pav.
<i>Byrsonima crassa</i> Nied.*	<i>Myrsine guianensis</i> Aubl.*
<i>Schefflera morototoni</i> Aubl.	<i>Myrcia tomentosa</i> DC
<i>Schefflera macrocarpa</i> Cham. & Schltld.	<i>Psidium myrsinoides</i> Berg*
<i>Erythroxylum daphnites</i> Mart.	<i>Schefflera morototoni</i> Aubl.
<i>Erythroxylum suberosum</i> St.-Hil.*	<i>Schefflera macrocarpa</i> Cham. & Schltld.*
<i>Guapira areolata</i> Heimerl	<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.
<i>Guapira noxia</i> Netto*	<i>Vochysia thyrsoidea</i> Pohl*
<i>Miconia acuminata</i> Steud.	
<i>Miconia pohliana</i> Cogn.*	
<i>Myrsine ferruginea</i> Ruiz & Pav.	
<i>Myrsine guianensis</i> Aubl.*	
<i>Ouratea castaneaefolia</i> D.C.	
<i>Ouratea hexasperma</i> St.-Hil.*	
<i>Pouteria</i> sp.	* espécies de cerrado
<i>Pouteria ramiflora</i> Mart.*	
<i>Symplocos mosenii</i> Brand.	
<i>Symplocos lanceolata</i> Mart.*	
<i>Tabebuia roseo-alba</i> Ridl.	
<i>Tabebuia ochracea</i> Cham.*	

Os resultados foram analisados com o pacote estatístico SAS Inc., onde uma ANOVA fatorial foi executada, com gênero como um fator aleatório e tipo funcional como um fator fixo. Para comparações entre os tipos funcionais, isso é equivalente a um teste *t* pareando a espécie dentro do gênero (Sokal & Rohlf, 1995; Hoffmann *et al.*, 2005).

2.3 Resultados e discussão

Uma análise geral dos 18 pares de espécies pertencentes a 15 gêneros mostrou diferenças significativas entre o cerrado *s.s.* e a mata da galeria para as características examinadas. Quando os pares são analisados separadamente, os seis pares em seus ambientes naturais e os 12 pares lado a lado, houve também diferenças significativas entre as características analisadas para as espécies de cerrado *s.s.* e mata da galeria.

Para espécies crescendo em seu ambiente natural, existe uma clara tendência a espessuras maiores dos parâmetros para as espécies de cerrado *s.s.*, com raras exceções (Figura 1). As espessuras da cutícula adaxial e das epidermes adaxial e abaxial foram significativamente maiores para as espécies do cerrado (Figura 1). A espessura mesofilo foi também predominantemente mais elevada na espécie do cerrado *s.s.*, com exceção do par do gênero *Myrcia*, que apresentou também maior espessura na cutícula abaxial para a espécie de mata (Figura 1). A exposição a altos níveis de luz resulta em um aumento na espessura da folha, na massa foliar, epiderme, parênquima e no número total de células da folha (Abrams & Mostoller, 1995; Castro *et al.*, 1998; Lee *et al.*, 2000). O cerrado *s.s.* apresenta níveis de luz mais elevados comparado à mata de galeria, então esse resultado era esperado.

Embora para as espécies crescidas lado a lado a tendência seja a mesma, o que significa medidas mais elevadas dos parâmetros analisados nas espécies de cerrado, observaram-se alguns pares das espécies que apresentaram espessuras mais elevada na espécie de mata do par em todas as características analisadas (Figura 2). Um número representativo de espécies de mata (cinco de 12 pares) apresentou espessuras maiores da cutícula adaxial nas espécies crescidas lado a lado (Figura 2). Com relação aos outros parâmetros, mais espécies de cerrado apresentaram espessuras mais elevadas, assim como ocorreu para as espécies crescendo em seu ambiente natural. Mas comparando ambos os casos, esta tendência está mais clara para as espécies que crescem em seu ambiente natural, onde somente na espécie de mata em *Myrcia* teve espessuras mais elevadas do que a espécie de *Psidium* (cerrado) em relação ao mesofilo e cutícula abaxial. Com relação aos três pares que foram analisados nas duas situações (crescendo lado a lado e cada um em seu ambiente natural), foram observadas diferenças estatísticas significativas entre as espécies para todos os parâmetros. As espessuras do mesofilo e epiderme adaxial são significativamente maiores nas espécies que crescem

em seu ambiente natural. Para a epiderme abaxial os valores de espessura são mais elevados também para as espécies crescendo em seu ambiente natural apenas para os gêneros *Byrsonima* e *Myrsine*. A espessura da cutícula apresentou valores mais elevados para as espécies que crescem lado a lado no cerrado *s.s.*

A influência da luz na anatomia da folha ocorre tanto nas primeiras etapas do desenvolvimento quanto no estágio adulto (Whatley & Whatley, 1982). Intensidades luminosas mais elevadas induzem a uma maior espessura da folha, massa foliar específica, ao desenvolvimento da epiderme e do parênquima e a diferenças no número total de células foliares (Björkman, 1981). A habilidade de modificar a estrutura da folha em resposta aos níveis de luz é comum às espécies com elevado potencial de aclimação (Björkman, 1981). A espessura da folha pode também ser promovida por modificações das intensidades luminosas durante o desenvolvimento (Friend & Pomeeroy, 1970; Lugg & Sinclair, 1980; Fails et al., 1982).

A cutícula, além de impedir a perda de água, impede também a saída de solutos lavados da folha pela ação da chuva. A camada desta cera ou cutina é geralmente fina (diversos micrômetros), mas em folhas xeromórficas pode atingir cerca de 60 μm (Ihlenfeldt & Hartmann, 1982). Nesse estudo, nenhuma cutícula foi mais espessa do que 16 μm . A espessura da cutícula pode variar dentro de uma dada espécie, o que irá afetar a permeabilidade de água através dela e esta variação ocorre freqüentemente na aclimação aos regimes de água (Turner, 1994). Os dados aqui apresentados corroboram essa hipótese, uma vez que a cutícula apresentou maiores espessuras nas espécies crescendo lado a lado em uma área de cerrado *s.s.* nas espécies de mata. Isso

pode ser o reflexo de aclimação das espécies de mata a um novo ambiente.

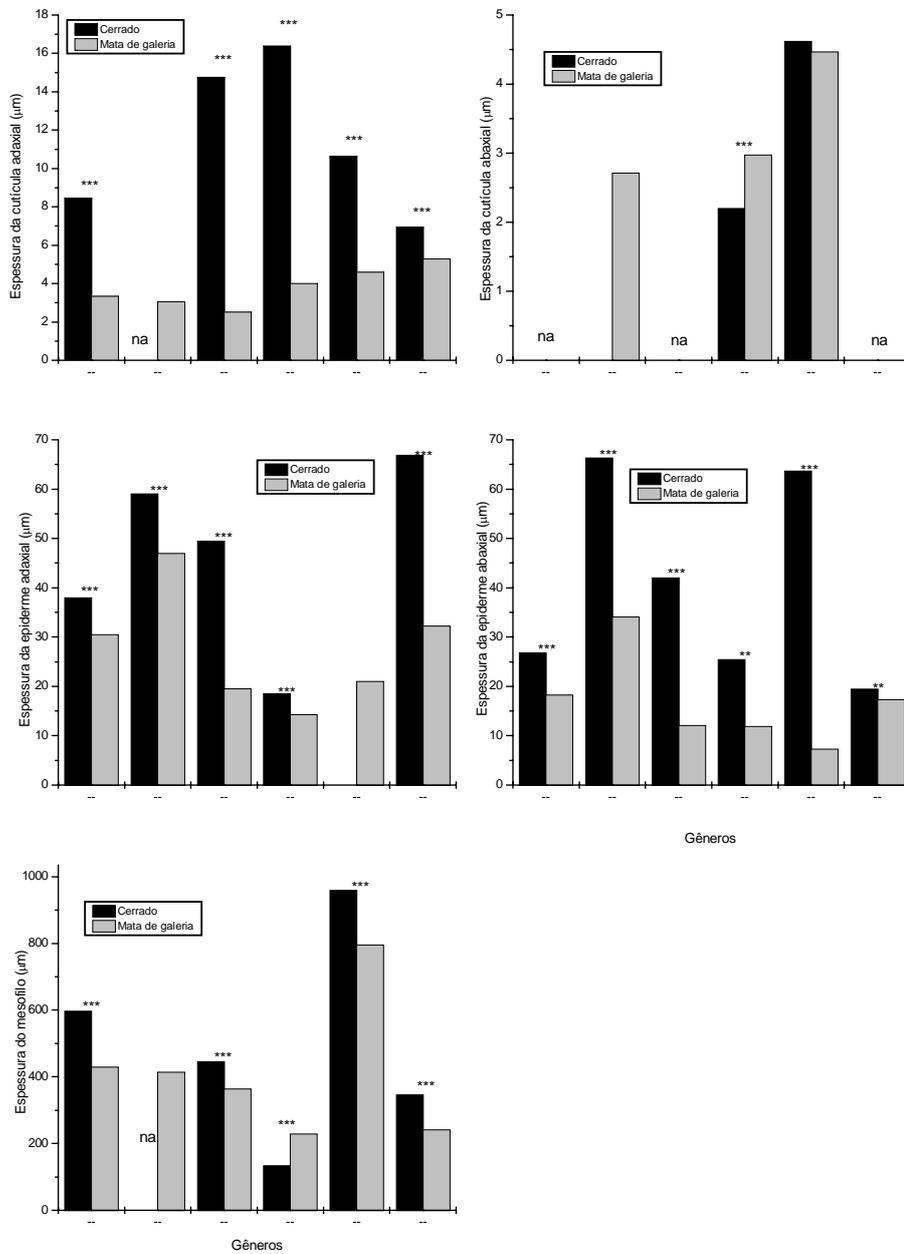


Figura 1. Comparação das espessuras medidas para os parâmetros foliares de espécies de cerrado e mata de galeria crescendo nos seus ambientes naturais. Nível de significância determinado pelo teste t: *<0,05; **<0,01; ***<0,001. na=não analisado.

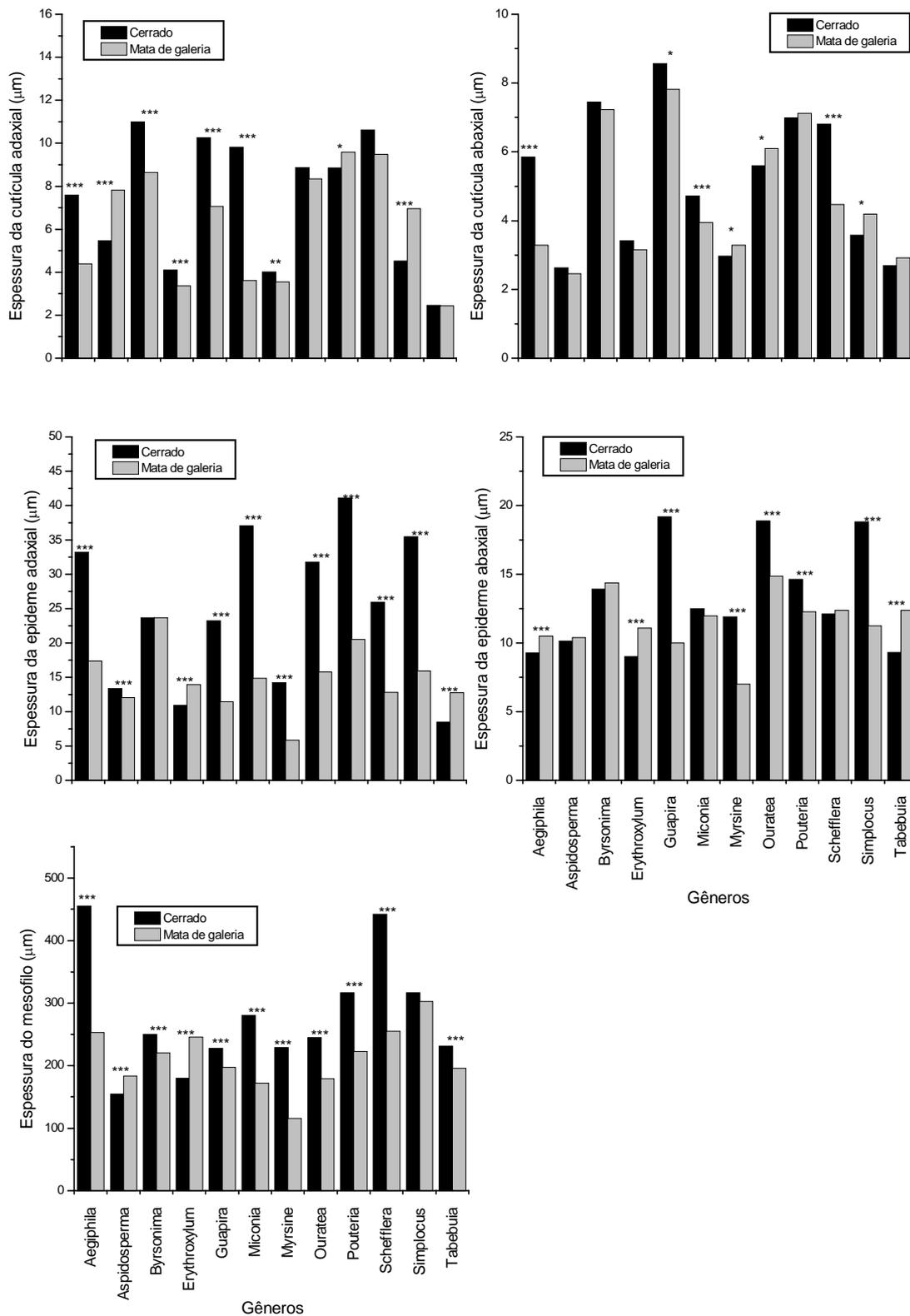


Figura 2. Comparação das espessuras medidas para os parâmetros foliares de espécies de cerrado e mata de galeria crescendo lado a lado em uma área de cerrado. Nível de significância determinado pelo teste t: * < 0,05; ** < 0,01; *** < 0,001.

As espécies de cerrado apresentaram valores mais elevados de tamanho de estômatos e do tamanho ostiolar (Figura 3). O número de estômatos não apresenta uma tendência nos pares analisados (Figura 4). As três funções principais dos estômatos são otimizar a troca do CO₂ com uma perda mínima de água, controlar a desidratação e regular a temperatura da folha (Jones, 1998). Diversos estudos demonstram que um aumento na intensidade luminosa afeta a frequência estomática por área (Ashton & Berlyn, 1992; Castro et al., 1998). Aqui não se encontrou uma tendência clara com respeito ao número de estômatos por unidade de área foliar.

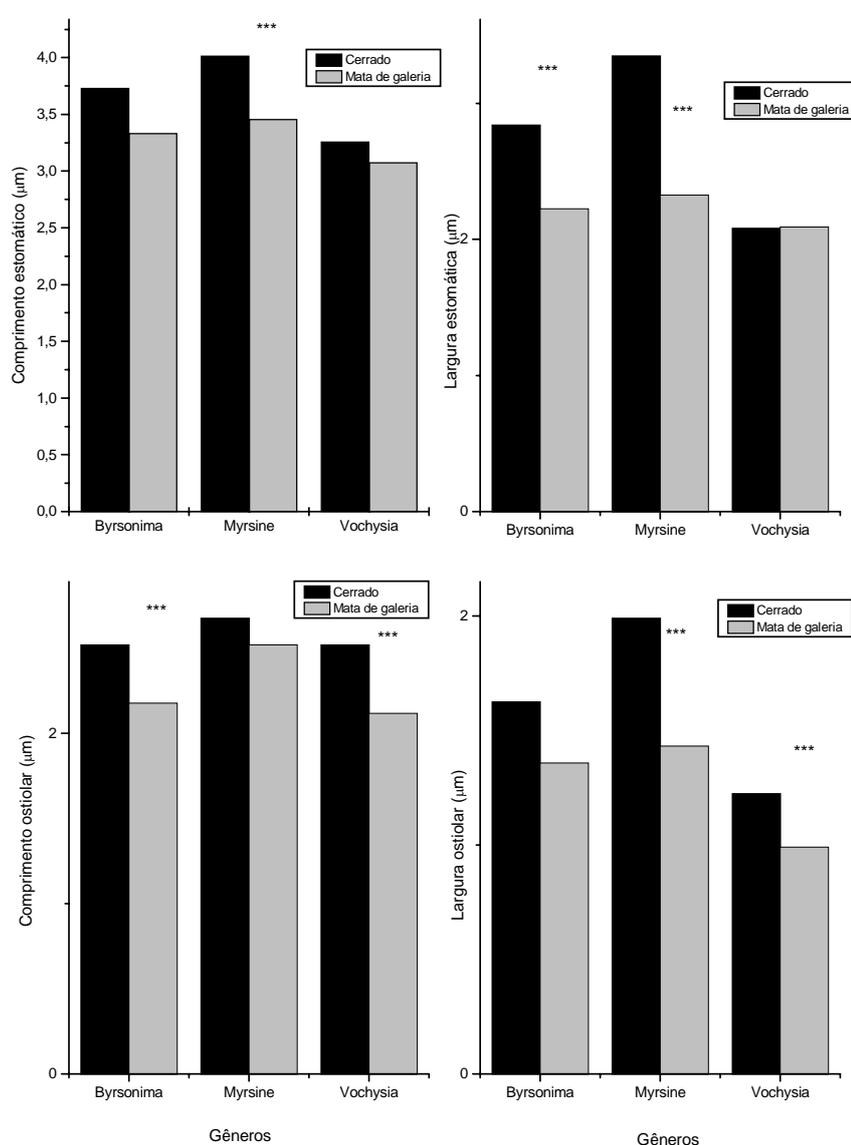


Figura 3. Comparação de comprimento e largura de estômato e ostíolo para espécies de cerrado e mata de galeria crescendo em seu ambiente natural. Nível de significância determinado pelo teste t: *<0,05; **<0,01; ***<0,001.

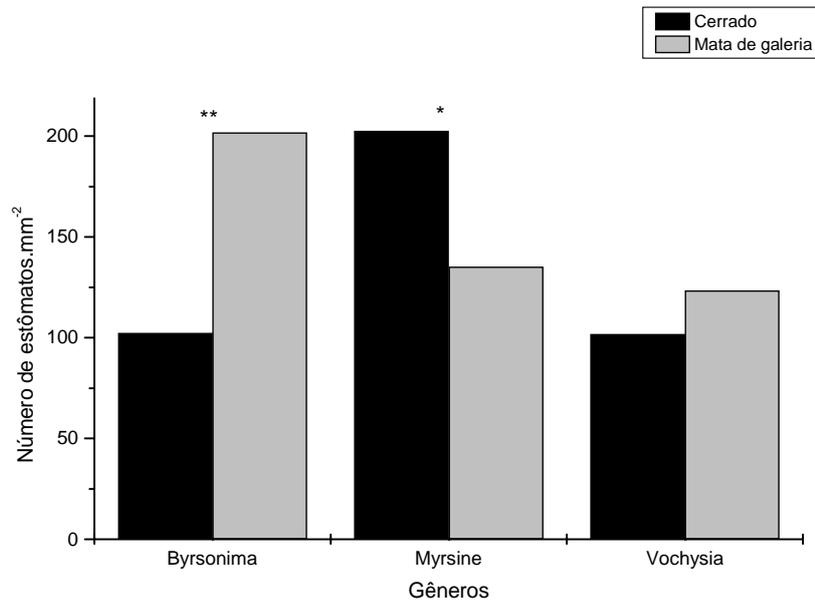


Figura 4. Comparação de número de estômatos para espécies de cerrado e mata de galeria crescendo em seu ambiente natural. Nível de significância determinado pelo teste t: * $<0,05$; ** $<0,01$; *** $<0,001$.

A área do metaxilema apresentou maiores valores em geral para as espécies de cerrado - cinco em oito relações significativas (Figura 5). Tal parâmetro pode estar relacionado a uma maior condutância hidráulica nas folhas, o que refletiria mais uma estratégia das espécies de cerrado desenvolvida ao longo da evolução que permitem a essas espécies suportarem os maiores estresses hídricos a que estão sujeitas, quando comparadas às espécies de mata de galeria.

