



**SABRINA LATANSIO COSTA RIBEIRO**

**Dinâmica sazonal das trocas gasosas e do potencial hídrico em  
espécies arbóreas de um Cerrado *sensu stricto* na  
Gleba Pé-de-Gigante, P.E. Vassununga, SP.**

Dissertação apresentada ao Instituto de Botânica da  
Secretaria do Meio Ambiente de São Paulo, como  
parte dos requisitos exigidos para obtenção do título  
de MESTRE em BIODIVERSIDADE VEGETAL E  
MEIO AMBIENTE, Área de Conservação: Plantas  
vasculares em Análises Ambientais.

SÃO PAULO - SP  
2007

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

**SABRINA LATANSIO COSTA RIBEIRO**

**Dinâmica sazonal das trocas gasosas e do potencial hídrico em  
espécies arbóreas de um Cerrado *sensu stricto* na  
Gleba Pé-de-Gigante, P.E. Vassununga, SP.**

Dissertação apresentada ao Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente de São Paulo, como parte dos requisitos exigidos para obtenção do título de MESTRE em BIODIVERSIDADE VEGETAL E MEIO AMBIENTE, Área de Concentração: Plantas Vasculares em Análises Ambientais.

**ORIENTADOR: DR. MARCOS PEREIRA MARINHO AIDAR**

Ficha Catalográfica elaborada pela Seção de Biblioteca do Instituto de Botânica:

Ribeiro, Sabrina Latansio Costa

R484d Dinâmica sazonal das trocas gasosas e do potencial hídrico em espécies arbóreas de um Cerrado *sensu stricto* na Gleba Pé-de-Gigante, P.E. Vassununga, SP / Sabrina Latansio Costa Ribeiro -- São Paulo, 2007.  
134 p. il.

Dissertação (Mestrado) -- Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente, 2007  
Bibliografia.

1. Fotossíntese. 2. Cerrado. 3. Sazonalidade. I. Título

CDU 581.132

*Dedico esse trabalho aos meus pais,*

*Altamirando da Costa Ribeiro e*

*Lílian Cristina Latansio*

*e aos sagrados e sábios angicos!*

*“ O que a natureza está dizendo há a nossa volta,  
no espaço entre nossos átomos  
que permeia cada pensamento?  
O mesmo sopro, o mesmo  
murmúrio silencioso correndo  
por todas as células.  
É o ritmo da vida, chamando a cada um  
de nós com gentil insistência.”  
(Deepak Chopra)*

## **Agradecimentos**

Agradeço ao meu orientador e amigo Dr. Marcos Pereira Marinho Aidar, primeiramente pelo convite para desenvolver esse trabalho nesse Cerrado tão maravilhoso e especial que é o Pé-de-Gigante, por apostar na minha capacidade, desafiar meus limites e com isso me permitir enxergar o mundo científico de forma tão linda e tão interessante, por fazer sempre o possível para me oferecer todos os meios e estruturas necessários no desenvolvimento desse trabalho do início ao fim, pela valiosa orientação, e também pelos ensinamentos em todas as áreas de minha vida. Por ser um exemplo de pessoa e de profissional, pela confiança, honestidade, dedicação, apoio e principalmente por compartilhar comigo essa experiência tão mágica e singular com os angicos.

Aos meus pais, meus maiores amigos, meus amores e minha inspiração, por terem feito tudo que estava ao alcance para me ajudar sempre, por me encaminharem na vida com tanto carinho e paciência, respeito e valores. Agradeço-os por me ensinarem, me corrigirem, me incentivarem, me acalmarem. Por me amarem e por se amarem tanto, pelas irmãs tão queridas que me deram, por serem maravilhosos, grandiosos, espetaculares, lindos, e por tudo isso, serem um exemplo para mim. Eu os venero de verdade!

Especialmente ao meu pai por me mostrar o caminho e me fazer entender as razões de sua importância e à minha mãe por me ensinar a segui-lo sempre com o coração, paixão e persistência.

À Profa. Dra. Elenice de Cássia Conforto por me iniciar no meio científico possibilitando que todo esse trabalho fosse possível hoje, pelo grande apoio e amizade desde o início de minha Graduação, por acreditar no meu potencial me incentivando sempre e compartilhando minhas conquistas como uma grande mãe, sua participação na minha vida sempre será de grande importância, você é muito especial para mim.