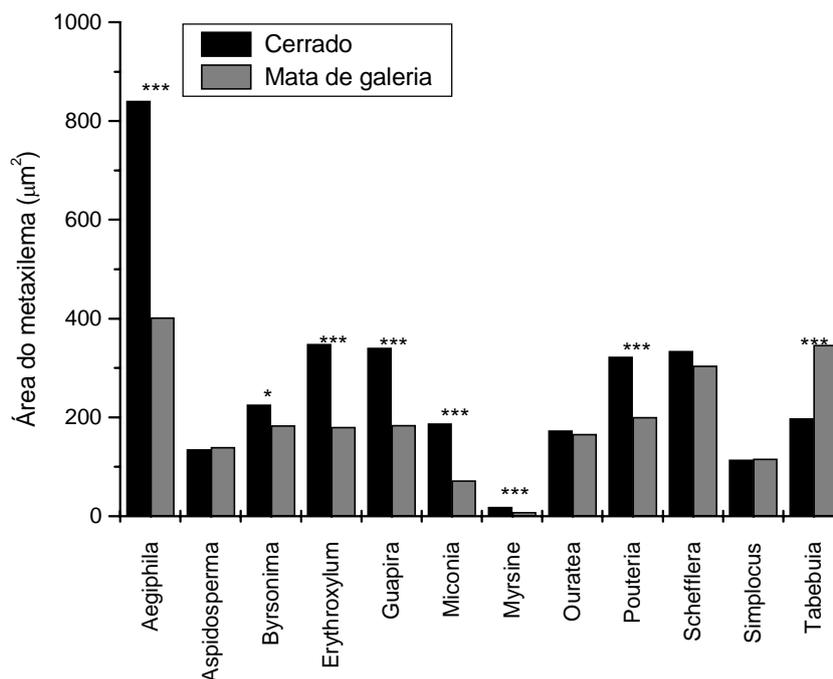


Figura 5. Comparação da área do metaxilema para espécies de cerrado e mata de galeria crescendo lado a lado. Nível de significância determinado pelo teste t: * $<0,05$; ** $<0,01$; *** $<0,001$.

A função principal da folha é realizar fotossíntese. Embora todas as folhas C_3 compartilhem de mecanismo fotossintético idêntico, existe uma diversidade surpreendente de estruturas da folha (Evans, 1999). Nichos ambientais diferentes destacam características diferentes, então determinados atributos tendem a prevalecer em um ambiente particular.

Muitas espécies lenhosas desenvolvem caracteres distintos dependendo do regime luminoso (Jackson, 1967; Chabot *et al.*, 1979; Oberbauer & Strain, 1986; Abrams & Mostoller, 1995; Cao, 2000; Klich, 2000; Lee *et al.*, 2000; Richardson *et al.*, 2000; 2001). A avaliação quantitativa de tais características tem sido feita com a finalidade de se estabelecer claramente a relação entre as trocas gasosas e a estrutura da folha (Abrams *et al.* 1994) para que se possa identificar nas características anatômicas uma função para se prever as respostas ecofisiológicas ao stress do meio ambiente no nível de comunidade e de paisagem.

Uma observação qualitativa de todos os pares revelou que as espécies do cerrado s.s. apresentam mais camadas de células do parênquima paliçádico do que as espécies de mata (uma a duas camadas para as espécies de mata e de três a cinco para as de cerrado) (Figura 6). O desenvolvimento das camadas de células do parênquima paliçádico é mais responsivo aos níveis de luz. Folhas de sol são mais espessas e possuem mais camadas comparadas às de sombra (Nobel & Hartsock, 1981; Thompson *et al.*, 1998).

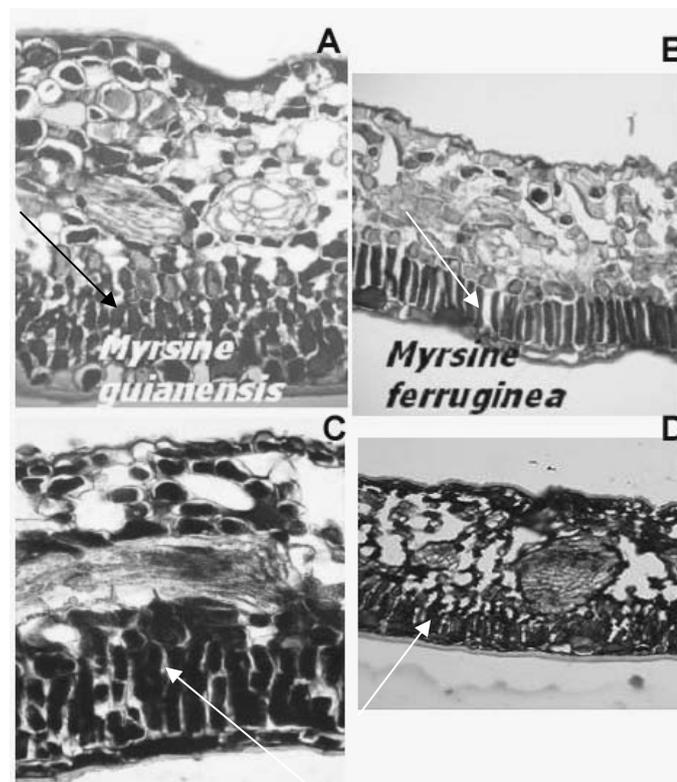


Figura 6. Cortes anatômicos transversais do par de *Myrsine*. A e B são de espécies crescendo em seus ambientes naturais e C e D das plantas crescendo lado a lado. Lado abaxial localizado na porção superior da foto. Todas as fotos estão no mesmo aumento. Setas indicam o parênquima paliçádico

Nesse estudo está clara a influência da luz na anatomia da folha de espécies lenhosas. Isto é demonstrado pela espessura mais elevada de caracteres da folha nas espécies do cerrado s.s. comparadas às espécies de mata. As espécies do cerrado são mais expostas a intensidades luminosas mais elevadas do que as espécies de mata.

Mesmo quando encontradas lado a lado, as espécies do cerrado apresentam também espessuras maiores espessuras de modo geral, comparadas às espécies de mata, mas observou-se uma aclimação de algumas espécies de mata que apresentaram, em todos os caracteres analisados, espessuras mais elevadas do que a sua espécie correspondente do cerrado *s.s.*. O padrão total observado aqui foi o mesmo para as espécies de cerrado e de mata encontradas lado a lado em uma área de cerrado e nas espécies crescidas em seu ambiente natural. Embora os valores absolutos entre os três pares que foram analisados em ambos os ambientes sejam diferentes, o padrão entre os grupos funcionais foi mantido. Isto demonstra a influência dos grupos funcionais nestes traços (convergência), embora o ambiente tenha uma influência grande no padrão mostrado aqui.

2.4 Referências bibliográficas

Abrams M. D.; Kubiske M. E.; Mostoller S. A. 1994. *Relating wet and dry year ecophysiology to leaf structure in contrasting temperate tree species*. **Ecology** **75**: 123–133.

Abrams M. D.; Mostoller S. A. 1995. Gas exchange, leaf structure and nitrogen in contrasting successional tree species growing in open and understory sites during a drought. **Tree Physiology** **15**: 361–370.

Ackerly, D. D. 2000. *Taxon sampling, correlated evolution, and independent contrasts*. **Evolution** **54**: 1480–1492.

Archer, S.; Coughenour, M.; Dall'Aglio, C.; Fernandes, G. W.; Hay, J.; Hoffmann, W.; Klink, C.; Silva, J. F.; Solbrig, O. T. 1996. *Savanna biodiversity and ecosystem properties*. In: Solbrig, O. T.; Medina, E. & Silva, J. F. (eds.). **Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes**. **Ecological Studies**, **121**: 207-215. Springer-Verlag, Berlin.

Ashton, M. S.; Berlyn G. P. 1992. *Leaf adaptations of some Shorea species to sun and shade*. **New Phytologist** **121**: 587-596.

Balochi, D. D.; Harley, P. C. 1995. *Scaling carbon dioxide and water vapor exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. II. Model testing and application*. **Plant, Cell and Environ.**, **18**: 1157-1173.

Björkman, O. 1981. *Responses to different quantum flux densities*. In O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond, H. Ziegler (eds). **Physiological plant ecology I**. (Encyclopedia of plant physiology, NS). **12A**: 57-107. Springer-Verlag, Berlin.

Bongers, F.; Popma J. 1988. *Is exposure-related variation in leaf characteristics of tropical rainforest species adaptive?* In: M. J. A. Werger, P. J. M. van der Aart, H. J. Doring & J. T. A. Verhoeven (eds.). **Plant form and vegetation structure: adaptation, plasticity, and relation to herbivory.** pp. 191-200.

Cao, K-F. 2000. *Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest.* **Canadian Journal of Botany** **78**: 1245-1253.

Castro-Díez P.; Puyravaud J. P.; Cornelissen J. H. C.; Villar-Salvador P. 1998. *Stem anatomy and relative growth rate in seedlings of a wide range of woody plant species and types.* **Oecologia** **116**: 57–66.

Chabot B. F.; Jurik T. W.; Chabot J. F. 1979. Influence of Instantaneous and Integrated Light-Flux Density on Leaf Anatomy and Photosynthesis. **American Journal of Botany**, **66**: 940-945.

Chazdon R. L.; Kaufmann S. 1993. *Plasticity of Leaf Anatomy of Two Rain Forest Shrubs in Relation to Photosynthetic Light Acclimation.* **Functional Ecology**, **7**: 385-394.

Evans J. R. 1999. *Leaf Anatomy Enables More Equal Access to Light and CO₂ between Chloroplasts.* **New Phytologist**, **143(1)**: 99-104. Special Issue: Variation in Leaf Structure.

Evans, J. R.; Poorter, H. 2001. *Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain.* **Plant, Cell & Environment** **24 (8)**: 755-767.

Fails, B. S.; Lewis, A. J.; Barden, J. A. 1982. *Anatomy and morphology of sun and shade-growth *Ficus benjamina*.* **Journal of the American Society for Horticultural Science**, **107(5)**: 754-757.

Felfili, J. M.; Silva Júnior, M. C. 1992. Floristic composition, phytosociology and comparison of cerrado and gallery forests at Fazenda Água Limpa, Federal District, Brazil. In: Furley, P. A.; Proctos, J. A.; Ratter, J. A. **Nature and dynamics of forest-savanna boundaries**, London: Chapman & Hall.

Felsenstein, J. 1985. *Phylogenies and the comparative method.* **Am.Natural.**, **125**: 1–15.

Friend, D. J. C.; Pomeeroy, M. E. 1970. *Changes in cell size and number associated with the effects of light intensity and temperature on the leaf morphology of wheat.* **Canadian Journal of Botany**, **48(1)**: 85-91.

Garnier, E. 1992. *Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species.* **J. of Ecol.**, **80**: 665-675.

Gutschick V. P.; Wiegel F. W. 1988. *Optimizing the canopy photosynthetic rate by patterns of investment in specific leaf mass*. **Am. Natur.**, **132**: 67-86.

Higuchi, H.; Sakuratani T.; Utsunomiya N. 1999. *Photosynthesis, leaf morphology, and shoot growth as affected by temperatures in cherimoya (Annona cherimola Mill.) trees*. **Scientia Horticulturae** **80**: 91-104.

Hoffmann, W. A.; Franco, A. C.; Moreira, M. Z.; Haridasan, M. 2005. *Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees*. **Functional Ecology** **19(6)**: 932-940.

Ihlenfeldt, H. D.; Hartmann, H. E. K. 1982. *Leaf surfaces in Mesembryanthemaceae*. In **The plant cuticle** (D.F. Cutler, K.L. Alvin & C.E. Price, eds.). Academic Press, London, p.397-423.

Jackson L. W. R. 1967. *Effect of Shade on Leaf Structure of Deciduous Tree Species (in Reports)*. **Ecology** **48(3)**: 498-499.

Johansen, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Company. New York.

Jones H. G. 1998. *Stomatal control of photosynthesis and transpiration*. **Journal of Experimental Botany** **49**: 387-398.

Klich, M. G. 2000. *Leaf variations in Elaeagnus angustifolia related to environmental heterogeneity*. **Environmental and Experimental Botany** **44(3)**: 171-183.

Knight, C.A.; Ackerly D. D. 2002. *An ecological and evolutionary analysis of photosynthetic thermotolerance using the temperature dependent increase in fluorescence*. **Oecologia** **130**: 505-514.

Lee, D. W.; Oberbauer, S. F.; Johnson, P. et al. 2000. *Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two Southeast Asian Hopea (Dipterocarpaceae) species*. **American Journal of Botany**, **87(4)**: 447-455.

Lugg D. G.; Sinclair T. R. 1980. *Seasonal changes in morphology and anatomy of field-grown soybean leaves*. **Crop Science**, **20**: 191-196.

Monteith, J. L. 1977. *Climate and the efficiency of crop production in Britain*. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, Series B **281**: 277-249.

Nobel, P. S. 1983. *Low and high temperature influences on cacti*. In: R. Marcelle, H. Clijsters, and M. van Pouke, eds., **Effects of Stress on Photosynthesis**, Proc. Inter. Conf., Limburgs Universitair Centrum, Diepenbek, Belgium, August 22-27, 1982. Pp. 165-174.

Nobel, P. S.; Hartsock, T. L. 1981. *Shifts in the optimal temperature for nocturnal CO₂ uptake caused by changes in growth temperatures for cacti and agaves*. **Physiol. Plant.** **51**: 163-166.

Oberbauer, S.F.; Strain, B.R. 1986. *Effects of canopy position and irradiance on the leaf physiology and morphology of *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae)*. **Amer. J. Bot.** **73**: 409-416.

Pachepsky, Y. A.; Shchebakov, R. A. Korsunskaya, L. P. 1995. *Scaling of soil water retention using fractal model*. **Soil Sci.** **159**: 99-104.

Paviani, T. I. 1978. *Anatomia Vegetal e Cerrado*. **Ci. e Cult.**, **30**(9): 1076-1086.

Pearcy, R. W.; Sims D. A. 1994. *Photosynthetic acclimation to changing light environments: scaling from the leaf to the whole plant*. In M. M. Caldwell and R. W. Pearcy (eds). **Exploitation of environmental heterogeneity by plants: ecophysiological processes above and below ground**: 145-174 Academic Press, San Diego, California, USA.

Ratter, J. A.; Ribeiro, J. F.; Bridgewater, S. 1997. *The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity*. **Ann. of Bot.**, **80**: 223-230.

Ribeiro, J. F.; Walter, B. M. T. 1998. *Fitofisionomias do bioma do Cerrado*. In S. M. Sano & S. P. Almeida (eds). **Cerrado: Ambiente e Flora**: 89-166. EMBRAPA. Planaltina.

Richardson, J. E., Pennington, R. T.; Pennington, T. D.; Hollingsworth, P. M. 2001. *Rapid Diversification of a Species-Rich Genus of Neotropical Rain Forest Trees*. **Science** **293** (5538): 2242 – 2245.

Richardson, J. E.; Fay, M. F.; Cronk, Q. C. B.; Bowman, D.; Chase, M. W. 2000. *A phylogenetic analysis of Rhamnaceae using rbcL and trnL-F plastid DNA sequences*. **American Journal of Botany**, **87**:1309-1324

Rijkers, T.; Pons, T.L.; Bongers, F. 2000. *The effect of tree height and light availability on photosynthetic traits of four neotropiocal species differing in shade tolerance*. **Functional Ecology** **14**:77-86.

Sass, J.E. 1958. *Botanical microtechnique*. The Iowa State Univ. Press, Iowa.Sert, 1992.

Sharkey T. D. 1985. *Photosynthesis in intact leaves of C₃ plants: physics, physiology and rate limitations*. **Botanical Review**, **51**: 53–105.

Sims, D. A.; Pearcy R. W. 1989. *Photosynthetic characteristics of a tropical forest understory herb, *Alocasia macrorrhiza*, and a related crop species, *Colocasia esculenta* grown in contrasting light environments*. **Oecol.**, **79**: 53-59.

Smith, J. M.; Guyer, I. J. 1983. *Rainforest eucalypt Forest interrelations and the relevance of the biological nomad concept*. **Aust. J. Ecol.**, **8**: 60-66.

Sokal, R. R.; Rohlf, F. J. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3rd edition. Pp. 887 W. H. Freeman and Co., New York.

Turner, I. M. 1994. *A quantitative analysis of leaf form in woody plants from the world's major broadleaved forest types*. **Journal of Biogeography** **21**: 413-419.

Walters, M. B.; Reich P. B. 1999. *Low light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ?* **New Phytologist** **143**:143-154.

Westoby, M.; Cunningham, S. A.; Fonseca, C.; Overton, J.; Wright, I. J. 1998. *Phylogeny and variation in light capture area deployed per unit investment in leaves: designs for selecting study species with a view to generalizing*. **Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants** (H. Lambers, H. Poorter & M.M.I. van Vuuren, eds), pp. 539–566. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.

Whatley, J. M.; Whatley, F. R. *A luz e a vida das plantas*. São Paulo: EPU-EDUSP, 1982. 101p. (Temas de Biologia, 30)

-CAPÍTULO III-

PARÂMETROS FOTOSSINTÉTICOS DE PARES ARBÓREOS CONGENÉRICOS DO CERRADO E MATA DE GALERIA

3.1 Introdução

Zonas de transição de biomas (ecótonos entre tipos diferentes de ecossistemas) são as áreas onde as mudanças dramáticas na vegetação ocorrem sob curtas distâncias (Risser, 1995). Esses padrões no espaço também são dinâmicos através do tempo à medida que o clima flutua e as plantas respondem às mudanças no ambiente (Neilson, 1991; Noble 1993). Os deslocamentos temporal ou espacial em tipos de ecossistemas nas zonas de transição de bioma são caracterizados freqüentemente por mudanças na espécie ou na forma de vida dominante (Gosz e Sharpe, 1989). Há ainda pouca compreensão dos processos-chave ou das características de história da vida envolvidos em dirigir esta dinâmica e em permitir a coexistência de espécies de diferentes biomas adjacentes. Uma compreensão dos fatores e dos processos que determinam as posições atuais dos ecótonos entre biomas é importante para se prever a distribuição global dos biomas sob mudança de clima e regimes de distúrbio (Hoffmann & Franco, 2003). Um dos mais importantes ecótonos em ambientes tropicais é a fronteira do cerrado *s.s.*-mata, que mostra uma descontinuidade na composição da espécie, com poucas espécies sendo comuns ao cerrado *s.s.* e à mata de galeria (Silva-Junior & Felfili, 1992).

As planícies centrais do Brasil estão ocupadas por um complexo de savanas sazonais, conhecido localmente como cerrado, enquanto que os cursos da água estão cercados por matas de galeria. O limite do cerrado - mata é marcado por uma descontinuidade da densidade de árvores e composição de espécies (Felfili & Júnior, 1992). Embora poucas espécies ocorram regularmente no cerrado *s.s.* e também em matas da galeria (Felfili & Silva-Júnior, 1992), diferentes espécies de muitos gêneros de famílias botânicas distintas são encontradas.

Esses pares congêneros de espécies diferem em diversas características (Hoffmann *et al.*, 2005; Hoffmann & Franco, 2003) e podem ser considerados dois grupos funcionais diferentes, que são expostos a pressões ambientais contrastantes.

Como outras savanas Neotropicais, o cerrado é caracterizado por uma forte sazonalidade de precipitação (a estação seca se estende de maio a setembro). Os solos são geralmente profundos e bem drenados. Camadas superficiais do solo secam durante a estação seca enquanto que camadas mais profundas do solo exibem uma quantidade muito mais elevada de água durante todo o ano (Franco, 2002). Os solos são distróficos e ácidos, sendo que fósforo é particularmente limitante nesses ecossistemas (Haridasan 2000, 2001). Variações sazonais na disponibilidade hídrica do solo (Franco *et al.*, 1996), baixa disponibilidade de nutrientes (Goodland & Pollard, 1973), fogo (Coutinho, 1978), e baixas incidências luminosas em plântulas (Ronquim *et al.*, 2003) são fatores importantes para o desenvolvimento das espécies lenhosas da vegetação do cerrado. As matas da galeria apresentam um ambiente heterogêneo, com um número elevado de espécies, com um índice de diversidade superior aos encontrados em outros tipos de mata (Rezende, 1998). Na maioria dos casos, os solos das matas da galeria têm boa drenagem e boa disponibilidade de água (Emmerich, 1990). Como em outras florestas tropicais, a intensidade luminosa das matas tropicais é um fator limitante, que varia horizontalmente e verticalmente. A luz exerce efeitos diretos em taxas fotossintéticas, na abertura estomática e na síntese de pigmentos (Kozlowski *et al.*, 1991).

Relações entre o crescimento das plantas e de suas características foliares morfológicas e fisiológicas são encontradas na literatura (Poorter *et al.*, 1990; Poorter e Bergkotte, 1992; Cornelissen *et al.*, 1996; Grime *et al.*, 1997). A capacidade fotossintética (A_m), a concentração de nitrogênio da folha (N_m) e a área foliar específica (AFE) estão entre esses atributos. A capacidade fotossintética (A_m) é uma característica especial que pode agrupar espécies vasculares com morfologia, fisiologia e ecologia similares (Körner *et al.*, 1979, Larcher, 1995). A A_m é correlacionada positivamente com o N_m e a AFE (Poorter *et al.*, 1990; Reich *et al.*, 1994, 1997).

A capacidade fotossintética é altamente afetada pela luz. A luz é o principal fator que afeta a expressão dos genes e a atividade dos produtos fotossintéticos. Outras variáveis, tais como a temperatura e nutrição, determinam a taxa em que os produtos finais do ciclo de Calvin são usados (Matthew & Till, 2003). A regulação da retroalimentação da fotossíntese poderia potencialmente ocorrer de qualquer uma das rotas de síntese dos produtos finais em plantas, sendo dominantes nas folhas a sacarose, o amido e biossíntese dos amino-ácidos. Eles balanceiam o fluxo de carbono,

assegurando o crescimento e a sobrevivência através da alocação otimizada de outras fontes, como o nitrogênio (Matthew & Till, 2003).

RubisCO é uma enzima bifuncional e pode também catalisar a oxidação de RuBP, que é a primeira reação do ciclo fotorrespiratório de oxidação do carbono. Além de ser o catalisador das etapas iniciais de dois caminhos metabólicos opostos nos organismos fotossintéticos, a rubisCO é fascinante por ser a proteína mais abundante das plantas, constituindo 70% das proteínas solúveis totais no estroma (Woodrow & Berry, 1998) e 50% das proteínas solúveis totais nas folhas verdes. Por tudo isso, a rubisCO é considerada a enzima-chave na assimilação do carbono (Watanabe *et al.*, 1995). Embora a rubisCO seja a enzima-chave na assimilação de carbono, ela tem uma reatividade menor com o isótopo mais pesado de carbono.

A discriminação do isótopo de carbono nas plantas C₃ depende da razão das concentrações interna e atmosférica de CO₂ (ci/ca) durante a fotossíntese (Farquhar *et al.* 1989; Vogelmann, 1993). Enquanto o ca é constante sobre uma larga variação de circunstâncias ambientais, o ci pode mudar extremamente em consequência das respostas fisiológicas ao ambiente. Dessa maneira, esses valores das plantas C₃ podem ser correlacionados com os padrões de resposta das plantas à variação ambiental. Entretanto, pode também haver diferenças marcantes nos valores da discriminação do carbono devido a fatores genéticos (Sandquist & Ehleringer, 2003). Maiores taxas de condutância estomática estão associadas normalmente com maiores valores de ci/ca, ou menores Am, enquanto que menores valores de ci/ca refletem mecanismos para uma maior conservação de água (Sandquist & Ehleringer, 2003). Nesse trabalho, espera-se que as espécies de mata tenham maiores assimilações por massa, que está correlacionado a uma maior área foliar específica, somando com uma concentração de nitrogênio foliar mais elevada, o que influencia diretamente a atividade da rubisCO. Espera-se uma maior eficiência do uso da água nas espécies do cerrado s.s., e por isso espera-se que elas tenham valores menos negativos de ¹³C, que estão diretamente correlacionados à eficiência do uso da água. Devido à sua dependência da disponibilidade de água e também da influência de água na capacidade de absorção do carbono, as taxas da fotossíntese são mais elevadas na estação chuvosa.

O objetivo deste estudo é investigar se a capacidade da fotossíntese é determinante para o estabelecimento de um padrão que influencia a posição das espécies

nas fisionomias, constatar a influência das estações nas respostas fotossintéticas e avaliar a eficiência do uso da água através dos isótopos de carbono. Também, comparar a atividade *in vitro* da rubisCO nos dois ambientes e entre estações.

3.2 Material e métodos

3.2.1 Área de estudo

Esse estudo foi executado dentro da região de Cerrado que é situada no Centro-Oeste do Brasil. As amostras da planta foram coletadas nas duas fisionomias, cerrado *s.s.* e na mata da galeria da FAL (Fazenda Água Limpa - UnB), uma fazenda experimental da Universidade de Brasília, e na Reserva Ecológica do IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística) perto de Brasília no Distrito Federal, Brasil. As plantas estão localizadas em dois cerrados *s.s.* distintos e em duas diferentes matas de galeria. A precipitação anual média na estação meteorológica do IBGE foi de 1198,4 milímetros em 2002-2004, com uma estação seca distinta de maio a setembro e a uma temperatura anual média de 22,2 °C.

3.2.2 Espécies analisadas

Oito pares de espécies do cerrado - mata de galeria foram escolhidos, de acordo com a disponibilidade no local do estudo, cada par do mesmo gênero, com exceção de um par na mesma família (Tabela 1). Do par, uma espécie é uma espécie de cerrado *s.s.* (em um ambiente de cerrado *s.s.*) e a outra uma espécie de mata (em um ambiente de mata). A espécie *Guapira* de cerrado é decídua, razão pela qual não foi analisada na estação seca. Todos os gêneros pertencem a famílias diferentes. Para facilitar a exposição dos dados, a espécie *Psidium myrsinoides* será mostrada como a espécie de cerrado do gênero *Myrcia*, uma vez que especificamente nesse par foram usadas espécies de gêneros diferentes, mas pertencentes à mesma família. Cinco folhas maduras por árvore de partes do dossel expostas à luz foram medidas, em três a cinco árvores por espécie, de acordo com sua disponibilidade no campo.

Tabela 1. Espécies usadas nesse estudo e suas respectivas famílias botânicas.

Cerrado <i>sensu stricto</i>	Mata de galeria	Família botânica
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne	<i>Hymenaea courbaril</i> L.	Leguminosae Caesalpinoideae
<i>Byrsonima crassa</i> Niedenzu	<i>Byrsonima laxiflora</i> Griseb.	Malpighiaceae
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	<i>Myrsine ferruginea</i> Spreng	Myrsinaceae
<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lundell	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	Nyctaginaceae
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> Baker	<i>Piptocarpha macropoda</i> Baker	Compositae
<i>Vochysia thyrsoidea</i>	<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	Vochysiaceae
<i>Psidium myrsinoides</i> Berg	<i>Myrcia tomentosa</i> DC.	Myrtaceae
<i>Schefflera macrocarpa</i> Seem.	<i>Schefflera morototoni</i> Decne. & Planch.	Araliaceae

3.2.3 Análises de assimilação de carbono e área foliar específica

As trocas de vapor de CO₂ e de água e condutância estomática foram medidas em folhas não destacadas (três a cinco folhas maduras por árvore foram amostradas das partes expostas à luz do dossel, em três a cinco árvores por espécie, de acordo com sua disponibilidade no campo) durante a manhã, de fevereiro a março de 2005 (estação chuvosa) e agosto de 2005 (estação seca), usando os sistemas portáteis de fotossíntese, modelos LCi e LCA4 (ADC - Inglaterra). Ambos mostraram valores de medida consistentes, quando comparados. Para se assegurar a uniformidade das medidas, uma lâmpada artificial de halogênio, com 1260 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de intensidade foi usada. Após as medidas, as folhas foram coletadas para o cálculo da área específica foliar (AEF) tendo sido analisadas no sistema de medida de área, Delta T Devices, LTd.

3.2.4 Concentrações de fósforo e nitrogênio

As folhas depois de secas foram pulverizadas no moinho de esfera Analysette 3 Spartan (Fritsch), e uma alíquota de 20 mg foi pesada para prosseguir a análise de fósforo. Para a análise de nitrogênio, as amostras foram moídas com um moinho da esfera, pesadas (5 mg) e o N e C totais foram determinados com um analisador elementar (EA 1110, CE instrumentos, Milão, Itália).

3.2.5 Determinação de isótopos

Para se executar as análises de isótopos, amostras foram moídas em um moinho de esferas, pesadas (5mg) e analisadas por espectrometria de massa de fluxo contínuo. Atropina foi usada como o material elementar de referência. As análises foram feitas no Laboratório de Bioquímica de Plantas da Universidade de Viena, Áustria.

3.2.6 Atividade da RubisCO

A atividade da rubisCO foi realizada a partir de adaptações do método utilizado por Paulilo *et al.* (1994). Após as medidas de assimilação de carbono, folhas completamente expandidas foram coletadas e imediatamente congeladas em nitrogênio líquido para posterior análise no laboratório, onde foram maceradas. O macerado foi rapidamente misturado em um tampão de extração contendo 100 mM Tris-HCl, pH 7,6, 5,0 mM EDTA, 5,0 mM MgCl₂, 5,0 mM DTT, 10% (v/v) glicerol, 10% (p/v) PVP (insolúvel), 2,5% Tween 20 (v/v), 2% PEG 20000 (p/v). Uma alíquota do homogeneizado foliar foi imediatamente ensaiado para atividade, através de uma reação de oxidação do NADH acoplada à reação de incorporação de CO₂ com uma mistura contendo 100 mM bicina-KOH (pH 8,0), 25 mM NaHCO₃, 20 mM MgCl₂, 3,5 mM ATP, 3,5 mM P-creatine + BSA (0,1%), 0,25 mM NADH, 10 u creatine-P-kinase, 10 u gliceraldeído-3-P-desidrogenase e 10 u fosfoquinase fosfoglicérica. O ensaio começou com a adição de 0,25 mM Ribulose bifosfato. Foi realizada leitura no espectrofotômetro (Genesys 2, da Thermospectronic) a 340nm por 10 minutos. Calculou-se a atividade enzimática baseando-se na lei de Lambert-Beer, a partir da oxidação do NADH.

3.2.7 Análise estatística

Os resultados foram analisados com SAS inc., onde uma ANOVA fatorial foi executada, com gênero como um fator aleatório e tipo funcional ou estação como um fator fixo. Para comparações entre os tipos da planta, isto é equivalente a um pareamento das espécies dentro do gênero em um teste *t* (Sokal & Rohlf, 1995; Hoffmann *et al.*, 2005). Para garantir as premissas da ANOVA, os dados foram transformados da seguinte maneira: Am, atividade da rubisCO, condutância estomática e

AFE foram transformados com log 10; valores de transpiração foram transformados com raiz quadrada.

3.3 Resultados e discussão

A capacidade fotossintética da folha (A_m) é a fotossíntese líquida em intensidades luminosas saturantes sob condições ambientais ótimas e níveis ambientais de CO_2 . Essa característica fisiológica é importante para a determinação da fisiologia da folha das diferentes espécies assim como suportar as predições sobre o balanço de carbono nos ecossistemas. Para os pares congêneros analisados aqui, foi possível se identificar alguns padrões. No nível de grupo funcional, A_m foi significativamente maior nas espécies de cerrado *s.s.*, na estação chuvosa, com exceção do par do gênero *Vochysia*. Na estação seca, esse padrão se inverteu para dois pares de espécies (*Byrsonima* e *Myrcia*), sendo A_{max} maior nas espécies de mata de galeria. O par do gênero *Schefflera* não mudou seu padrão entre as estações, com A_m sendo sempre maior nas espécies de cerrado (Figura 1).

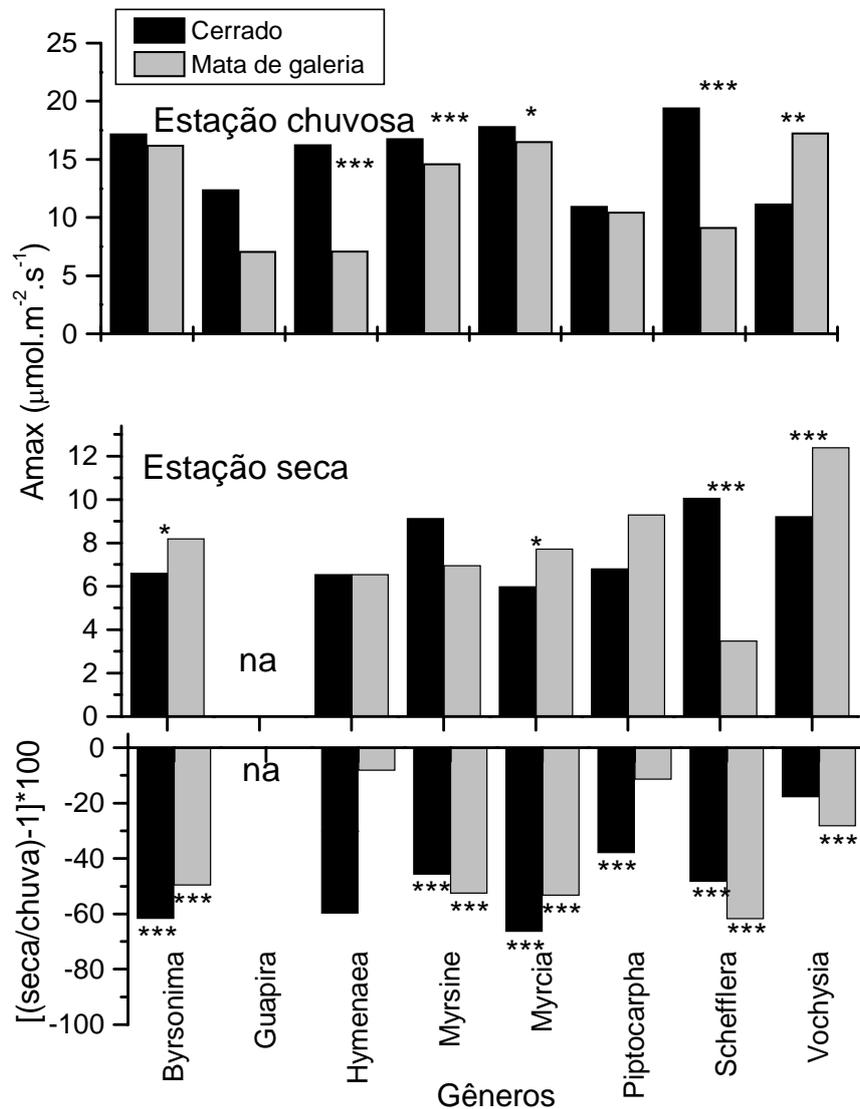


Figura 1. Comparação da capacidade fotossintética entre fisionomias e estações. Nível de significância determinado pelo teste t: *<0,05; **<0,01; ***<0,001. na=não analisado

Com relação aos valores de Amax entre estações, a estação chuvosa mostrou, para 10 das 14 espécies medidas nas duas épocas, valores significativamente mais elevados do que a estação seca. (Figura 1). Tal fato pode significar um controle mais elevado da abertura estomática devido à disponibilidade mais baixa da água na estação seca, restringindo o influxo do CO₂ no mesófilo (Kaiser, 1987). De fato, a condutância

estomática foi mais baixa em todas as espécies na estação seca comparada à estação chuvosa (Figura 2). Entretanto, não houve um padrão claro na condutância estomática entre os grupos funcionais na estação chuvosa, na qual pode-se observar condutâncias estomáticas maiores na espécie de mata ou na espécie de cerrado s.s. dentro de cada par. Por outro lado, na estação seca, a condutância estomática foi mais elevada nas espécies de cerrado (Figura 2). Com exceção do gênero *Hymenaea*, as taxas de transpiração também diminuíram da estação seca em relação à estação chuvosa, como esperado. Na estação chuvosa, seis dos oito pares de espécies apresentaram taxas maiores de transpiração para espécies de cerrado. As taxas de transpiração foram mais elevadas nas espécies de mata nos dois outros pares (Figura 3).

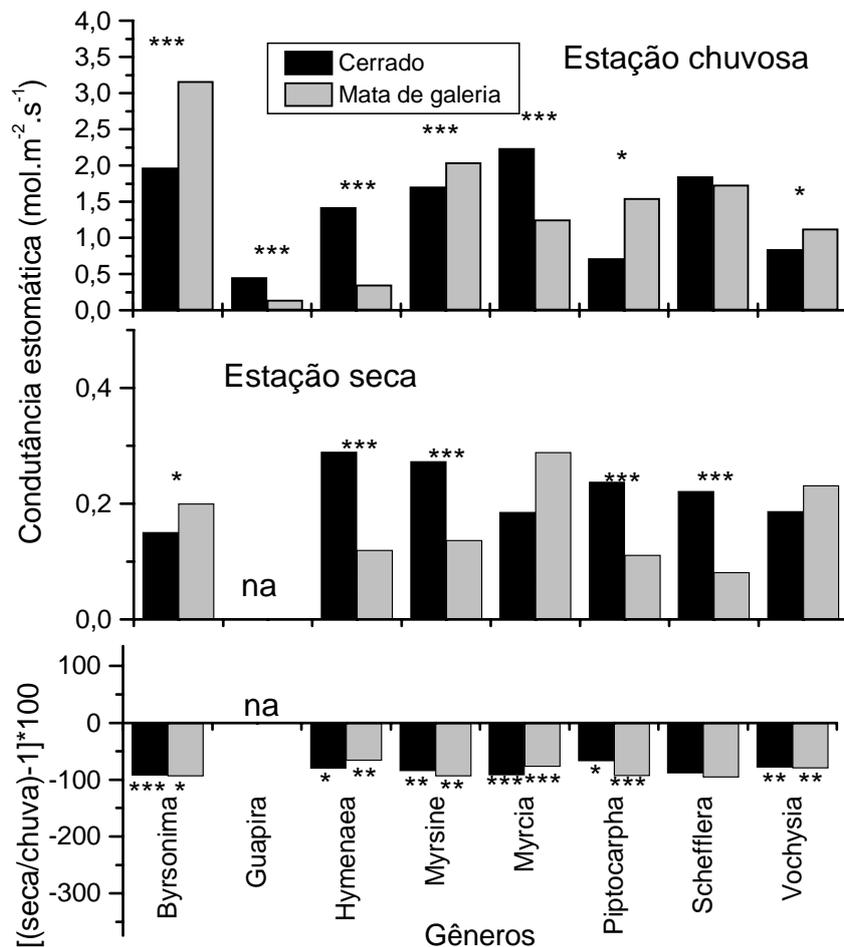


Figura 2. Comparação da condutância estomática entre fisionomias e estações. Nível de significância determinado pelo teste t: *<0,05; **<0,01; ***<0,001. na=não analisado

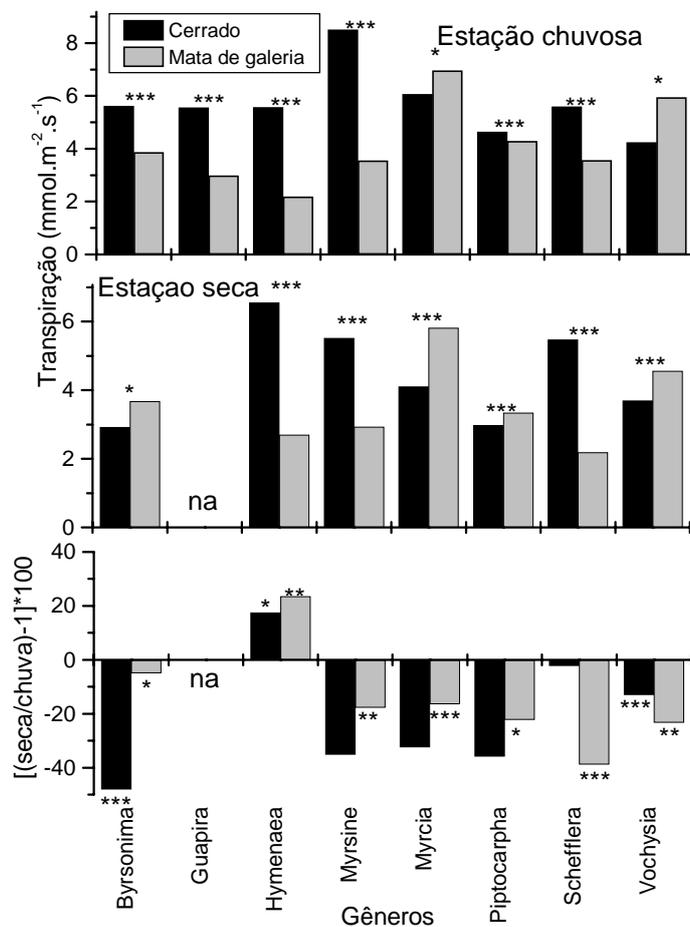


Figura 3. Comparação da transpiração entre fisionomias e estações. Nível de significância determinado pelo teste t: * < 0,05; ** < 0,01; *** < 0,001. na = não analisado

Na estação chuvosa as espécies de cerrado *s.s.* apresentaram, geralmente, uma maior atividade da rubisCO comparada às espécies de mata (Figura 4). Na estação seca observa-se uma inversão dessa tendência, com exceção dos gêneros *Myrsine* e *Vochysia*. Entre as estações, não se apresentou um padrão claro, com alguns gêneros apresentando maiores atividades na estação seca e outros na estação chuvosa (Figura 4). Os padrões da atividade da rubisCO foram similares aos obtidos para a assimilação de carbono, embora as duas variáveis não sejam significativamente correlacionadas. Não houve correlação significativa entre a atividade do rubisCO e AFE, e concentrações de fósforo e nitrogênio tanto em termos de massa quanto em termos de área.