À minha grande amiga Giseli Areias Nóbrega, pelas conversas, pela companhia constante, pelas discussões e teimosias que sempre me ensinam, por compartilhar sempre comigo os momentos difíceis e comemorar as conquistas, sua amizade é muito valiosa e sincera, nunca se esqueça de que tê-la perto de mim torna minha vida mais feliz e muito mais prazerosa.

Às minhas grandes amigas e companheiras de quarto, Bárbara M. O. Guido, Fernanda Karstedt e Maria Isabel T. de Moura Guimarães, por compartilharem comigo grandes momentos, por me ajudarem profissional e emocionalmente, pelos valiosos conselhos e por tornar minha vida mais leve, vocês estão guardadas no meu coração.

Agradeço ao Instituto de Botânica de São Paulo, especialmente às coordenadoras da pós-graduação Dr<sup>a</sup>. Sonia M. C. Dietrich e Dr<sup>a</sup>. Solange C. Mazzoni-Viveiros, por toda dedicação e conquistas que realizaram pela pós-graduação.

A toda a Seção de Fisiologia e Bioquímica de Plantas pela disponibilidade do espaço e equipamentos para o desenvolvimento do meu trabalho, assim como a todos os colegas que nela desenvolvem os seus trabalhos, com os quais sempre aprendi muito.

À FAPESP pela Bolsa concedida e ao Programa BIOTA/FAPESP pelo financiamento.

Ao Dr. Humberto Ribeiro da Rocha por me abrir as portas da meteorologia e as escadas das torres de carbono, e pelo interesse nas janelas ecofisiológicas, que me permitiu enxergar uma abordagem completamente nova e interessante.

À Heverton José Ribeiro, chefe do Parque estadual de Vassununga por todas as facilidades, pelo interesse no meu trabalho e por toda ajuda na infra-estrutura e ao Instituto Florestal que autorizou a realização desse trabalho.

Aos meus grandes ajudantes de campo, Waldonésio Borges Nascimento e Antônio Crema, pela enorme colaboração nas coletas e na resolução dos problemas técnicos com tanta prontidão e bom humor, e também pela agradável companhia nos longos dias quentes do Cerrado Pé-de-Gigante, dias que já sinto saudades!

À todos que participaram em alguma expedição de campo comigo, compartilhando descobertas e muitas risadas ou mesmo se aventuraram na instalação dos andaimes: Ana Cláudia (Saci), Carlão, César, Dariuz, Emerson, Fabinho, Fê Macedo, Gi, João (Belê), Juliane, Ligo, Lú Colleta, Maraba (actívia), Marcelo, Maria Cláudia, Marina, Osvaldo e Pedro carioca.

À Juliana A. S. Penha (Jú) pelo grande sacrifício nas moagens e por aparecer em boa hora.



Ao Tomás F. Domingues pelas boas idéias, ajuda em campo e discussões metodológicas, e principalmente por ceder sua planilha de ajuste de curvas e me ensinar a usá-la e entendê-la, foi essencial sua colaboração.

Aos esforçados Eduardo (Duda), Helber C. de Freitas, Jonathan D. Tatsch e Rafael N. Tannus, por manter o funcionamento da torre e por todas as ajudas técnicas, que não foram poucas!

À Seção de Anatomia Vegetal pelo auxílio nas análises de anatomia foliar, em especial à Dr<sup>a</sup>. Solange C. Mazzoni-Viveiros, à doutoranda Elisa Mitsuko Aoyama (“a garota micrótomo”) e à mestranda Diana Rasquinha, que possibilitaram essa parte do trabalho.

Aos Pesquisadores que tanto contribuíram para meus conhecimentos com seus ensinamentos nas Disciplinas cursadas: Dr<sup>a</sup>. Agnes E. Luchi, Dr. André Mantovani, Dr. Emerson A. da Silva, Dr. Humberto R. da Rocha, Dr. Marcos A. S. Tiné, Dr. Marcos S. Buckeridge, Dr. Marcos P. M. Aidar, Dr<sup>a</sup>. Regina M. de Moraes e Dr<sup>a</sup>. Solange C. Mazzoni-Viveiros.