A atividade de Rubisco foi baixa se comparada a outros dados na literatura. Para *Qualea grandiflora* em plântulas, sem fertilização (Paulilo, 1994), os valores foram mais elevados do que os apresentados aqui. Em estudos onde valores *in vivo* e *in vitro* de rubisCO são comparados, os valores da atividade *in vitro* são mais baixos do que aqueles obtidos *in vivo* (Tissue *et al.*, 1999; Griffin *et al.*, 2000). Rogers *et al.* (2001) propuseram que essa disparidade é devido à má extração da rubisCO nos ensaios *in vitro*. Concluíram que os valores obtidos *in vitro* não são consistentes em valores absolutos com os valores de A das medidas de troca gasosa. Entretanto, mostraram no mesmo estudo que, embora os valores absolutos não fossem comparáveis, os efeitos relativos do tratamento são ainda válidos.

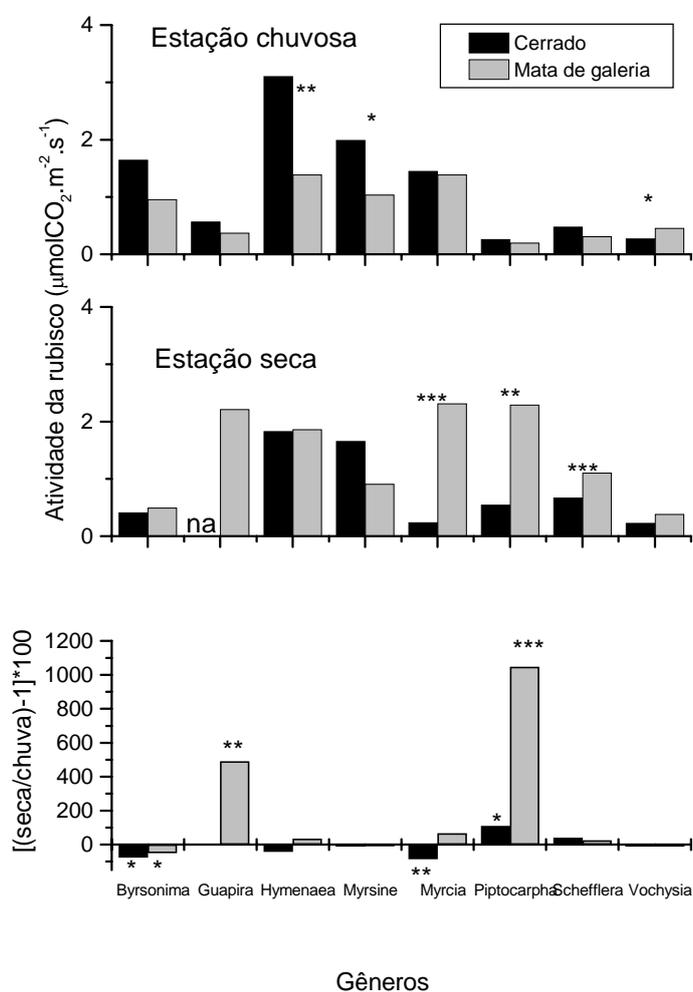


Figura 4. Comparação da atividade da rubisco entre fisionomias e estações. Nível de significância determinado pelo teste t: *<0,05; **<0,01; ***<0,001. na=não analisado

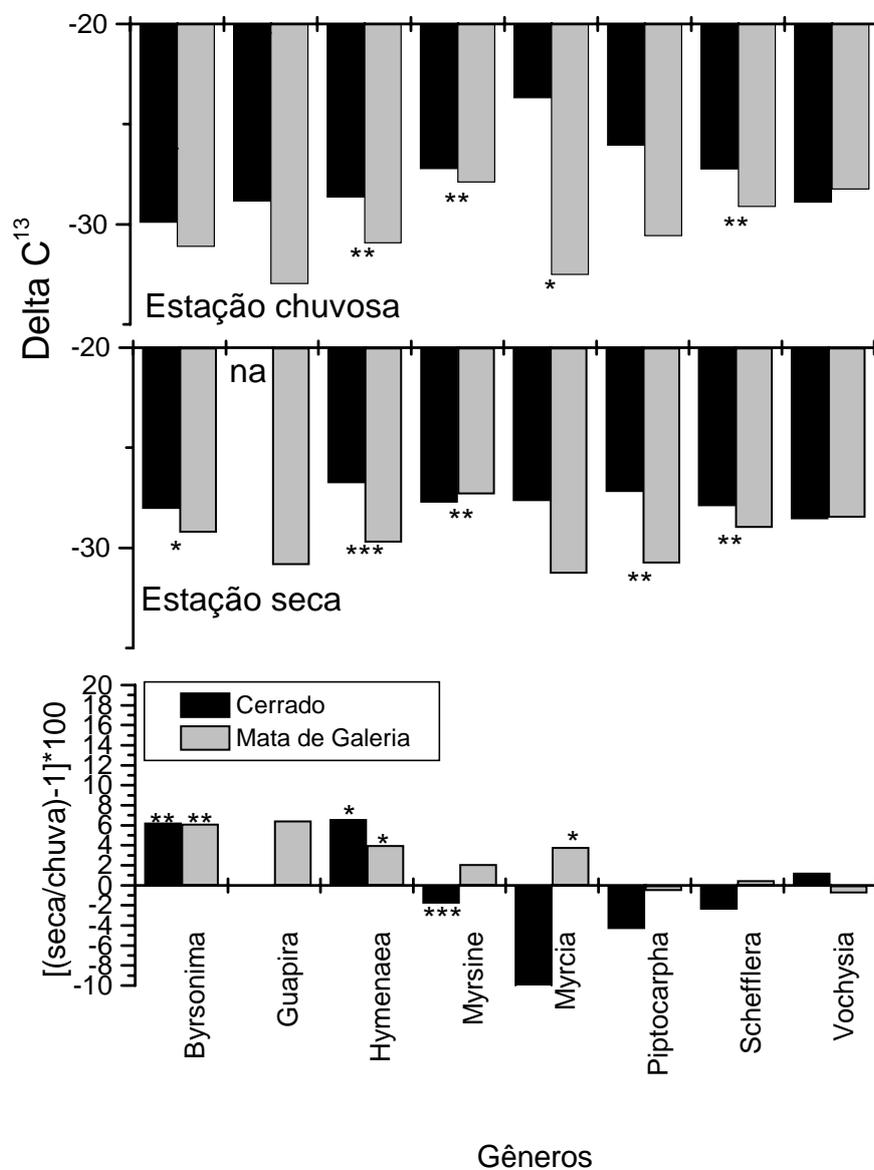


Figura 5. Comparação da discriminação de carbono entre fisionomias e estações. Nível de significância determinado pelo teste t: *<0,05; **<0,01; ***<0,001. na=não analisado

O δC^{13} (razão entre ^{12}C e ^{13}C) foi predominantemente mais negativo nas espécies de mata quando comparado às espécies de cerrado *s.s.* (Figura 5). Isto sugeriria uma eficiência mais elevada do uso da água (EUA) das espécies do cerrado *s.s.* A mata de galeria apresenta um valor mais negativo de δC^{13} comparado ao cerrado *s.s.* em ambas as estações.

Houve uma correlação significativa e positiva entre Amax e AFE para ambas as estações (Figura 6). Por outro lado, as correlações entre Amax e condutância estomática e a transpiração foram somente significativas na estação chuvosa (figuras 7 e 8).

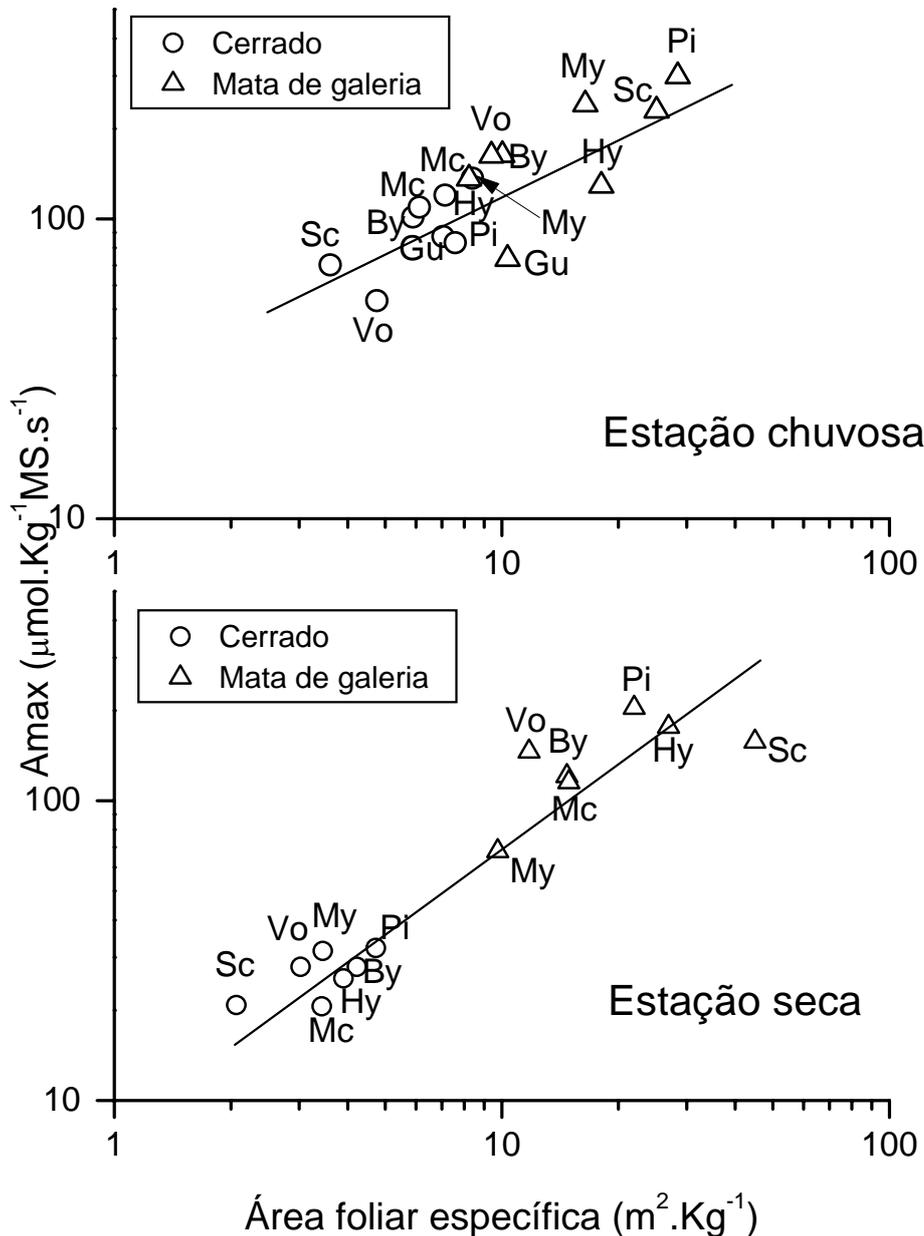


Figura 6. Correlação entre Amax em unidade de massa e área foliar específica entre fisionomias e estações. By=Byrsonima; Gu=Guapira; Hy=Hymenaea; Mc=Myrcia; My=Myrsine; Pi=Piptocarpha; Sc=Schefflera; Vo=Vochysia. Correlações significantes com $\alpha=0,05$.

A área foliar específica é relacionada aos padrões de variação nas relações de Amax-N (Field & Mooney, 1986). Folhas terão uma AFE mais baixa se forem mais espessas ou mais densas (massa maior por volume). Uma inclinação mais íngreme da relação entre Amax e N foi associada com uma maior AFE em espécies arbóreas de zonas temperadas (Reich et al., 1995). É uma hipótese, então, que a resposta de Amax relacionada ao N seja modulada pela estrutura da folha, então quanto maior a AFE, maior o Amax por unidade de N (Field e Mooney, 1986). Espécies com menores AFE podem apresentar um Amax mais baixo por N por algumas razões, como o sombreamento dentro da folha limitando o Amax (Terashima & Hirotsuka, 1995) e difusão intercelular lenta (Parkhurst, 1994). A comparação entre os grupos funcionais de cerrado s.s. e mata de galeria não corrobora estes dados, apresentando ambos grupos as mesmas inclinações na estação seca e na nenhuma correlação na estação chuvosa (Figura 9). Hoffmann *et al.* (2005) relataram maiores AFE para espécies de mata comparadas às espécies de cerrado s.s., em um estudo destes dois grupos funcionais crescendo lado a lado em uma área de cerrado s.s., o que é consistente com os dados obtidos no nosso estudo. Há uma correlação positiva forte entre a concentração do nitrogênio e fósforo e a AFE em ambas as estações (Figuras 10 e 11).

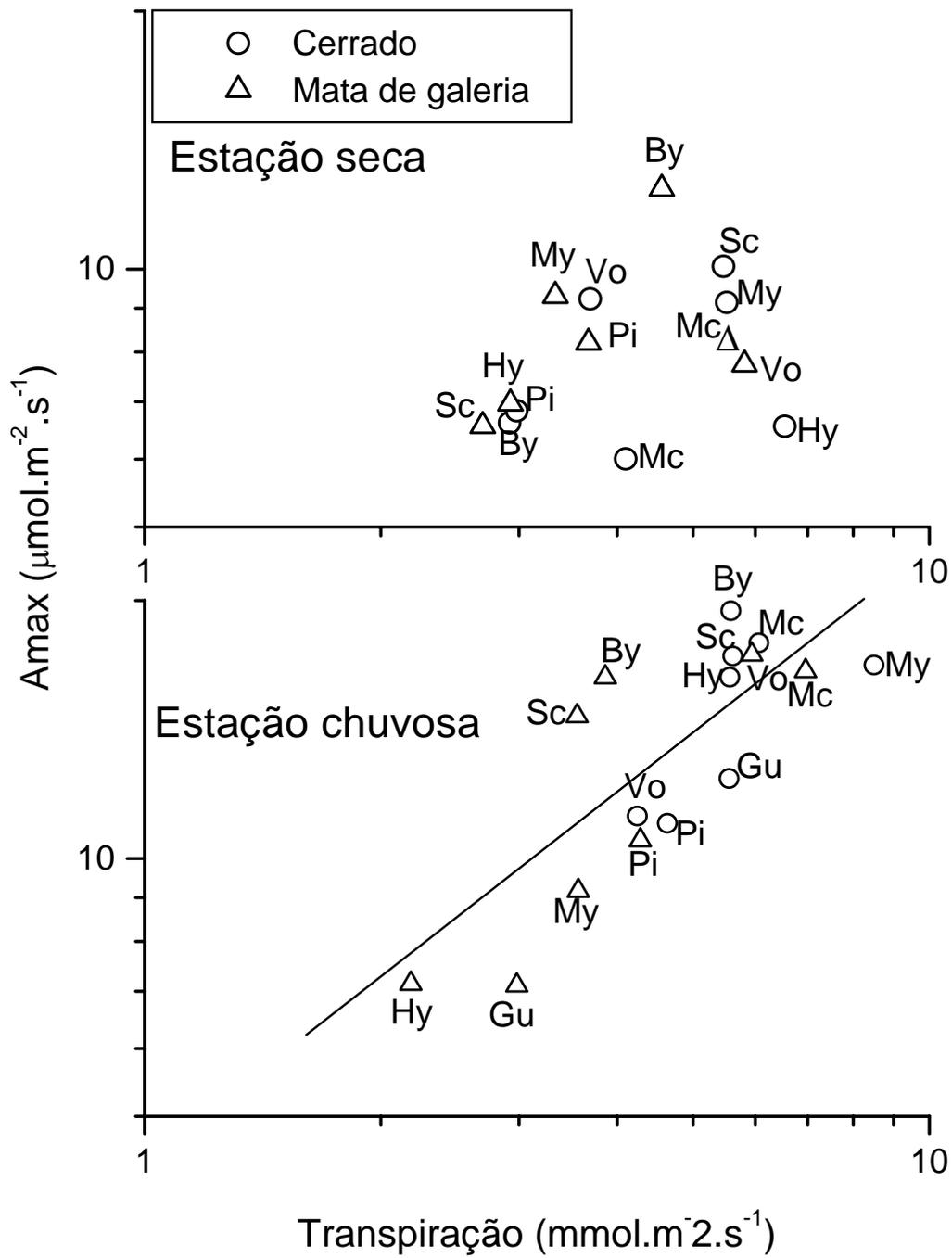


Figura 7. Correlação entre Amax e transpiração entre fisionomias e estações. Correlações significantes com $\alpha=0,05$. Para abreviações veja figura 6.

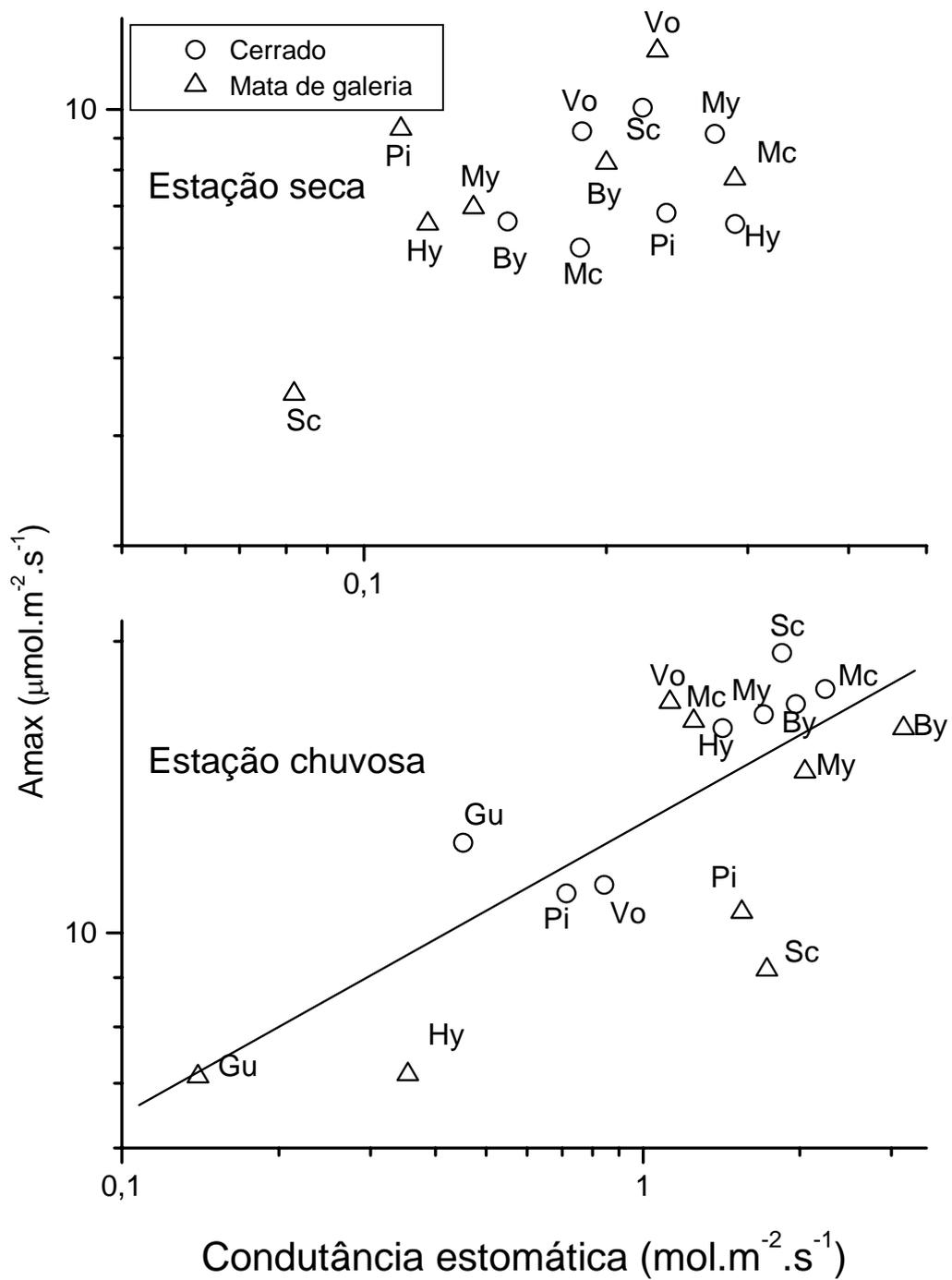


Figura 8. Correlação entre Amax e condutância estomática entre fisionomias e estações. Correlações significantes com $\alpha=0,05$. Para abreviações veja figura 6.

A capacidade fotossintética líquida (Amax) de folhas maduras depende freqüentemente da concentração de nitrogênio, principalmente por causa do papel central do N associado à quantidade rubisCO e outros constituintes importantes da folha (Field & Mooney, 1986). Essa relação é também importante porque a variação de Amax entre as espécies é mais relacionada à bioquímica da planta do que à disponibilidade de CO₂ (Field & Mooney, 1986). Portanto, como dito anteriormente, essa relação permite o conhecimento do funcionamento da folha assim como a predição do balanço do carbono através de uma abordagem química, que poderia ser mais viável em áreas maiores (Reich *et al.*, 1998).