Ao Prof. Dr. Orivaldo Brunini (IAC/Campinas) pelo empréstimo da Câmara de Pressão (Scholander) e ao Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly (IB/UNICAMP) pelo empréstimo do Paquímetro digital.

À grande família alojamento que esteve comigo em muitos momentos, trocando experiências, rindo e chorando, por serem em parte responsáveis por essa conquista. Por serem únicos e me ensinarem tantas coisas: Adriano A. Spielmann, Angélica P. P. Barbero, Angélica C. R. da Rocha, Berta Lúcia P. Villagra, Cristiane de A. Nascimento, Daniella Vinha, Eduardo C. Gasparino, Fernanda Ferrari, Juçara Bordin, Kleber R. de Souza, Luciana J. Gimenes, Luciana da Silva Canêz, Milton F. N. Martins, Patrícia Jungbluth, Priscila da Silva, Rafael B. Louzada, Sandra V. Costa e Thaís T. de Lima.

Às colegas que já não estão no alojamento e que deixaram saudades, Aline (Mamão), Andréa Araújo, Luciane Crossetti e Bárbara M. Fonseca, por terem me propiciado muitas alegrias. E especialmente à Josimara Rondon pelas companhias e prontidão em ajudar sempre.

## Índice

Abreviaturas .....	iii
Resumo .....	iv
Abstract .....	v
1. Introdução .....	01
2. Objetivos .....	14
3. Material e Métodos .....	15
3.1. Área de estudo .....	15
3.1.1. Histórico .....	15
3.1.2. Caracterização .....	15
3.1.3. Balanço hídrico .....	19
3.2. Seleção de espécies .....	21
3.3. Seleção de indivíduos .....	24
3.4. Potencial hídrico ( $\psi$ ) e Conteúdo relativo de água (CRA) .....	24
3.5. Área foliar específica (AFE) .....	25
3.6. Fotossíntese .....	26
3.6.1. Caracterização das trocas gasosas .....	26
3.6.2. Fluorescência da clorofila <i>a</i> .....	28
3.7. Anatomia foliar .....	29
3.8. Espessura foliar .....	29
3.9. Análises Estatísticas .....	29
4. Resultados .....	30
4.1. Relações hídricas .....	30
4.1.1. Potencial hídrico foliar ( $\psi$ ) .....	30
4.1.2. Conteúdo relativo de água foliar (CRA) .....	32
4.2. Características foliares .....	35

4.2.1. Área foliar específica (AFE) .....	35
4.2.2. Anatomia foliar .....	36
4.3. Fotossíntese .....	38
4.3.1. Trocas gasosas .....	38
4.3.1.1. Andamento diário das trocas gasosas .....	38
4.3.1.2. Curvas de luz (A x RFA) .....	45
4.3.2. Fluorescência da clorofila <i>a</i> .....	55
4.3.3. Assimilação fotossintética potencial anual das espécies do ecossistema .....	56
5. Discussão .....	58
6. Conclusões .....	74
7. Referências bibliográficas .....	76
Anexo I .....	97

**Abreviaturas**

**$\psi$**  – Potencial hídrico foliar (MPa)

**CRA** – Conteúdo relativo de água foliar (%)

**AFE** – Área foliar específica ( $\text{m}^2 \text{Kg}^{-1}$ )

**A** – assimilação fotossintética líquida por área foliar ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

**$A_{\text{max}}$**  – assimilação fotossintética líquida máxima por área foliar ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

**$A_{\text{mass}}$**  – assimilação fotossintética líquida máxima por massa foliar ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{Kg}^{-1} \text{s}^{-1}$ )

**RFA** – radiação fotossinteticamente ativa ( $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

**$RFA_{\text{sat}}$**  – radiação fotossinteticamente ativa na saturação da fotossíntese ( $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

**E** – transpiração foliar ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

**$E_{\text{max}}$**  – transpiração foliar correspondente ao  $A_{\text{max}}$  ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

**gs** – condutância estomática ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

**$gs_{\text{max}}$**  – condutância estomática correspondente ao  $A_{\text{max}}$  ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