Houve uma correlação significativa entre Amax e concentração do nitrogênio somente na estação seca (Figura 9).

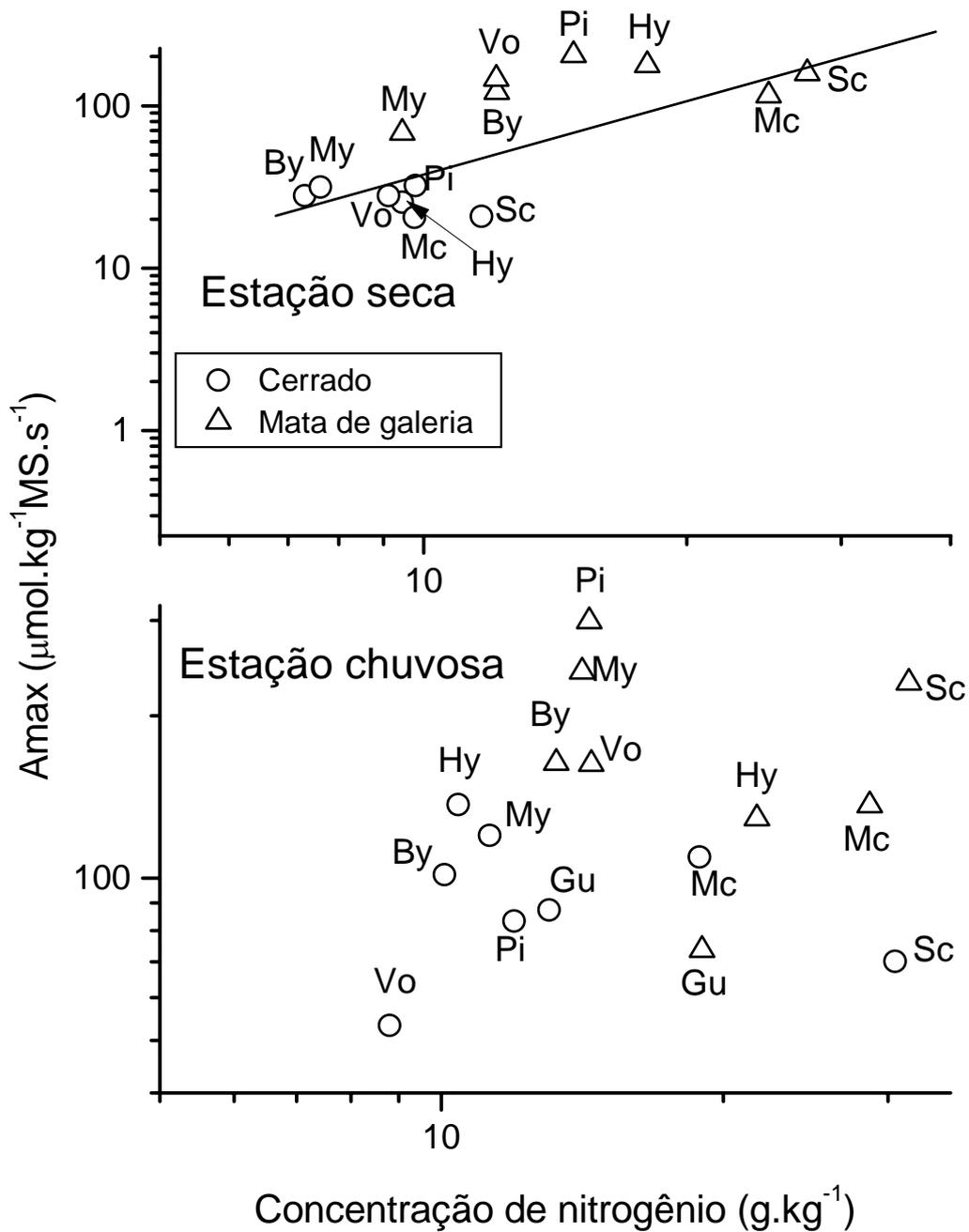


Figura 9. Correlação entre Amax e concentração de nitrogênio entre fisionomias e estações. Correlações significantes com $\alpha=0,05$. Para abreviações veja figura 6.

O suprimento de fósforo inorgânico regula o ciclo de Calvin e o transporte de fotoassimilados. Nesse estudo, não houve correlação significativa entre Amax e concentração de fósforo. Tuohy *et al.*, 1991 também não encontraram a

correlação entre o índice de fósforo da folha e taxas de absorção de CO₂ para árvores tropicais.

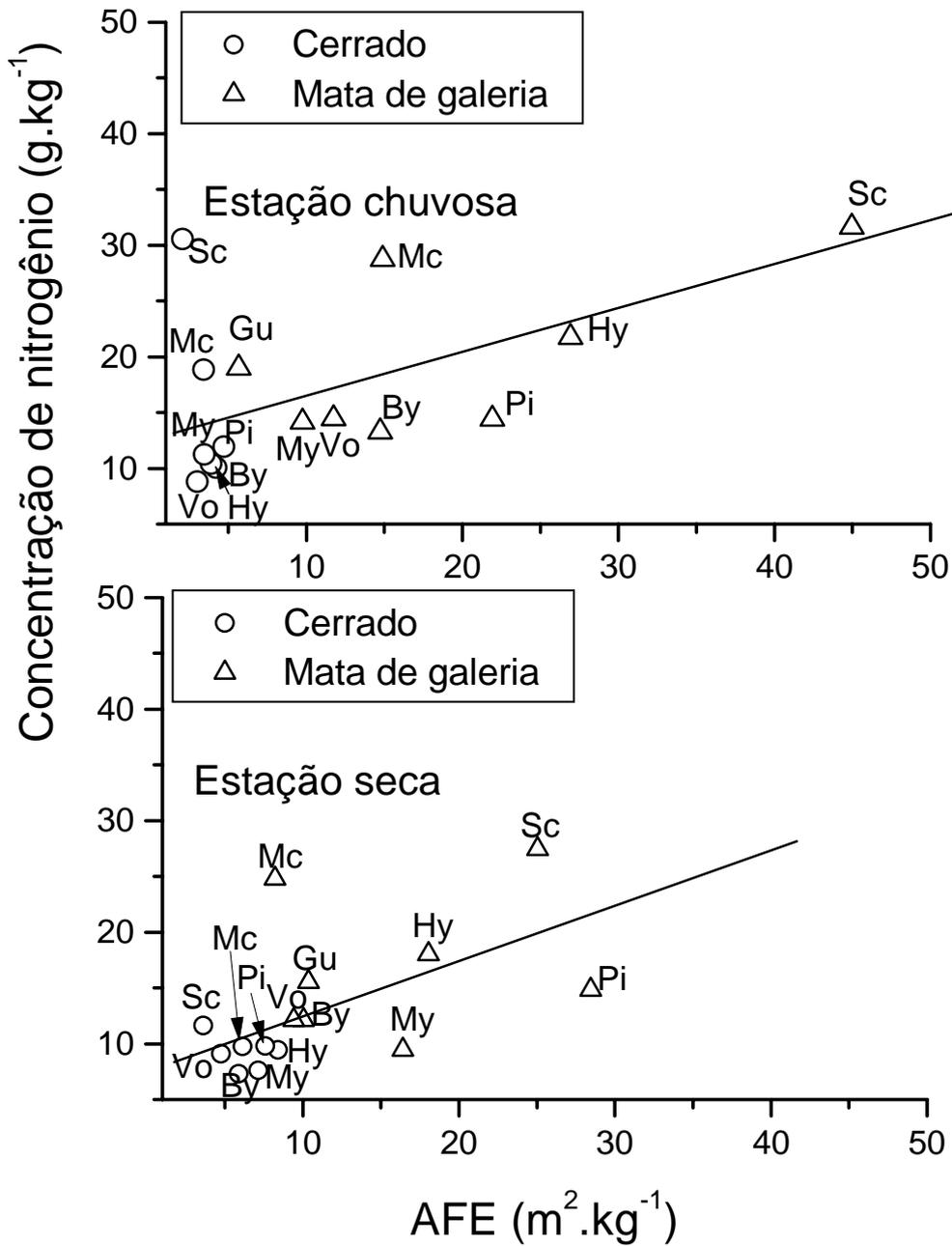


Figura 10. Correlação entre concentração de nitrogênio e AFE entre fisionomias e estações. Correlações significantes com $\alpha=0,05$. Para abreviações veja figura 6.

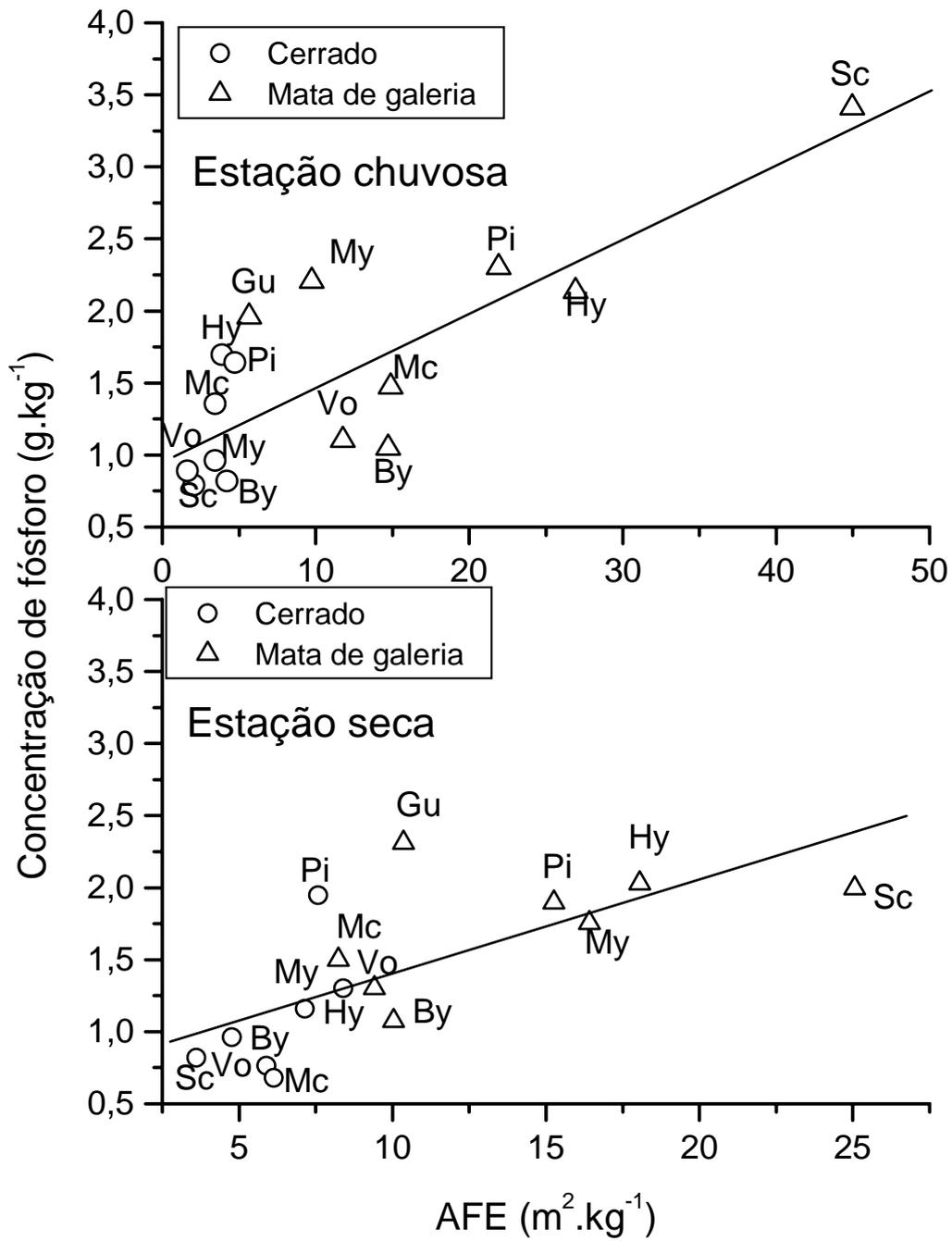


Figura 11. Correlação entre concentração de fósforo e AFE entre fisionomias e estações. Correlações significantes com $\alpha=0,05$. Para abreviações veja figura 6.

De maneira geral observa-se que o grupo funcional de cerrado s.s. apresenta uma maior capacidade fotossintética em termos de área comparada ao grupo de mata de galeria. Tal grupo também apresenta uma maior eficiência do uso de água, como esperado, uma vez que o cerrado s.s. está exposto a condições mais adversas em termos de água comparado às espécies de mata de galeria. Como esperado pelas condições de luz e crescimento, as espécies de mata de galeria apresentam uma maior área foliar específica comparada às espécies de cerrado s.s. Apresentam, conseqüentemente, maior capacidade fotossintética em termos de massa. Pôde-se observar com os parâmetros analisados nesse estudo que há a distinção dos dois grupos funcionais, que apresentam respostas fotossintéticas diferentes, e que essas diferenças tendem a se manter na estação chuvosa onde as diferenças ambientais são menos marcantes.

3.4 Referências bibliográficas

- Adejuwon, J. O.; Adesina, F. A. 1992. *The nature and dynamics of the forest–savanna boundary in south-western Nigeria*. **Nature and Dynamics of the Forest–Savanna Boundaries** (eds P.A. Furley, J. Procter & J.A. Ratter), pp. 331–352. Chapman & Hall, London.
- Cornelissen, J.; Quested, H.; Gwynn-Jones, D. *et al.* 1996. *Leaf digestibility and litter decomposability are related in a wide range of subarctic plant species and types*. **Functional Ecology**, **18**: 779–786.
- Coutinho, L. M. 1978. *O conceito de Cerrado*. **Revista Brasileira de Botânica**, **1**: 17-24.
- Emmerich, K. H. 1990. *Influence of landform, landscape development and soil moisture balance on forest and savanna ecosystem patterns in Brazil*. **Pedol.**, **40(1)**: 5-17.
- Farquhar, G. D.; Ehleringer J. R.; Hubick, K. T. 1989. *Carbon isotope discrimination and photosynthesis*. **Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant Biol.** **40**: 503-537
- Felfili, J. M. & Silva Junior, M. C. 1992. *Floristic composition, phytosociology and comparison of cerrado and gallery forests at Fazenda Agua Limpa, Federal District, Brazil*. **Nature and Dynamics of Forest–Savanna Boundaries** (eds P.A. Furley, J. Procter & J.A. Ratter). Pp. 393–416. Chapman & Hall, London.
- Field, C.; Mooney H. A. 1986. *The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants*. In: Givnish T. (edt). *On the economy of plant form and function*. Pp. 25-55 Cambridge University Press, London, UK.

- Franco, A.C. 2002. *Ecophysiology of woody plants. The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna* (eds Oliveira P. S.; Marquis R. J.). Pp. 178–197. Columbia University Press, New York.
- Franco, A.C; Souza, M. P. & Nardoto, G. B. 1996. *Estabelecimento e crescimento de Dalbergia miscolobium em áreas de campo sujo e cerrado no DF*. In: H.S. Miranda; B. F. S. Dias; Saito C. H. (orgs.). **Impacto de Queimadas em Área de Cerrado e Restinga**. Pp. 84-92. Brasília, ECL/Universidade de Brasília.
- Goodland, R. J. A.; Pollard, R. 1973. *The Brazilian cerrado vegetation. A fertility gradient*. **Journal of Ecology** **61**: 219-224.
- Gosz, J. R.; Sharpe J. H. 1989. *Broad-scale concepts for interactions of climate, topography, and biota at biome transitions*. **Landscape Ecology** **3**: 229-243.
- Griffin, K. L.; Tissue, D. T., Turnbull, M. H.; Whitehead, D. 2000. *The onset of photosynthetic acclimation to elevated CO₂ partial pressure in field-grown Pinus radiata D. Don. after 4 years*. **Plant, Cell & Environment** **23(10)**: 1089-1098.
- Grime, J. P.; Thompson, K.; Hunt, R.; Hodgson, J. G; Cornelissen, J. H. C.; Rorison, I. H. Hendry G. A. F.; Ashenden, T. W.; Askew, A. P.; Band, S. R.; Booth, R. E.; Bossard, C. C.; Campbell, B. D.; Cooper, J. E. L.; Davison, A. W.; Gupta, P. L.; Hall, W.; Hand, D. W.; Hannah, M. A.; Hillier, S. H.; Hodgkinson, D. J.; Jalili, A.; Liu, Z.; MacKey, J. M. L.; Matthews, N.; Mowforth, M. A.; Neal, A. M.; Reader, R. J.; Reiling, K.; Ross-Fraser, W.; Spencer, R. E.; Sutton, F.; Tasker, D. E.; Thrope, P. C.; Whitehouse, J. 1997. *Integrated screening validates primary axes of specialization in plants*. **Oikos**, **79**: 259-281.
- Haridasan, M. 2000. *Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado*. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**. **12**: 54-64.
- Haridasan, M. 2001. *Nutrient cycling as a function of landscape and biotic characteristics in the cerrado of central Brazil*. In: McClain, M. E.; Victoria, R. L.; Richey, J. E. (eds) **Biogeochemistry of the Amazon basin and its role in a changing world**. Pp. 68-83. Oxford University Press, New York. 2001.
- Hoffmann, W. A.; Franco, A. C.; Moreira, M. Z.; Haridasan, M. 2005. *Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees*. **Functional Ecology** **19(6)**: 932-940.
- Hoffmann, W. A. & Franco, A. C. 2003. *Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically-independent contrasts*. **Journal of Ecology** **91**: 475–484.
- Hoffmann, W. A., Orthen, B.; Franco, A. C. 2004. *Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna–forest boundary*. **Oecologia** **140**: 252–260.

- Körner, C.; Judith, A.; Scheel, A.; Bauer, H. 1979. *Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants*. **Photosynthetica**, **13**: 45-82.
- Kozlowski, T. T.; Kramer, P. J.; Paltardy, S. G. 1991. *The physiological ecology of wood plants*. San Diego. Acad. Press.
- Larcher, W. 1995. **Physiological Plant Ecology**. Springer, Berlin.
- Matthew, J. P.; Till, K. P. 2003. *Carbon metabolite feedback regulation of leaf photosynthesis and development*. **Journal of Experimental Botany**, **54 (382)**: 539-547.
- Neilson, R. P. 1991. *Climatic constraints and issues of scale controlling regional biomes*. In **Ecotones: The Role of Landscape Boundaries in the Management and Restoration of Changing Environments**.. Edited by M. M. Holland, P. G. Risser and R. J. Naiman. Chapman & Hall, New York. pp. 31-51
- Noble, I. R. 1993. *A model of the responses of ecotones to climate change*. **Ecol. Appl.** **3**: 396-403.
- Parkhurst D. F. 1994. *Diffusion of CO₂ and other gasses inside leaves*. **New Phytologist** **126**: 449 - 479.
- Paulilo, M. T. S.; Besford, R. T.; Wilkins, D. 1994. *Rubisco and PEP carboxylase responses to changing irradiance in a Brazilian Cerrado tree species, *Qualea grandiflora* Mart. (Vochysiaceae)*. **Tree Physiol.**, **14**: 165-177.
- Poorter H. M.; Bergkotte. 1992. *Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate*. **Plant, Cell and Environment** **15**: 221-229
- Poorter H.; Remkes C.; Lambers H. 1990. *Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate*. **Plant Physiol** **94**:621-627
- Reich, P. B.; Kloeppel B. D.; Ellsworth D. S.; Walters M. B. 1995. *Different photosynthesis-nitrogen relations in evergreen conifers and deciduous hardwood tree species*. **Oecologia** **104**:24-30..
- Reich, P. B.; Walters, M. B.; Ellsworth D. S.; Uhl C. 1994. *Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. I. Patterns among species and communities*. **Oecologia** **97**:62-72..
- Rezende, A.V. 1998. *Importância das matas de galeria: manutenção e recuperação*. In: Ribeiro, J. F. (edt). **Cerrado: matas de galeria**: 1-15. EMBRAPA. Planaltina.
- Risser, P. G. 1995. *The status of the science examining ecotones*. **Bioscience**, **45**: 3 18-324.
- Rogers A.; Humphries S. W.; Ellsworth D. S. 2001. *Possible explanation of the disparity between the in vitro and in vivo measurements of Rubisco activity, a study*

- in loblolly pine grown at elevated pCO₂*. **Journal of Experimental Botany** **52**: 1555–1561.
- Ronquim, C. C.; Prado, C. H. B. A.; de Paula, N. F. 2003. *Growth and Photosynthetic Capacity in Two Woody Species of Cerrado Vegetation under Different Radiation Availability*. **Braz. arch. biol. technol.** **46(2)**:243-252
- Smith, J. M.; Guyer, I. J. 1983. *Rainforest eucalypt Forest interrelations and the relevance of the biological nomad concept*. **Aust. J. Ecol.**, **8**: 60-66.
- Sokal, R. R.; Rohlf F. J. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3rd edition. Pp. 887. W. H. Freeman and Co.: New York.
- Terashima I.; Hikosaka K., 1995: *Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis*. **Plant, Cell and Environment** **18**: 1111 - 1128.
- Tissue D. T.; Griffin K. L.; Ball J. T. 1999. *Photosynthetic adjustment in field-grown ponderosa pine trees after six years of exposure to elevated CO₂*. **Tree Physiology** **19**: 221–228.
- Tuohy, J. M.; Prior, J. A. B.; Stewart, G. R. 1991. *Photosynthesis in relation to leaf nitrogen and phosphorus content in Zimbabwean trees*. **Oecologia**, **88**: 378–382.
- Vogelmann T. C., 1993: *Plant tissue optics*. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology** **44**: 231 - 251.
- Watanabe, N.; Yamaguchi, K. & Nishimura, M. 1995. *Changes of anatomical features, photosynthesis and ribulose bisphosphate carboxylase-oxygenase content of mango leaves*. **Ann of Bot.**, **76**: 649-656.
- Woodrow I. E.; Berry J. A. 1988. *Enzymatic regulation of photosynthetic CO₂ fixation in C₃ plants*. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, **39**: 533–594

-CAPÍTULO IV-

CONTEÚDO E CONCENTRAÇÃO DE CARBOIDRATOS EM FOLHAS DE PARES ARBÓREOS CONGENÉRICOS DO CERRADO E MATA DE GALERIA

4.1 Introdução

A fotossíntese responde, de forma geral, às exigências dos drenos para o carbono assimilado (Jang & Sheen, 1994; Flore & Layne, 1999). Os genes da fotossíntese são reprimidos pelo acúmulo de carboidratos e tal consequência pode representar um mecanismo global para a regulação da taxa fotossintética (Jang & Sheen, 1994). Embora os dados experimentais mostrem que elevadas concentrações de carboidratos correlacionam-se à regulação da fotossíntese, tal fato não ocorre sempre (Bowes, 1991; Longmann, 1991; Stitt, 1991; Gifford, 1992). Assim, a resposta e a utilização dos carboidratos dependem do genótipo (Woodrow, 1994) e do ambiente (Tyree & Alexander, 1993).

Os carboidratos não-estruturais (CNE) incluem todos os carboidratos que existem no conteúdo celular, como oligossacarídeos, amido e frutanos, e não pertencem à estrutura do corpo da planta, como a estrutura da parede celular. A concentração de carboidratos não-estruturais foliares aumenta com aumento da disponibilidade da luz, refletindo a produção fotossintética diária aumentada (Niinemets, 1998).

As reservas arbóreas de carbono exibem também tendências sazonais (Kramer & Kozlowski, 1979). As variações sazonais dos CNE podem ser induzidas por mudanças sazonais da temperatura ou de regimes da água. CNE diminuem com o aumento da temperatura (Baker *et al.*, 1989). Em um clima sazonal tropical, videiras mostraram um aumento dos CNE nos ramos com o aumento da seca (Mooney *et al.*, 1992). Ramos de árvores jovens de cinco espécies agro-florestais na Nigéria mostraram um máximo de CNE na estação seca e um mínimo da estação chuvosa (Latt *et al.*, 2001). Não está claro se os drenos de carbono ou as fontes do carbono são mais limitados durante os períodos de seca.

Amido e sacarose são os principais produtos fotossintéticos em plantas superiores. A sacarose é translocada para satisfazer as necessidades de crescimento, enquanto o amido é armazenado nos cloroplastos como uma reserva de carboidratos (Hamond & Burton, 1983; Hewitt *et al.*, 1985). O sorbitol participa do transporte de fotoassimilados a todos os órgãos e pode ser encontrado em alguns casos na mesma concentração que a sacarose (Loescher, 1987). A maioria das espécies acumula amido sob a luz para manter uma taxa de crescimento eficiente nos períodos de escuro (Hewitt *et al.*, 1985).

Outros carboidratos solúveis podem também desempenhar um papel importante em situações estressantes, como ocorre com o transporte dos inosítois e de derivados metilados do inositol como substâncias de balanço osmótico. Verbascose, pinitol, ou quercitol são os principais exemplos dos carboidratos solúveis que neutralizam o estresse osmótico nas plantas (Bohnert *et al.*, 1995; Rontein *et al.*, 2002). Também os oligossacarídeos da família da rafinose (RFOs) são um grupo de carboidratos solúveis do galactosil-sacarose, que desempenha um número de papéis no desenvolvimento da planta. O acúmulo de RFOs é freqüentemente associada com as condições ambientais estressantes, including o frio, o calor ou a desidratação (Santarius, 1973; Hinesley *et al.*, 1992).

O Cerrado é um bioma predominante no Brasil central e apresenta uma vegetação savânica, enquanto que as sempre-verdes matas de galeria são encontradas ao longo de seus rios. É o segundo maior bioma brasileiro, após a Amazônia, e um dos “hotspots” de biodiversidade do mundo (Myers *et al.* 2000; Silva & Bates 2002). O clima da região do Cerrado é sazonal e caracterizado por um inverno seco e por um verão chuvoso.

As plantas de formações savânicas são expostas a intensidades luminosas elevadas, a altas temperaturas e a uma umidade relativa baixa durante diversos meses do ano (Franco & Lüttge, 2002). Os solos do cerrado s.s. são oxissolos profundos, bem drenados, ácidos, com saturação elevada de alumínio e baixa disponibilidade de nutrientes, como nitrogênio e fósforo (Goodland & Ferri, 1979; Haridasan, 1982). Apesar das condições adversas ao crescimento e à produtividade, as comunidades do cerrado s.s. têm uma estrutura muito complexa, com diversas espécies arbóreas endêmicas (Ratter *et al.*, 1996; Felfili *et al.*, 1998), que diferem na estrutura e

capacidade fotossintética da folha (Prado & Moraes, 1997). As árvores do cerrado apresentam características escleromórficas notáveis (Paviani, 1978), que geralmente não existem nas árvores de mata da galeria.

A fronteira cerrado-mata é marcada por uma descontinuidade da densidade de árvores e composição de espécies (Felfili & Silva-Júnior, 1992). Isto poderia ser explicado, por exemplo, pelas diferenças nutritivas do solo (Ribeiro, 1993) assim como pelas mudanças na disponibilidade de água do solo (Felfili, 1993; Joly, 1996). Por outro lado, por causa da descontinuidade da distribuição das espécies, deve-se considerar que a fronteira cerrado-mata não é determinada somente pelo ambiente, mas também deve se levar em conta que a própria composição de espécies determina se um determinado local é um cerrado ou uma mata de galeria. Isso significa que diferenças ecológicas e fisiológicas determinarão também a distribuição destes grupos de espécies. Poucas espécies ocorrem regularmente tanto no cerrado s.s. quanto na mata de galeria (Felfili & Silva-Júnior, 1992). Conseqüentemente, para se compreender a dinâmica do ecótono cerrado-mata de galeria, torna-se necessária uma compreensão das diferenças ecológicas entre os grupos funcionais do cerrado e da mata de galeria. Os grupos funcionais são definidos quando conjuntos de espécies que têm funções similares ou comparações pareadas entre dois grupos de espécies removem a variância entre os gêneros (Westoby *et al.*, 1998). O uso de pares congêneros de espécies é uma aproximação poderosa a este tipo de estudo, porque permite a independência filogenética, que é essencial para estudos comparativos (Felsenstein, 1985; Knight & Ackerly, 2002), e melhora o poder da estatística de comparação entre os grupos e têm um erro tipo I apropriado, no caso de uma grande variação entre os gêneros (Garnier, 1992; Ackerly, 2000).

Uma disponibilidade mais elevada da água conduz a um metabolismo maior de açúcares insolúveis, e, portanto, espera-se que a concentração do amido seja mais elevada nas espécies de mata e que níveis mais elevados estejam presentes na estação chuvosa. Por outro lado, por causa das condições de estresse hídrico no ambiente do cerrado, espera-se que árvores do cerrado apresentem carboidratos que agem como osmorreguladores, ao contrário das espécies de mata, que têm mais acesso aos recursos de água. Espera-se que a quantidade de açúcares solúveis seja diferente entre grupos funcionais, pois a mesma está relacionada diretamente à capacidade fotossintética.

Espera-se que a capacidade fotossintética seja mais elevada nas espécies de mata em termos de massa, o que conduz a um acúmulo mais elevado de carboidratos nesse grupo funcional.

O objetivo deste estudo é investigar se as diferentes estratégias de armazenamento de carboidratos estão relacionadas mais aos fatores filogenéticos ou aos grupos funcionais (cerrado s.s. ou mata) e para detectar como o déficit sazonal da água influencia a dinâmica dos carboidratos nos grupos analisados

4.2 Material e métodos

4.2.1 Área de estudo

Este estudo foi executado dentro da região de Cerrado que fica situada no Centro-Oeste do Brasil. As amostras de folhas foram coletadas em duas fisionomias, cerrado s.s. e na mata de galeria da FAL (Fazenda Água Limpa - UnB), uma fazenda experimental da Universidade de Brasília, e na Reserva Ecológica do IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística) perto de Brasília no Distrito Federal, Brasil. As plantas estavam situadas em dois diferentes cerrados s.s. e em duas matas de galeria distintas. A precipitação anual média na estação meteorológica do IBGE foi de 1198,4 milímetros para 2002-2004, com uma estação seca distinta de maio a setembro e a uma temperatura anual média de 22,2°C.

4.2.2 Espécies analisadas

Oito pares de espécies do cerrado - mata de galeria foram escolhidas, de acordo com a disponibilidade no local do estudo, cada par do mesmo gênero, com exceção de um par na mesma família (Tabela 1). Do par, uma espécie é uma espécie de cerrado s.s. (em um ambiente de cerrado s.s.) e a outra uma espécie de mata (em um ambiente de mata). Todos os gêneros pertencem a famílias diferentes. Para facilitar a exposição dos dados, a espécie *Psidium myrsinoides* será mostrada como a espécie de cerrado do gênero *Myrcia*, uma vez que especificamente nesse par foram usadas espécies de gêneros diferentes, mas pertencentes à mesma família. Cinco folhas maduras por árvore foram coletadas no período da manhã, por volta das nove horas, de partes do dossel

expostas à luz, de três a cinco árvores por espécies, de acordo com sua disponibilidade no campo.

Tabela 1. Espécies usadas nesse estudo e famílias botânicas respectivas.

Cerrado <i>sensu stricto</i>	Mata de galeria	Família botânica
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne	<i>Hymenaea courbaril</i> L.	Leguminosae Caesalpinoideae
<i>Byrsonima crassa</i> Niedenzu	<i>Byrsonima laxiflora</i> Griseb.	Malpighiaceae
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	<i>Myrsine ferruginea</i> Spreng	Myrsinaceae
<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lundell	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	Nyctaginaceae
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> Baker	<i>Piptocarpha macropoda</i> Baker	Compositae
<i>Vochysia thyrsoidea</i>	<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	Vochysiaceae
<i>Psidium myrsinoides</i> Berg	<i>Myrcia tomentosa</i> DC.	Myrtaceae
<i>Schefflera macrocarpa</i> Seem.	<i>Schefflera morototoni</i> Decne. & Planch.	Araliaceae

4.2.3 Métodos bioquímicos de identificação de açúcares

Folhas maduras foram coletadas e mortas imediatamente em um forno de microondas (Marur & Sodek, 1995; Popp *et al.*, 1996), secas a 70°C por 72 horas e pulverizadas em um moinho de bolas. A extração dos carboidratos solúveis foi realizada com aproximadamente 20 mg do pó fino e de uma mistura de metanol: clorofórmio: água (12: 5: 3 v/v/v), contendo 200 µg fenil β-D-glicopiranosídeo como um padrão interno, a uma temperatura de 60 °C por 30 minutos. Para a separação da fase, um volume da água foi adicionado e as amostras centrifugadas a 20.000 g por 10 minutos. As alíquotas da fase aquosa foram evaporadas a vácuo e os carboidratos foram convertidos em derivados de trimetilsilil. Os carboidratos solúveis foram separados e medidos por cromatografia de gás, como descritos por Peterbauer *et al.* (1998).

Para a determinação de amido, aproximadamente 20 mg de pó fino foi lavado com etanol para remover os açúcares solúveis, e digerido então a glicose por uma α-amilase e uma amiloglicosidase (digestão enzimática). Isto foi seguido pela análise da glicose por HPLC.

4.2.4 Análise estatística

Os resultados foram analisados com SAS Inc., executando-se uma ANOVA fatorial, com gênero como um fator aleatório e tipo funcional ou estação como um fator fixo. Para comparações entre os tipos da planta, isto é equivalente a um pareamento das espécies dentro do gênero em um teste t (Sokal & Rohlf, 1995; Hoffmann *et al.*, 2005). Para garantir as premissas da ANOVA, os dados de amido precisaram ser transformados com raiz quadrada.

4.3 Resultados e discussão

Entre grupos funcionais (cerrado *s.s.* vs. mata de galeria), a concentração de carboidratos não estruturais totais (CNE) não teve diferença significativa, à exceção do gênero *Vochysia* que apresentou uma concentração mais elevada para a espécie de mata. Entre as estações, para níveis de CNE, o gênero *Vochysia* juntamente com a espécie de cerrado *s.s.* do par de *Myrcia* apresentaram diferenças, com valores mais elevados para a estação seca (Figura 1).

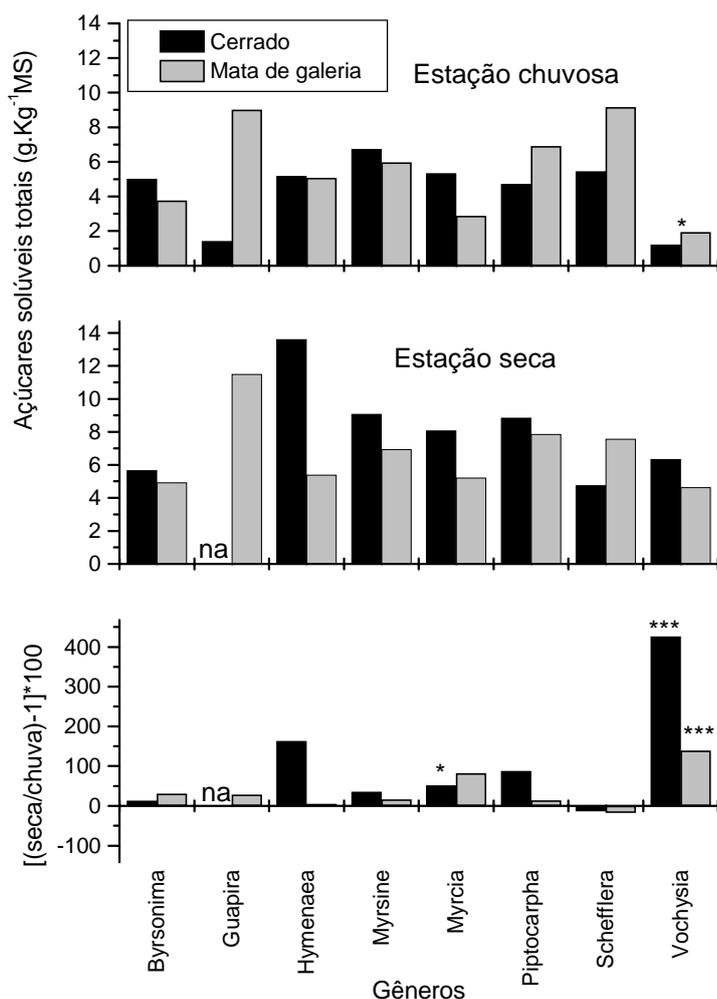


Figura 1. Comparação da concentração de açúcares. Nível de significância: * < 0.05; ** < 0.01; *** < 0.001, na = não analisado.

Os carboidratos não estruturais (CNE) podem mostrar muito da fisiologia da folha, assim como prever seu funcionamento. O amido, a glicose e a sacarose, entre outros, constituem a fração de CNE. As reservas arbóreas de carbono exibem tendências sazonais (Kramer & Kozlowski, 1979). As variações sazonais de CNE podem ser devido a mudanças ambientais, como os regimes da água. Em videiras foi evidenciado que a concentração de CNE aumentaram nos ramos com o desenvolvimento da seca sazonal em um clima tropical sazonal (Mooney *et al.* 1992). O mesmo aconteceu à espécie de *Psychotria* (Tissue & Wright, 1995). Na Nigéria, árvores de agro-matas mostraram o máximo CNE nos ramos na estação seca (Latt *et al.*, 2001). Tal aumento é

esperado porque as plantas necessitam sobreviverem a períodos estressantes (Sampson *et al.* 2001). O estresse de baixa intensidade luminosa pode também causar esse padrão. No trabalho apresentado aqui, não era evidente esta tendência, à exceção dos genera de *Vochysia*, onde a água e a luz foram os fatores que causaram as diferenças entre o bioma e as estações.

Neste estudo, em relação aos pares do cerrado s.s.-mata, detectou-se que a concentração do amido em folhas dentro de ambos os grupos funcionais apresentou o mesmo padrão em ambas as estações. Entre as estações, com poucas exceções, a concentração do amido foi mais elevada na estação chuvosa do que na estação seca (Figura 2). Durante a estação seca, devido à menor disponibilidade de água comparada à estação chuvosa, esperar-se-ia uma queda na síntese e um aumento na degradação do amido em açúcares solúveis, por causa da redução nas taxas fotossintéticas (Chaves, 1991). Isto é observado geralmente nas plantas submetidas ao estresse de seca (Chaves, 1991). Würth *et al.* (1998) encontraram um aumento no conteúdo de amido ao compararem estações secas e chuvosas em árvores de mata tropicais.

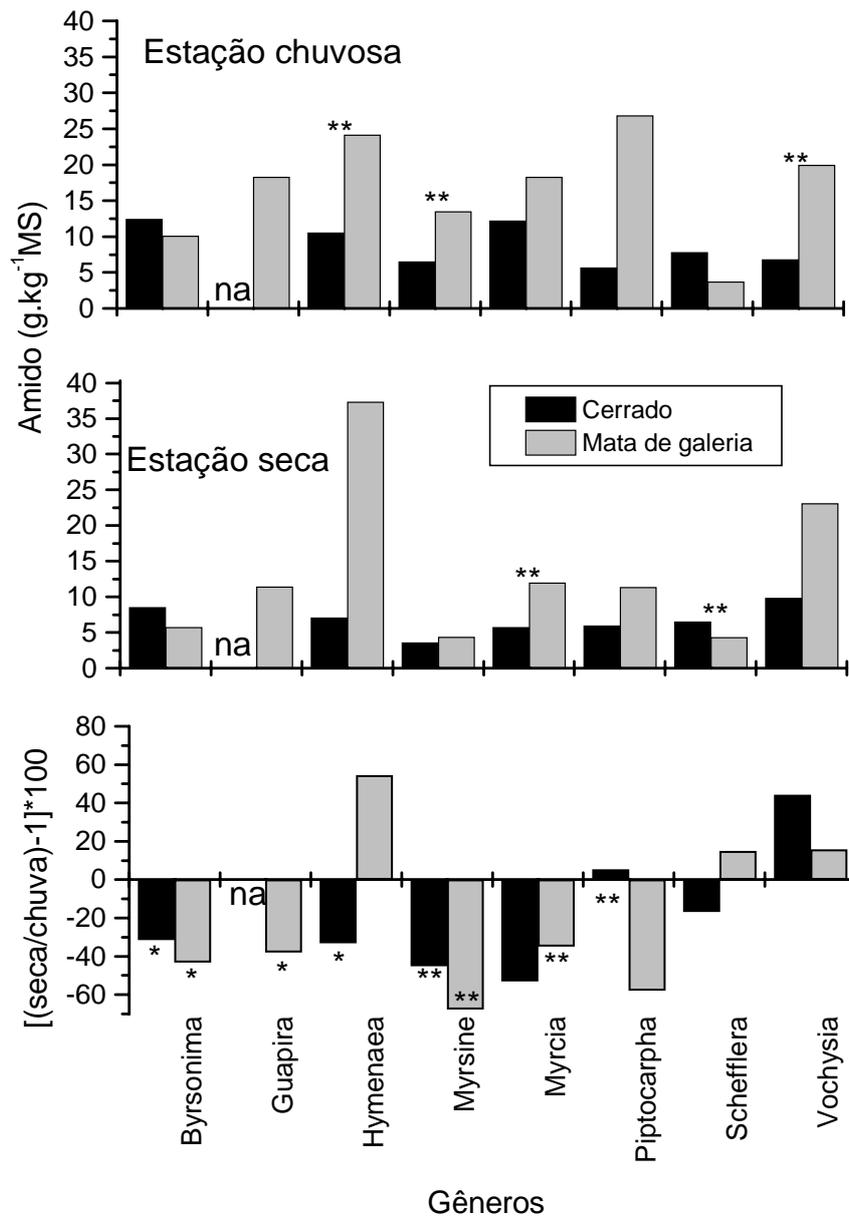


Figura 2. Comparação da concentração de amido entre fisionomias e estações. Nível de significância determinado pelo teste t: *<0,05; **<0,01; ***<0,001. na=não analisado

Embora as diferenças entre grupos funcionais tenham sido significativas somente para três pares na estação chuvosa e para dois pares na estação seca, pode ser observada uma concentração mais elevada de amido nas espécies de mata do que nas espécies de cerrado s.s.. Em termos de números, comparados aos dados de Chaves Filho

& Stacciarini-Seraphin (2001), que trabalharam com uma outra espécie do cerrado s.s., *Solanum lycocarpum*, a concentração do amido encontrada para as 16 espécies analisadas é em torno de duas vezes mais elevada.