**EUA** – eficiência do uso da água ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ )

**$T_{\text{foliar}}$**  – temperatura foliar ( $^{\circ}\text{C}$ )

**TTE** – taxa de transporte de elétrons ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

**Rq** – rendimento quântico do fotossistema II (adimensional)

**Df** – dissipação fotossintética (adimensional)

**Dnf** – dissipação não fotossintética (adimensional)

## Resumo

O Bioma cerrado é complexo estrutural e funcionalmente e apresenta espécies com diferentes estratégias de utilização espacial e temporal dos recursos hídricos e efeitos marcantes da sazonalidade no balanço de carbono e crescimento. O objetivo deste projeto foi estudar a dinâmica sazonal das trocas gasosas e do  $\psi$  das principais espécies arbóreas que estruturam o Cerrado *sensu stricto* na Gleba Pé-de-Gigante, P.E. Vassununga, Santa Rita do Passa Quatro (SP), buscando definir suas características fotossintéticas e de relações hídricas e avaliar sua contribuição potencial relativa em termos do balanço de carbono no ecossistema. Foram escolhidas três espécies: *Anadenanthera falcata* (Benth.) Speg.; *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. e *Myrcia lingua* (O.Berb) Mattos. A fotossíntese foi avaliada com o uso de um analisador de gás por infravermelho e fluorômetro, as relações hídricas foram avaliadas através de câmara de pressão. A análise dos resultados permite concluir que: as diferenças fenológicas e fisiológicas observadas nas espécies caracterizam um gradiente entre elas: *M. lingua*, sempre-verde, domina o sub-bosque, possui altos CRA,  $\psi$  e espessura foliar, e baixos AFE,  $A_{max}$ ,  $A_{mass}$  e  $RFA_{sat}$ , a EUA é uniforme e alta, maior longevidade foliar; *X. aromatica*, semi-decídua, domina o estrato intermediário, possui altos CRA e  $\psi$ , espessura foliar e AFE médias, altas  $A_{max}$ ,  $A_{mass}$  e  $RFA_{sat}$ , e a EUA é uniforme, longevidade foliar intermediária; *A. falcata*, decídua, domina o dossel, possui baixos CRA,  $\psi$  e espessura foliar, e altas  $A_{max}$ ,  $A_{mass}$  e  $RFA_{sat}$ , e a EUA é uniforme e alta, menor longevidade foliar. Apesar das diferenças entre as espécies nas estratégias fenológicas, assimilação de carbono e uso da água ao longo do ano, a simulação do balanço de carbono anual potencial indica valores muito similares, porém, apesar dessa equivalência, a determinação do índice de área foliar (IAF) para a estimativa da real contribuição potencial de cada espécie no balanço de carbono do ecossistema estudado é essencial.

## Abstract

The Cerrado biome is complex structurally and functionally where species with different strategies of water use occurs and the seasonal climate affects carbon balance and growth. The objective of this project were study the seasonal dynamics of the gas exchanges and water potential of the dominant tree species the Pé-de-Gigante Cerrado, P.E. Vassununga, Santa Rita do Passa Quatro (SP) in order to evaluate the relative potential contribution to the ecosystem carbon balance. Three species were chosen: *Anadenanthera falcata* (Benth.) Speg.; *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. and *Myrcia lingua* (O.Berb) Mattos. The photosynthesis were evaluated with infra-red gas analyzer and fluorometer, the specific water relations were evaluated with a Pressure camera. The conclusions achieved are: the phenological and physiological differences observed in the species characterizes a gradient between them: *M. lingua*, evergreen, dominates the lower strata, with high WRC,  $\psi$ , foliar thickness and leaf longevity and low SLA,  $A_{\max}$ ,  $A_{\text{mass}}$  and  $\text{PAR}_{\text{sat}}$ . WUE was high and uniform; *X. aromatica*, a semideciduous species, dominates the intermediate strata, showing high WRC and  $\psi$ , medium leaf longevity, foliar thickness and SLA and high  $A_{\max}$ ,  $A_{\text{mass}}$  and  $\text{PAR}_{\text{sat}}$ . WUE did not changed trough the year; *A.falcata*, a deciduous species, dominates the canopy, showed low WRC,  $\psi$ , foliar thickness and foliar longevity, and high  $A_{\max}$ ,  $A_{\text{mass}}$  and  $\text{PAR}_{\text{sat}}$ , WUE was high and uniform. Although the differences between species in the phenological, water use and carbon assimilation strategies, the simulation of potential annual carbon balance indicates similar values. For a better estimation of the actual potential contribution of each species in the ecosystem carbon balance is necessary the determination of the leaf area index.