Os açúcares solúveis totais tiveram uma concentração mais elevada no período seco, que é o oposto do encontrado para a concentração de amido. A sacarose é translocada para auxiliar no crescimento e o amido é armazenado como uma reserva a ser usada quando a fotossíntese não esteja acontecendo, ou quando a translocação é baixa (Hamond & Burton, 1983; Hewitt *et al.*, 1985). As plantas lenhosas armazenam o carbono nos períodos em que a produção de fotoassimilados excede a demanda de crescimento. Isso é essencial às plantas que crescem nas regiões com variação sazonal. Os produtos armazenados serão usados, então, durante sua estação de crescimento (Dickson, 1991). O acúmulo de carboidratos em folhas é crítico, porque mantêm as partes heterotróficas da planta.

Sacarose foi mais abundante na estação seca comparada à estação chuvosa (Figura 3). A sacarose pode ser relacionada a uma osmoproteção de maneira que a manutenção da água dentro das células seria mais elevada, quanto mais elevada for a concentração de solutos do protoplasma. Uma das estratégias empregadas por plantas para sobreviver ao estresse da seca inclui a síntese dos compostos protetores, que podem agir estabilizando as membranas e as proteínas ou mediando o ajuste osmótico (Bohnert *et al.*, 1995; Hare *et al.*, 1998; Hoekstra *et al.*, 2001). São incluídos entre estes compostos protetores a glicose, a sacarose, a rafinose, o mio-inositol e os frutanos. Marur (1999) relatou que para algumas variedades do algodão submetidos à seca, houve um ajuste osmótico em consequência do acúmulo do soluto no simplasto, com um aumento nos carboidratos redutores. Chaves Filho & Stacciarini-Seraphin (2001) encontraram em *Solanum lycocarpum* um acúmulo de solutos que tornaram mais negativo o potencial osmótico como uma resposta ao estresse da seca. Entre o cerrado s.s. e a mata da galeria, as espécies de mata mostraram quantidades mais elevadas de sacarose na estação seca, mas na estação chuvosa esse padrão não está claro.

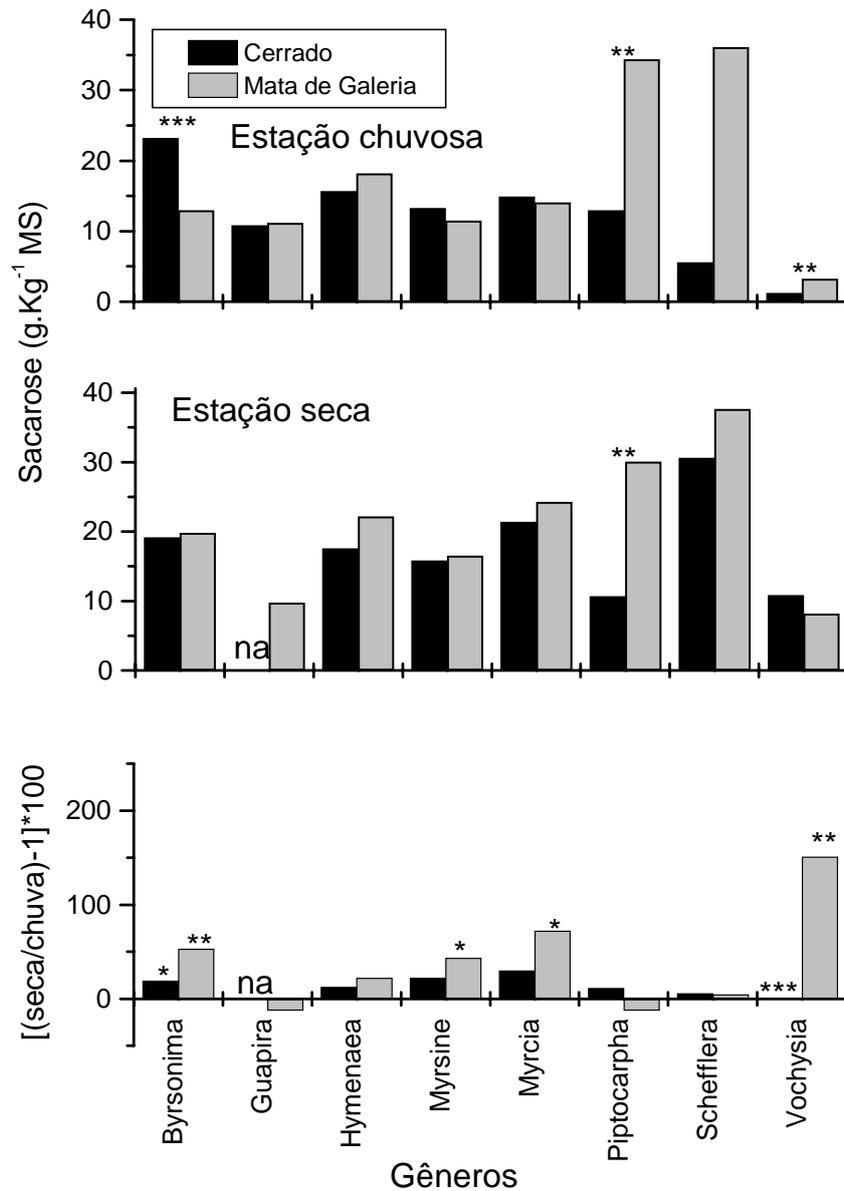


Figura 3. Comparação da concentração de sacarose entre fisionomias e estações. Nível de significância determinado pelo teste t: *<0,05; **<0,01; ***<0,001. na=não analisado

A concentração de glicose não mostra diferenças óbvias entre as fisionomias, mas as concentrações são mais elevadas na estação seca (Figura 4). A frutose teve maior concentração nas espécies do cerrado s.s. e também para a estação seca (Figura 5). Destaca-se aqui também o papel osmótico da frutose em resposta a baixa disponibilidade de água.

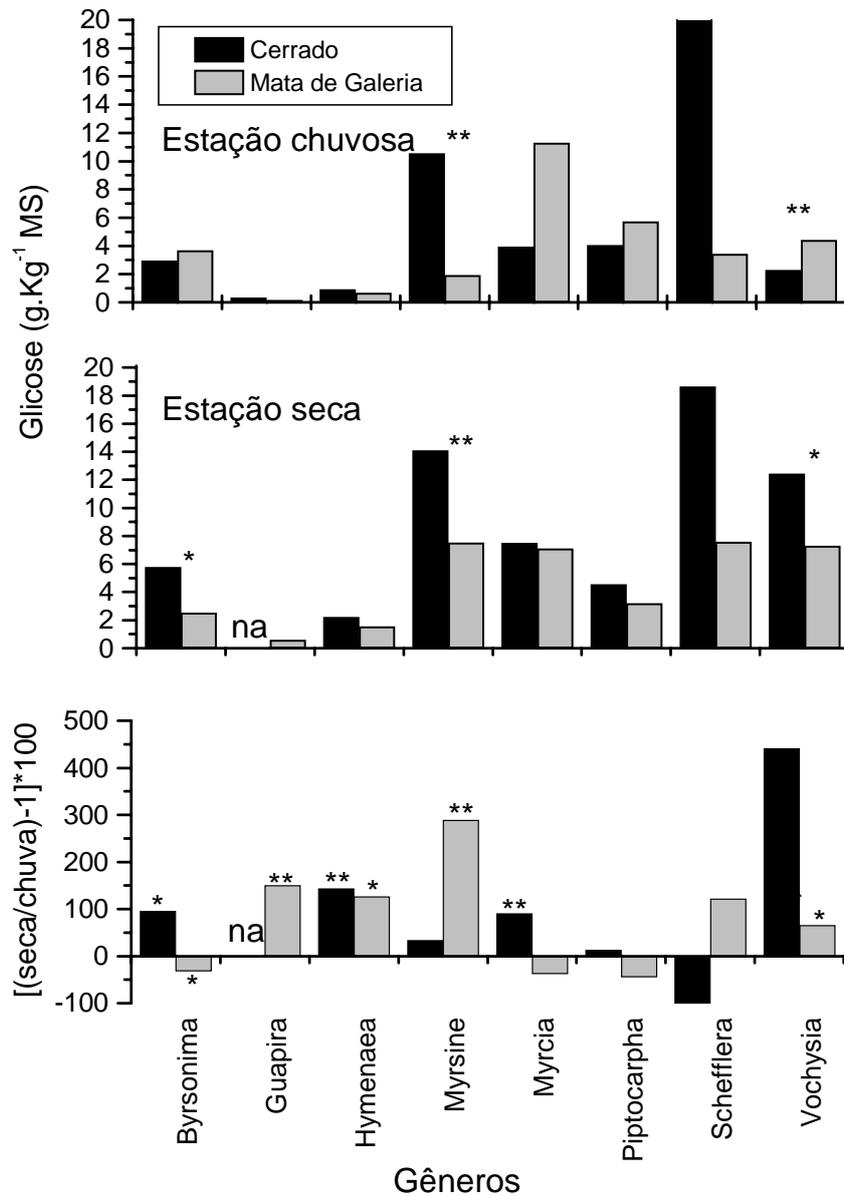


Figura 4. Comparação da concentração de glicose entre fisionomias e estações. Nível de significância determinado pelo teste t: * $<0,05$; ** $<0,01$; *** $<0,001$. na=não analisado

Amido e sacarose são os principais produtos da fotossíntese em plantas superiores, mas muitas espécies não usam o amido e a sacarose como a fonte primária de carbono, mas os sacarosiloligossacarídeos altamente solúveis, como frutanos, oligossacarídeos da família da rafinose ou polióis, como o manitol e o sorbitol (Büchi *et al.*, 1998).

A concentração do sorbitol foi baixa comparada à sacarose (aproximadamente 10%) e para duas espécies é significativamente mais alta na estação seca (Figura 5).

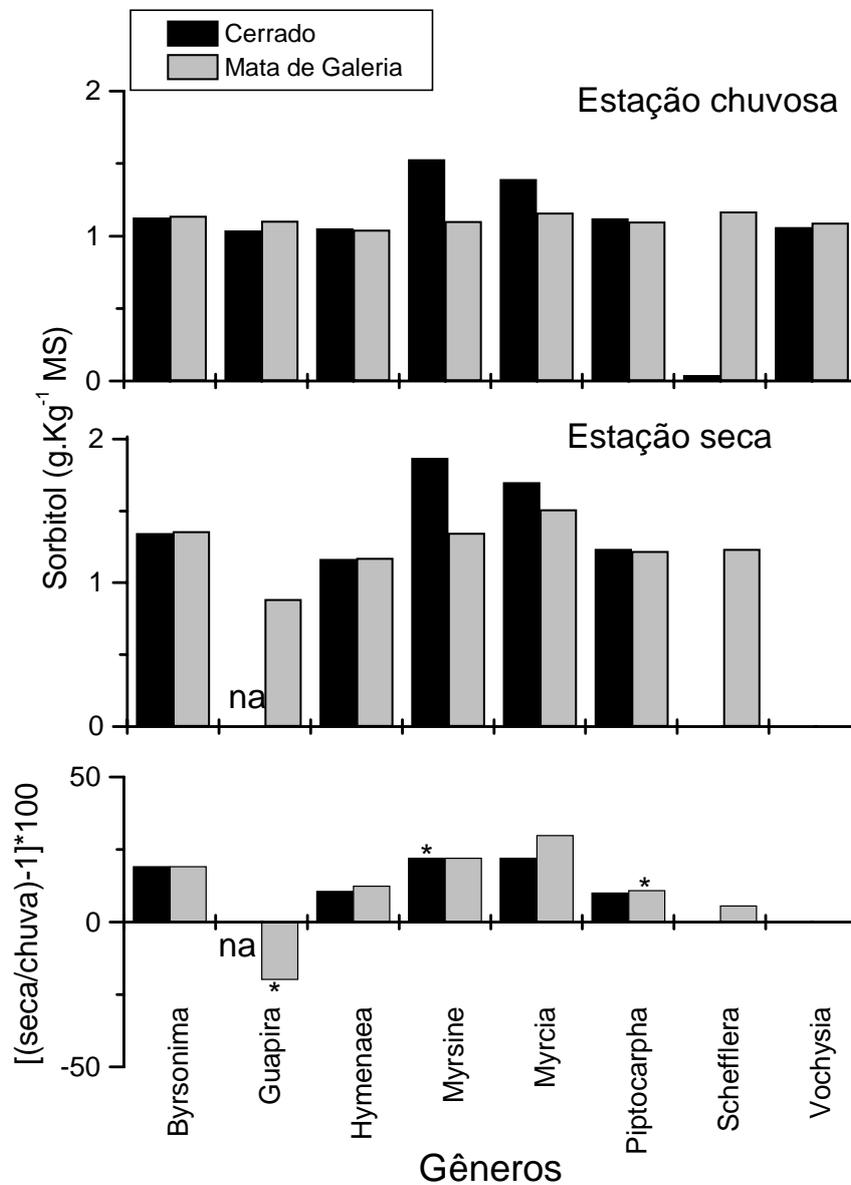


Figura 5. Comparação da concentração de sorbitol entre fisionomias e estações. Nível de significância determinado pelo teste t: *<0,05; **<0,01; ***<0,001. na=não analisado

Para a espécie de mata do gênero *Guapira* a concentração de sorbitol foi mais alta na estação chuvosa. Entre os grupos funcionais não houve diferença da concentração do sorbitol. O sorbitol é transportado a todos os órgãos e pode ser

encontrado em alguns casos na mesma concentração que a sacarose (Loescher, 1987). Aqui, a sacarose é o principal açúcar transportado.

Rafinose mostrou pouca diferença entre grupos funcionais, mas teve concentração maior no cerrado s.s. no par do gênero *Schefflera*. A concentração foi predominantemente maior na estação seca somente em espécies do cerrado s.s. (Figura 6). Os oligossacarídeos da família da rafinose (RFOs) exercem funções múltiplas nas plantas, como carboidratos de transporte no floema (Ayre *et al.*, 2003), em reservas e como crioprotetores (Sprenger e Keller, 2000; Pennycooke *et al.*, 2003). A rafinose também se acumula em tecidos vegetativos sob estresse de seca (Taji *et al.*, 2002).

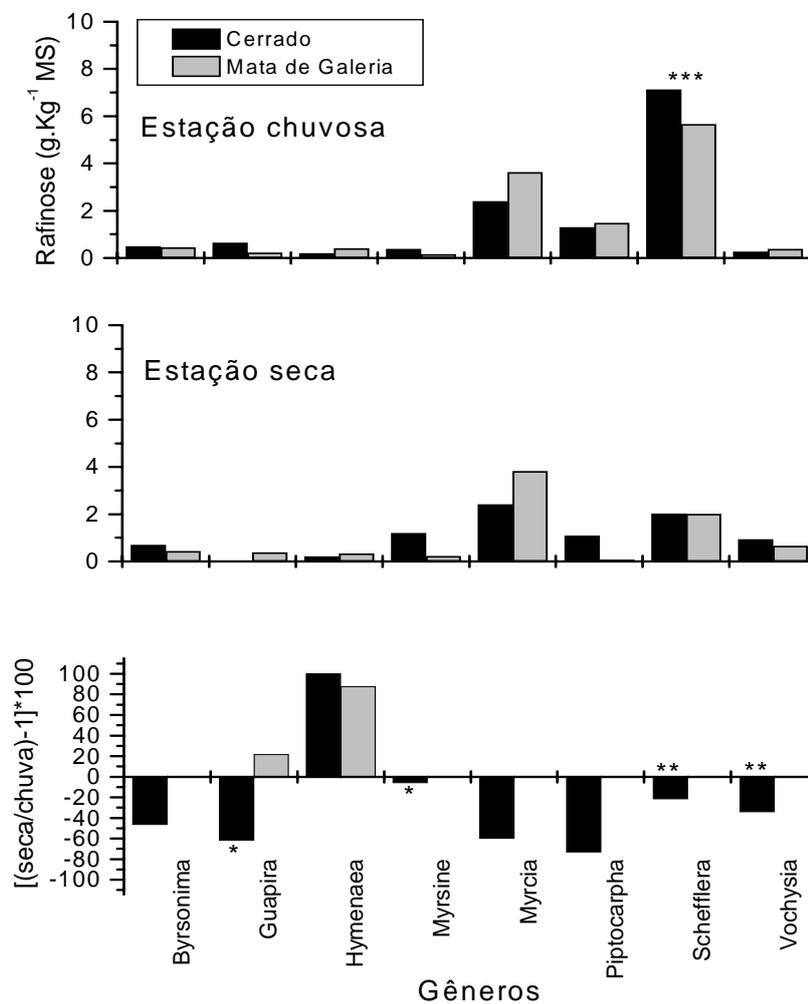


Figura 6. Comparação da concentração de rafinose entre fisionomias e estações. Nível de significância determinado pelo teste t: * $<0,05$; ** $<0,01$; *** $<0,001$. na=não analisado

Myo-inositol é encontrado em muitos tecidos de plantas superiores (Loewus *et. al.*, 1990). Podem agir como osmoprotetores e como substratos para os precursors de paredes celulares (Bohnert *et. al.*, 1995). Além disso, os resultados aqui apresentados mostram quantidades mais elevadas de myo-inositol na estação chuvosa comparada à estação seca (Figura 7). As concentrações normais nas plantas são de aproximadamente 2 a 5% dos carboidratos solúveis principais (Bieleski, Clark e Klages, 1997). Os resultados encontrados aqui mostram uma concentração de aproximadamente 10% dos carboidratos solúveis principais, que podem indicar um acúmulo grande desse açúcar. Para as fisionomias, não houve diferenças claras entre o cerrado s.s. e a mata da galeria (Figura 8).

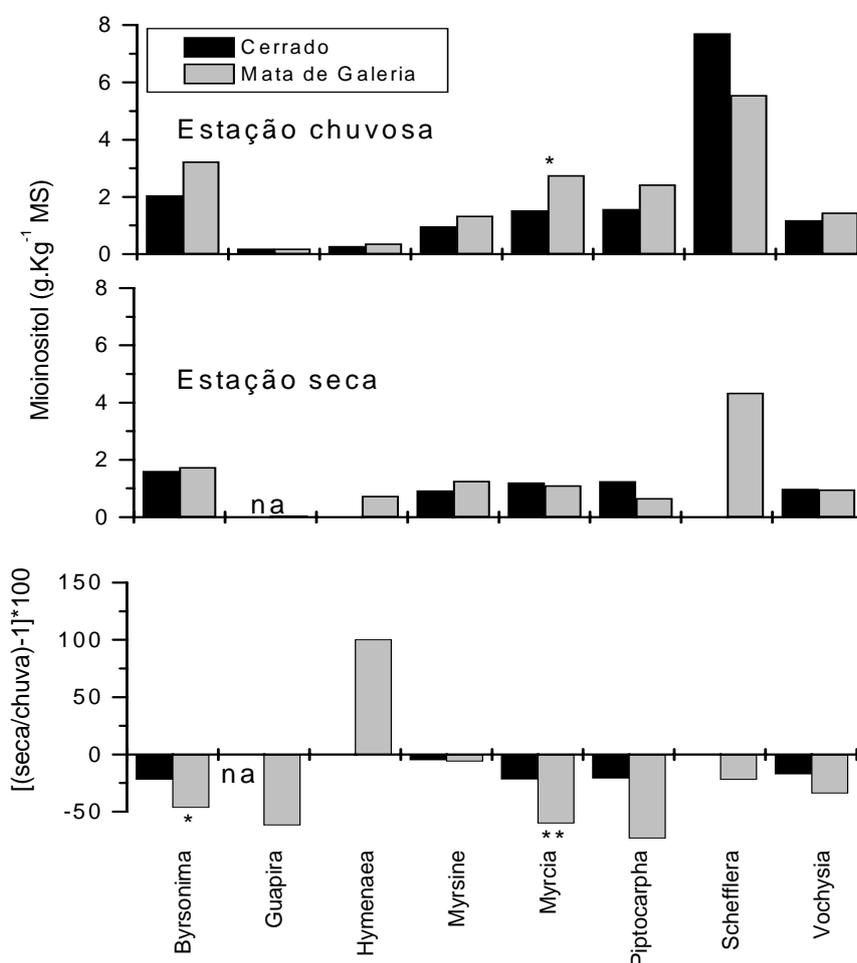


Figura 7. Comparação da concentração de mio-inositol entre fisionomias e estações. Nível de significância determinado pelo teste t: *<0,05; **<0,01; ***<0,001. na=não analisado

As quantidades de quebraquitol encontradas representaram aproximadamente 25% dos valores de quebraquitol encontrados por Hoch *et al.* (2003) e as diferenças entre os grupos funcionais e as estações não foram significativas (dados não apresentados).