## 1. Introdução

O Brasil é considerado um dos países mais ricos em diversidade vegetal, onde são encontrados basicamente quatro grandes Biomas: Floresta Amazônica, Floresta Atlântica, Campos (ou estepe) e Caatinga, Cerrados e Pantanal (considerados formações savânicas), cada um apresenta diferentes fisionomias (Joly *et al.* 1999). A localização geográfica desses diferentes domínios vegetacionais é condicionada por fatores climáticos, tais como temperatura, pluviosidade, umidade do ar e tipo de substrato (Ribeiro & Walter 1998).

O Bioma Cerrado é uma das mais ricas savanas tropicais do planeta, provavelmente consequência da sua enorme antiguidade cuja origem remonta ao período Cretáceo (145 a 65 milhões de anos) tendo experimentado uma longa evolução através do período Terciário e grande especiação durante os períodos glaciais e inter-glaciais do Quaternário (Oliveira Filho & Ratter 2002).

No Brasil, o Cerrado ocupava originalmente aproximadamente 23% de seu território (mais de 2 milhões de km<sup>2</sup>), configurando o segundo maior Bioma do país (apesar de sua crescente redução), superado apenas pela Floresta Amazônica (São Paulo 1997, Ratter *et al.* 1997, Ribeiro & Walter 1998). Compreende uma extensa área contínua nos Estados de Goiás, Bahia, Minas Gerais, Tocantins, Maranhão, Piauí, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Ceará e Rondônia (Eiten 1972, Vargas & Hungria 1997) e algumas penínsulas e áreas disjuntas nos Estados de Roraima, Amapá, Pará, Amazonas, São Paulo e Paraná (Vargas & Hungria 1997, Ratter *et al.* 1997). Atualmente restam apenas 21,6% de sua extensão original (<http://www.biodiversityhotspots.org/xp/Hotspots/cerrado/>).

Em São Paulo, a área recoberta originalmente por essa vegetação era cerca de 14% da área total do Estado (São Paulo 1997), que foi sendo progressivamente reduzida para 13,7% (33.929 km<sup>2</sup>) em 1962 (Borgonovi & Chiarini 1965), 4,2% (10.388 km<sup>2</sup>) em 1973 (Serra Filho *et al.* 1975) e 1,2% em 2001 (Cavalcanti & Joly 2002), no entanto, segundo imagens de satélite, esses remanescentes já cobriam apenas 0,96% em 1992 (2.379 km<sup>2</sup>) (Kronka *et al.* 1998), evidenciando a rápida destruição desse Bioma no Estado, que nesses 40 anos, foi reduzido a menos de 7% da área

que originalmente ocupava. Essa destruição foi marcada principalmente pela ocupação agropecuária possibilitada pela correção desses solos e facilidade de mecanização graças aos avanços tecnológicos (Bitencourt 2004). A área atualmente protegida na forma de unidades de conservação representa apenas 0,51% dos remanescentes de Cerrado do Estado (Kronka *et al.* 1998). Esses remanescentes apresentam-se hoje na forma de fragmentos dispersos especialmente na Depressão Periférica e no Planalto Ocidental Paulista, além de algumas pequenas manchas situadas no Vale do Paraíba, encravadas no domínio da Mata Atlântica (Ratter *et al.* 1997, Durigan *et al.* 2004 a).

As comunidades de Cerrado são caracterizadas por extrema complexidade em termos estruturais, alta riqueza florística e endemismos de muitas espécies lenhosas (Oliveira-Filho *et al.* 1989), sendo considerada segundo Klink (1996) como a flora mais rica entre as savanas mundiais. Apresenta fisionomias que englobam formações florestais (Cerradão - predominância de espécies arbóreas e formação de dossel contínuo), savânicas (Cerrado *sensu stricto*) e campestres (Campos – predominância de espécies herbáceas e subarbustivas), estendendo-se por mais de 20° de latitude e com uma amplitude altitudinal de 300 a 1600 m (Coutinho 1978, Ratter *et al.* 1997, Ribeiro & Walter 1998, Durigan *et al.* 2004 a).

Dentro da sua extensa área de domínio, essa vegetação está sujeita a ampla diversidade de condições ambientais (Durigan *et al.* 2004 a), mas são geralmente compostas de espécies lenhosas retorcidas e de pequeno porte (Vargas & Hungria 1997). Espécies perenifólias, brevidecíduas e decíduas ocorrem lado a lado (Franco 2002, Paula 2002, Moraes & Prado 1998) e apresentam uma grande variedade na forma, tamanho e grau de esclerofilia do limbo foliar, assim como enorme diversidade de formas de vida (Eiten 1972).

O clima pode ser genericamente definido como tropical estacional (podendo sofrer influência de regiões vizinhas – amazônica, nordestina ou atlântica) e é fortemente sazonal, assim como nas demais savanas do mundo, com uma estação seca e uma úmida bem definidas (Franco 2002). A precipitação anual pode variar entre 900 e 1800 mm (com 80% das chuvas concentradas entre setembro e abril – podendo variar entre as regiões), as temperaturas médias anuais situam-se



entre 22°C ao sul do país e 27°C ao norte e os principais solos associados são os latossolos podzólicos, cambissolos e areias quartzosas, que apresentam normalmente baixa fertilidade, acidez elevada, baixa disponibilidade de nutrientes, alto conteúdo de Al e baixa capacidade de armazenamento de água (Vargas & Hungria 1997, Franco 2002, Durigan *et al.* 2004 a).

Segundo Myers *et al.* (2000), o fato de o Cerrado brasileiro possuir alto grau de endemismo, enfrentar graves ameaças crescentes sobre seus recursos naturais e já ter perdido no mínimo 70% da sua distribuição original, o torna um dos 25 “hotspots” globais para a conservação da biodiversidade. O conceito de “hotspots” foi definido por Norman Myers em 1988 de modo a abordar o dilema que os conservacionistas enfrentavam acerca de quais áreas seriam as mais importantes para a conservação da biodiversidade. Assim, Myers propôs as características destacadas acima como critério para indicação das áreas prioritárias para a conservação da biodiversidade ou “Biodiversity hotspots” (<http://www.biodiversityhotspots.org/xp/Hotspots/>). Desse modo, sua importância é absolutamente indiscutível, não apenas pela sua alta biodiversidade, mas também pela enorme quantidade de espécies vegetais com valor notável para o ser humano, além do fato de, no caso do Estado de São Paulo, o Bioma estar em solo de recarga direta do Aquífero Guarani (Bitencourt 2004).

Os Cerrados paulistas são bastante peculiares e possuem muitas espécies endêmicas. Constitui o limite sul de sua ocorrência juntamente com algumas manchas no Estado do Paraná, estando sujeitos à geadas (muitas vezes severas) e a um período seco de menor duração do que no Planalto Central. Desse modo, a vegetação aparece formando um mosaico dividindo espaço com o domínio Atlântico (Floresta estacional semi-decidual) comumente assentado sobre um mosaico de tipos de solo. Fora das zonas de transição predomina no Estado a vegetação do tipo Cerradão (também conhecido como fisionomia florestal), que confere um aspecto de mata seca por formar dossel contínuo com árvores de altura média maior que no Cerrado *sensu stricto* (Ratter *et al.* 2003, Durigan *et al.* 2004 a).