Pinitol foi encontrado somente em dois dos oito generos analisados (*Guapira* e *Hymenaea*). Isso pode significar uma opção evolutiva, uma vez que para esses gêneros as concentrações de mio-inositol são as menores comparadas aos outros gêneros. As concentrações mais elevadas ocorreram na estação seca (Figura 8). O mecanismo real para o pinitol como um osmoprotetor não está ainda bem estabelecido. É possível que o pinitol seja o principal osmoprotetor nos cloroplastos e a proline no citoplasma (Ford 1984; Paul & Cockburn 1989). Ford (1984) mostrou o acúmulo de solutos nas plantas de leguminosas sujeitas ao estresse de seca, no qual houve um aumento da concentração de pinitol em resposta à seca. Prolina também se acumulou nessas plantas (Ford, 1984).

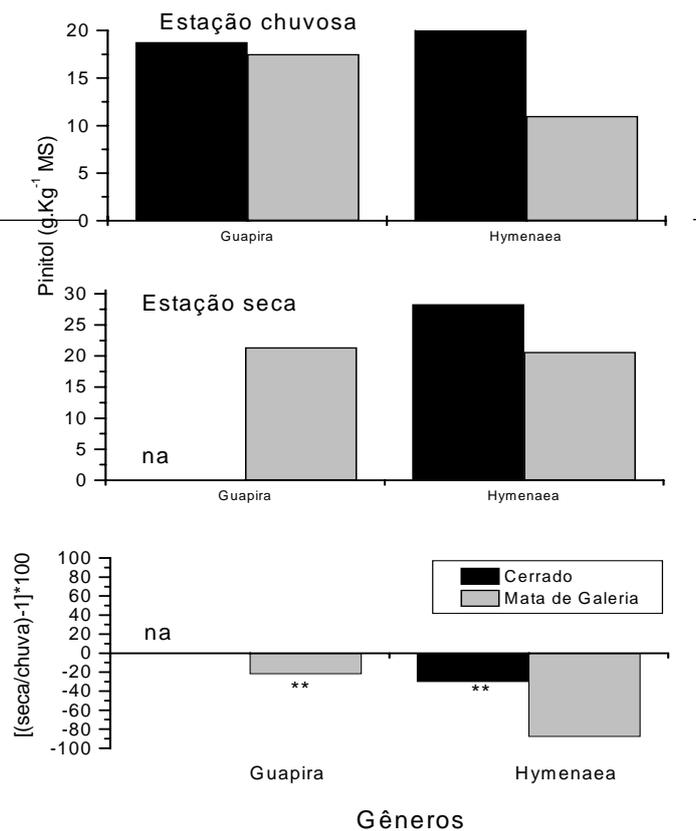


Figura 8. Comparação da concentração de pinitol entre fisionomias e estações. Nível de significância determinado pelo teste t: *<0,05; **<0,01; ***<0,001. na=não analisado

Exceto para sacarose e amido, os açúcares foram mais concentrados nas espécies de cerrado *s.s.* comparada às espécies de mata. Também, os açúcares solúveis foram concentrados mais durante a estação seca. De acordo com Kramer (1995), a seca exerce uma influência importante na concentração de carboidratos em diversas espécies. O amido é então degradado e reduzido a açúcares solúveis. A vegetação nativa do cerrado *s.s.* é não decídua na sua maioria, mas mesmo no alto da estação seca, ela não sofre dessecação (Ferri, 1980). Além disso, Alvim (1996) postulou que essas plantas são fisiologicamente adaptadas à seca sazonal. Franco (2000) mostrou respostas de plantas lenhosas a condições ambientais com mecanismos morfológicos e fisiológicos. Uma destas respostas pode estar relacionada ao conteúdo e concentração de açúcares, que podem oferecer diversas maneiras da proteção (osmoprotetores, reservas para condições adversas) para lidar com os estresses da estação seca.

As diferenças entre os grupos funcionais e as estações no que concerne aos açúcares não estruturais foram observadas em termos dos componentes e não nos termos de valores totais. Amido e sacarose apresentaram valores mais elevados nas espécies de mata comparadas às espécies de cerrado *s.s.*. Este resultado pode ser relacionado a uma disponibilidade mais elevada de água e a uma maior capacidade fotossintética desse grupo funcional em termos de massa. Entre estações, como esperado, os açúcares solúveis tiveram uma concentração mais elevada na estação seca enquanto que o amido foi mais concentrado durante a estação chuvosa. Houve, também, a presença de diversos outros açúcares, especialmente nas espécies do cerrado *s.s.* durante a estação seca. O papel desses açúcares é associado claramente com a osmoproteção, uma vez que durante a estação seca as espécies do cerrado *s.s.* têm menos disponibilidade da água do que as espécies de mata.

4.4 Referências bibliográficas

- Ackerly, D. D. 2000. *Taxon sampling, correlated evolution, and independent contrasts*. **Evolution** 54: 1480–1492.
- Alvim, P. T. 1996. *Repensando a teoria da formação dos campos cerrados*. In: **Anais do VIII Simpósio sobre o Cerrado**. p.p. 56-58 (R.C. Pereira & L.C.B. Nasser, eds). EMBRAPA/CPAC, Brasília.

- Ayre, B. G.; Keller, F.; Turgeon, R. 2003. *Symplastic Continuity between Companion Cells and the Translocation Stream: Long-Distance Transport Is Controlled by Retention and Retrieval Mechanisms in the Phloem*. **Plant Physiol.** **131**: 1518-1528
- Baker, J. T.; Allen, L. H. Jr.; Boote, K. J.; Jones, P.; Jones, J. W. 1989. *Response of soybean to air temperature and carbon dioxide concentration*. **Crop Sci.** **29**: 98-105.
- Bialeski, R. L.; Clark, C. J.; Klages, K.U. 1997. *Identification of myo-inositol as a major carbohydrate in kiwifruit, Actinidia deliciosa* **Phytochemistry.** **46(1)**: 51-55
- Bohnert, H. J.; Nelson, D. E.; Jensen, R. G. 1995. *Adaptations to environmental stresses*. **Plant Cell.** **7**: 1099-1111.
- Bowes, G. 1991. *Growth at elevated CO₂: photosynthetic responses mediated through Rubisco*. **Plant Cell Environ.** **14**: 795-806.
- Büchi R.; Bachmann M.; Keller F. 1998. *Carbohydrate metabolism in source leaves of sweet basil (Ocimum basilicum L.), a starch-storing and stachyose-translocating labiate*. **J. Plant Physiol.** **153**: 308-315
- Chaves F.; Jales T.; Stacciarini-Seraphin E. 2001. *Alteração no potencial osmótico e teor de carboidratos solúveis em plantas jovens de lobeira (Solanum lycocarpum St.-Hil.) em resposta ao estresse hídrico*. **Revista Brasileira de Botânica** **24(2)**: 199-204
- Chaves, M. M. 1991. *Effects of water deficits on carbon assimilation*. **J. of Exper. Bot.**, **42(234)**:1-16.
- Dickson, R. E. 1991. *Episodic growth and carbon physiology in northern red oak*. Pp. 117-124. In: S. B. Laursen and J. F. DeBoe (editors). The oak resource in the Upper Midwest: implications for management. Conference proceedings, Saint Mary's College, Winona, Minnesota, 3-6 June 1991. Publication number NR-BU-5663-S. Minnesota Extension Service, University of Minnesota, Saint Paul, Minnesota, USA.
- Felfili, J. M.; Silva Junior, M. C. 1992. *Floristic composition, phytosociology and comparison of cerrado and gallery forest at Fazenda Água Limpa, Federal District, Brazil*. In: Furley, P. A.; Proctor, J. A. & Ratter, J. A. (Eds.). **Nature and dynamics of forest-savanna boundaries**: 393-415. Chapman and Hall. London.
- Felfili, J. M.; Silva Junior, M. C.; Filgueiras, T. S.; Nogueira, P. E. 1998. *A comparative study of cerrado (sensu stricto) vegetation in Central Brazil*. **Ci. Cult.**, **50**: 237-243.
- Felsenstein, J. 1985. *Phylogenies and the comparative method*. **Am. Natural.**, **125**: 1-15.

- Ferri, M.G. 1980. *Breve histórico das mais importantes linhas de pesquisa no cerrado. In Cerrado: Uso e Manejo*. P.p. 27-35 (D. Marchetti & A.D. Machado, eds.). Editerra, Brasília.
- Flore, J. A; Layne D. R. 1999. *Photoassimilate production and distribution in cherry. Hort. Science* **34(6)**:1015-1019.
- Ford, C. W. 1984. *Accumulation of low molecular weight solutes in water-stressed tropical legumes. Phytochemistry*. **23(5)**: 1007-1015.
- Franco, A. C. 2000. *Water and light use strategies by cerrado woody plants. In: Tópicos atuais em botânica*. P.p. 292-298. (Cavalcanti, T. B.; Walter B. M. T., coords.) SBB, EMBRAPA/CPAC, Brasília.
- Franco, A. C.; Lüttge, U. 2002. *Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. Oecol.*, **131**: 356-365.
- Garnier, E. 1992. *Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species. J. of Ecol.*, **80**: 665-675.
- Gifford, R. M. 1992. *Interaction of carbon dioxide with growth-limiting environmental factors in vegetation productivity: implications for the global carbon cycle. Advances in Bioclimatology* **1**: 24-58.
- Goodland, R.; Ferri, M. G. 1979. *Ecologia do Cerrado*. EDUSP. São Paulo.
- Hammond, J. Z.; Burton, K. S. *Leaf starch metabolism during the growth of pepper (Capsicum annuum) plants. Plant Physiol.* **73**: 61-65, 1983.
- Hare P. D.; Cress W. A.; Van Staden J. 1998. *Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress. Plant Cell Envir.* **21**: 535-553.
- Hewitt, J. D.; Casey, L. L.; Zobel, R. W. 1985. *Effect of day length and night temperature on starch accumulation and degradation in soybean. Ann. Bot.* **56**: **513-522**.
- Hinesley, L. E., Pharr, D. M., Snelling, L. K.; Funderburk, S. R. 1992. *Foliar raffinose and sucrose in four conifer species: Relationship to seasonal temperature. J. Am. Soc. Hortic. Sci.* **117**:852-855.
- Hoch, G.; Richter, A.; Körner, Ch. 2003. *Non-structural carbo-compounds in temperate forest trees. Plant, Cell and Environment*, **26**: 1067-1081.
- Hoekstra, F. A.; Golovina, E. A.; Buitink, J. 2001. *Mechanisms of plant desiccation tolerance. Trends Plant Sci.*, **6**: 431-438.
- Jang, J. C.; Sheen, J. 1994. *Sugar sensing in higher plants. Plant Cell* **6**: 1665-1679.

- Joly, C. A. 1996. *The role of oxygen diffusion to the root system on the flooding tolerance of Brazilian trees*. **Revista Brasileira de Biologia**. **56**: 375-382.
- Knight C. A.; Ackerly D. D. 2002. *An ecological and evolutionary analysis of photosynthetic thermotolerance using the temperature-dependent increase in fluorescence*. **Oecologia** **130**: 505–514.
- Kramer, P. J.; Boyer, J. S. 1995. *Water relations of plants and soils*. Academic Press, Inc., San Diego, CA.
- Kramer, P. J.; Kozlowski T. 1979. *Physiology of woody plants*. New York, **Academic Press**. **811 pp**.
- Loescher, W. H. 1987. *Physiology and metabolism of sugar alcohols in higher plants*. **Physiologia Plantarum** **70**: 553–557.
- Loewus, F. A.; Everard, J. D.; Young, K. A. 1990. *In: Inositol Metabolism in Plants* (Morre, D. J.; Boss, W. F.; Loewus, F. A. eds.). P.p. 21–45, Wiley–Liss, New York
- Longmann, S. P. 1991. *Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO₂ concentrations. Has its importance been underestimated? - Opinion*. **Plant Cell and Environment** **14**: 729-739.
- Marur, C. J. 1999. *Curvas pressão-volume e expansão foliar em cultivares de algodoeiro submetidos a déficit hídrico*. **Scientia Agricola** **56**: 563-569.
- Marur C. J.; Sodek L. 1995. *Microwave drying of plant material for biochemical analysis*. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, **7**: 111-114.
- Myers A. M.; Morell M. K.; James M. G.; Ball S. G. 2000. *Recent progress toward understanding the biosynthesis of the amylopectin crystal*. **Plant Physiology**, **122**: 989–997.
- Niinemets, Ü.; Kull, O. 1998. *Stoichiometry of foliar carbon constituents varies along light gradients in temperate woody canopies: implications for foliage morphological plasticity*. **Tree Physiol.**, **18**: 467-479.
- Paul, M. J.; Cockburn W. 1989. *Pinitol, a Compatible Solute in Mesembryanthemum crystallinum L.* *Journal of Experimental Botany*, 40(10): 1093-1098
- Pennycooke J. C.; Jones M. L.; Stushnoff C. 2003. *Down-regulating α -galactosidase enhances freezing tolerance in transgenic petunia*. **Plant Physiol** **133**: 901–909
- Peterbauer, T.; Puschenreiter, M.; Richter, A. 1998. *Metabolism of galactosylononitol in seeds of Vigna umbellata*. **Plant and Cell Physiology** **39**: 334-341.

- Popp, M.; Lied, W.; Meyer, A. J.; Richter, A.; Schiller, P.; Schwitte, H. 1996. *Sample preservation for determination of organic compounds: microwave versus freeze-drying*. **Journal of Experimental Botany**, 47 (303):1469-1473.
- Prado, C. H. B. A.; Moraes, J. A. P. V. 1997. *Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions*. **Photosynthetica** 33:103-112.
- Ratter, J. A.; Bridgewater, S.; Atkinson, R.; Ribeiro, J. F. 1996. *Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation II. Comparison of the woody vegetation of 98 areas*. **Edinb J Bot.**, 53: 153-180.
- Ribeiro, J. F. 1993. *Comparação da concentração de nutrientes na vegetação arbórea e nos solos de um cerrado e um cerradão no Distrito Federal, Brasil. Tese de Mestrado*. Departamento de Biologia Vegetal, Universidade de Brasília, Brasília.
- Rontein, D.; Basset, G.; Hanson, A. D. 2002. *Metabolic engineering of osmoprotectants accumulation in plants*. **Metab. Engineer.** 4:49-56.
- Sampson, D. A.; Johnsen K. H.; Ludivici K. H.; Albaugh, T.J. 2001. *Stand-scale correspondence in empirical and simulated labile carbohydrates in loblolly pine*. **For. Sci.** 47:60–68.
- Santarius K. A. 1973. *The protective effect of sugars on chloroplast membranes during temperature and water stress and its relationship to frost, desiccation and heat resistance*. **Planta** 113: 105-114
- Sarmiento, G. 1984. *The ecology of neotropical savannas*. **Harvard University Press**, Cambridge.
- Silva Junior, M. C., Bates J. M. 2002. *Biogeographic patterns and conservation in the South American cerrado: a tropical savanna hotspot*. **BioScience** 52: 225-233
- Smith, J. M. B.; Guyer, I. J. 1983. *Rain forest – eucalypt forest interactions and the relevance of the biological nomad concept*. **Australian Journal of Ecology** 8: 55-62.
- Sprenger N.; Keller F. (2000) *Allocation of raffinose family oligosaccharides to transport and storage pools in: the roles of two distinct galactinol synthases*. **Plant J.** 21: 249-258
- Stitt, M. 1991. *Rising CO₂ levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells*. **Plant, Cell Environ.** 14: 741-762.
- Taji T.; Ohsumi C.; Iuchi S.; Seki M.; Kasuga M.; Kobayashi M.; Yamaguchi-Shinozaki K.; Shinozaki K. 2002. *Important roles of drought- and cold-inducible genes for galactinol synthase in stress tolerance in Arabidopsis thaliana*. **The Plant Journal** 29: 417–426.

- Tissue, D. T.; Wright, S. J. 1995. *Effect of seasonal water availability on phenology and the annual shoot carbohydrate cycle of tropical forest shrubs*. **Functional Ecology** **9**: 518-527
- Tyree, M. T.; Alexander, J. D. 1993. *Plant water relations and the effects of elevated CO₂: A review and suggestions for future research*. **Vegetatio** **104/105**: 47-62.
- Westoby, M.; Cunningham, S. A.; Fonseca, C.; Overton, J.; Wright, I. J. 1998. *Phylogeny and variation in light capture area deployed per unit investment in leaves: designs for selecting study species with a view to generalizing*. **Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants** (eds Lambers, H.; Poorter H.; van Vuuren, M. M. I.). Pp. 539–566. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Woodrow I. E. 1994. *Optimal acclimation of the C₃ photosynthetic system under enhanced CO₂*. **Photosynth. Res.** **39**: 401–412.
- Würth M. *et al.* 1998. *In situ responses to elevated CO₂ in tropical forest understory plants*. **Funct. Ecol.** **12**: 886-895

-CAPÍTULO V-

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Em termos de anatomia foliar existe uma clara separação entre os grupos funcionais de cerrado *s.s.* e mata de galeria. Existe uma clara tendência a espessuras maiores para os diferentes tecidos foliares nas espécies de cerrado *s.s.* comparadas às espécies de mata de galeria. As espessuras da cutícula, epiderme e mesofilo foram, em geral, maiores para as espécies do cerrado *s.s.* Tais dados são confirmados pelas medidas de área foliar específica, que foram maiores nas espécies de mata de galeria.

Espécies crescidas em seus ambientes naturais (cerrado *s.s.* e mata de galeria) e também crescidas lado a lado em uma área de cerrado *s.s.* apresentaram padrões semelhantes quanto aos parâmetros analisados (espessura foliar, epidérmica e cuticular).

De maneira geral observa-se que o grupo funcional de cerrado *s.s.* apresenta uma maior capacidade fotossintética em termos de área (A_m) comparada ao grupo de mata de galeria, o que também está de acordo com as observações anatômicas e os maiores valores de clorofila e nitrogênio por unidade de área. Os padrões da atividade da rubisco foram similares aos obtidos para a assimilação de carbono, embora as duas variáveis não sejam significativamente correlacionadas. Entretanto, não houve um padrão claro na condutância estomática entre os grupos funcionais na estação chuvosa, na qual pode-se observar condutâncias estomáticas maiores na espécie de mata ou na espécie de cerrado *s.s.* dentro de cada par.

Os dados de transpiração mostram seis dos oito pares de espécies apresentaram taxas maiores de transpiração para espécies de cerrado, consistente com os maiores valores médios da área transversal do metaxilema para este grupo funcional, que sugere uma maior capacidade e facilidade de transporte de água.

Foi observado um efeito da sazonalidade tanto para as espécies de cerrado *s.s.* quanto para as de mata de galeria, onde a capacidade fotossintética é maior na estação chuvosa comparada à estação seca. Entre as estações, os dados de atividade da rubisco não corresponderam aos dados de capacidade fotossintética uma vez que, predominantemente, os valores foram maiores na estação seca.

As diferenças entre os grupos funcionais e as estações no que concerne aos açúcares não estruturais foram observadas em termos dos componentes e não nos termos de valores totais, sendo que para as espécies de cerrado as concentrações de açúcares que poderiam agir como osmoprotetores foram maiores em relação às espécies de mata. Pinitol é um exemplo desse tipo de açúcar e foi encontrado em grandes quantidades em dois dos oito gêneros estudados. Para todas as espécies, sacarose e amido foram os açúcares encontrados em maior concentração.

Os valores de δC^{13} foram predominantemente mais negativos nas espécies de mata quando comparado às espécies de cerrado *s.s.* Isto sugeriria uma eficiência mais elevada do uso da água (EUA) das espécies do cerrado *s.s.*

Com relação aos valores de A_{max} entre estações, a estação chuvosa mostrou, para 10 das 14 espécies medidas nas duas épocas, valores significativamente mais elevados do que a estação seca. De fato, a condutância estomática foi mais baixa em todas as espécies na estação seca comparada à estação chuvosa.

Entre as espécies analisadas observa-se que em termos anatômicos existe a formação clara de grupos funcionais de cerrado *s.s.* e mata de galeria. Para os níveis bioquímico e fisiológico tal tendência é também observada, embora os padrões não estejam tão claros quanto no nível anatômico.