Inicialmente os trabalhos em Cerrado foram direcionados para estudos florísticos e

fitossociológicos nas diferentes fisionomias (Hay 2002, Oliveira & Marquis 2002). Pode-se ter uma dimensão da quantidade de áreas em que levantamentos florísticos já foram realizados ao se observar as revisões de Eiten (1972), Goodland & Ferri (1979) e o trabalho de Ratter *et al.* (2003). No Estado de São Paulo os estudos sobre a florística dessa vegetação permaneceram estagnados por muitos anos, uma vez que a maioria dos trabalhos concentrava-se na região central do Brasil (Laboriau 1966, Leitão-Filho 1992). Foi a partir do trabalho de Eiten (1963), que ao realçar as peculiaridades da flora no Estado evidenciando uma diversidade considerável associada ao crescente processo de devastação, induziram esforços no estudo da porção sul de ocorrência desse Bioma. Desde então, muitos estudos foram realizados sobre aspectos fitogeográficos, fisionômicos, florísticos e fitossociológicos, como os de Pagano *et al.* 1989, Toledo Filho *et al.* 1989, Ratter & Dargie 1992, Felfili *et al.* 1994, Ratter *et al.* 1997, Castro *et al.* 1999, Mendonça *et al.* 2000, Durigan *et al.* 2002, Batalha *et al.* 2001, Ratter *et al.* 2003, Fidelis & Godoy 2003.

Os primeiros estudos ecofisiológicos em plantas de Cerrado focaram principalmente a nutrição mineral, o fogo e a economia de água, abordando uma investigação de como esses fatores poderiam explicar o caráter xeromórfico dessas espécies (uma extensa lista desses estudos é dada por Labouriau 1966, Ferri 1977 e Goodland & Ferri 1979). O foco desses estudos só se voltou para as trocas gasosas (fotossíntese) por volta da década de 70, quando Sondahl *et al.* (1976) propuseram um método baseado em  $^{14}\text{C}$  e Calbo & Martins (1979) mediram a concentração de  $\text{CO}_2$  através de técnica potenciométrica. Já existiam alguns estudos com *llanos* venezuelanos (Medina 1967, Medina *et al.* 1969, San José 1977) e alguns sobre ponto de compensação luminoso em espécies amazônicas (Conceição 1977). No entanto, os primeiros estudos com fotossíntese em condições de campo em espécies do Cerrado (Brasil central) foram os de Johnson *et al.* (1983), já utilizando um analisador de gás por infravermelho (modelo 225 MkII) e Netto & Hay (1986). Porém, estudos abordando a influência da estação seca nas relações hídricas foliares juntamente com as trocas gasosas de plantas de Cerrado, no Estado de São Paulo, só apareceram na década de 90 com os trabalhos de Perez & Moraes (1991 a, b), Mattos (1992), Kanno (1993), Prado *et al.* (1994, 1995),

Mattos (1996), Prado & Moraes (1997), e Moraes & Prado (1998).

Durante muitos anos, o estresse hídrico nos solos de Cerrado foi considerado o fator determinante do aspecto aparentemente xeromórfico da vegetação, evidenciado tanto pelo porte reduzido do estrato arbóreo e seu baixo índice de desenvolvimento, quanto pelo aspecto tortuoso das árvores com troncos suberosos, folhas coriáceas, brilhantes e revestidas por tricomas (Goodland & Ferri 1979). Porém, Franco (2002) indicou que apesar das espécies arbóreas do Cerrado apresentarem folhas geralmente escleromorfas e pobres em nutrientes, são capazes de manter taxas fotossintéticas relativamente altas, sendo os assimilados estocados em estruturas subterrâneas ou dirigidos para componentes estruturais nas folhas, que normalmente apresentam longevidade menor que um ano. Além disso, Arens (1958) já relacionava essas características escleromorfas à pobreza dos nutrientes mais que à limitação de água, mostrando que essas plantas sempre enfrentam estresses associados (tal como fogo, falta de nutrientes e água, excesso de vento e luminosidade, entre outros), de modo que normalmente a causa do estresse é mais uma miscelânea de fatores que apenas um fator isolado.

Scholz *et al.* (2002) evidenciaram a ocorrência de ascensão hidráulica na época seca para várias espécies do Cerrado, ou seja, uma parte da água extraída das camadas mais úmidas pelas raízes é perdida para a superfície do solo se o potencial hídrico deste for mais negativo que o das raízes superficiais (Dawson 1993). Isso ocorre geralmente durante a noite, quando a queda na transpiração permite que o potencial hídrico das raízes exceda o das camadas mais secas do solo (Franco 2005).

Estudos comparando a composição isotópica do hidrogênio da água do solo de diferentes profundidades com a da seiva do xilema mostraram sistemas radiculares mais profundos em espécies decíduas e alta variabilidade em espécies sempre-verdes (Jackson *et al.* 1999), mostrando que a diversidade funcional e estrutural dessa vegetação resulta em diferentes padrões de distribuição do sistema radicular e em diferentes estratégias de utilização espacial e temporal dos recursos hídricos pelas espécies, com efeitos marcantes da sazonalidade no balanço de carbono e no

crescimento (Franco 2005).

A existência de espécies com sistema radicular profundo também implica que suas raízes superficiais fiquem envoltas em um solo seco durante a estação seca, enquanto as raízes mais profundas permanecem em contato com um solo úmido (Franco 2005), o que segundo Mattos (1998), contrabalança os efeitos da demanda evaporativa da atmosfera e da seca sazonal na capacidade de assimilação de carbono.

Porém, Franco (2005) afirma que o simples acesso a reservas de água no subsolo não significa que a planta consiga extrair o suficiente para vencer essa demanda e, além disso, existem flutuações diurnas na transpiração foliar, principalmente em plantas lenhosas, que podem ser consideravelmente diminuídas em função da razão entre a área foliar da planta e a área do xilema para seu transporte e sua capacidade de armazenamento de água. Além disso, estudos de distribuição de raízes em plantas de Cerrado mostraram uma enorme complexidade na exploração do perfil do solo, que é totalmente variável entre espécies (Ferri & Coutinho 1958).

Muitas espécies lenhosas do Cerrado perdem suas folhas parcial ou totalmente durante a estação seca (Paula 2002) evidenciando clara relação entre seca e deciduidade (Moraes & Prado 1998). Estudos anteriores de relações hídricas em vegetação de Cerrado indicam uma correlação entre a transpiração foliar e a condutância estomática nas espécies lenhosas durante a estação seca, com uma queda característica nas trocas de CO<sub>2</sub> ao longo do dia (Moraes & Prado 1998, Franco 1998). Do mesmo modo, uma correlação foi observada entre a condutância estomática diurna e o fluxo ascendente de seiva (Moreira *et al.* 2003). Prado *et al.* (2004) mostram estreita relação entre os balanços de água e carbono durante a estação seca.

Fatores como a ocorrência de geadas esporádicas de inverno (comum em Cerrados do Estado de São Paulo) e baixa umidade do ar, afetam as trocas gasosas de modo a diminuir principalmente a condutância estomática (gs), a transpiração (E) e a fotossíntese líquida (A) (Moraes & Prado 1998), do mesmo modo que os veranicos durante a estação chuvosa (Franco 2005) e baixas temperaturas no inverno (Perez & Moraes 1983).

Entretanto, a transpiração foliar sozinha não nos dá informação sobre o status hídrico das plantas, essa informação está intimamente relacionada ao potencial hídrico foliar ( $\psi$ ), em particular, o “predawn leaf water potential”, ou o potencial hídrico foliar imediatamente antes do amanhecer (antemanhã), que mostra a capacidade de recuperação hídrica foliar durante a noite e conteúdo de água nos arredores do sistema radicular (Mattos 1998). A maioria dos estudos mostra queda desse potencial na época seca (Moraes *et al.* 1989, Perez & Moraes 1991 a, b, Mattos 1992, Moraes & Prado 1998) evidenciando a existência de um déficit hídrico em Cerrados, normalmente coincidente com quedas em E e  $g_s$ , mostrando que a grande maioria das espécies lenhosas do Cerrado regula fortemente a abertura estomática, mesmo na época chuvosa (depois de veranicos ou ao longo do dia, dependendo da demanda evaporativa da atmosfera) e com isso reduzem consideravelmente sua taxa de assimilação de  $CO_2$  (Franco 1998, Moraes & Prado 1998, Meinzer *et al.* 1999, Naves-Barbiero *et al.* 2000, Franco & Lüttge 2002, Mattos *et al.* 2002). Alguns estudos mostram que A, E e  $g_s$  decrescem durante o meio dia, período em que as temperaturas estão mais altas e a umidade relativa do ar é mais baixa (Moraes *et al.* 1989, Perez & Moraes 1991 a, b). Essa depressão do meio dia é mais acentuada na estação seca, sendo A e  $g_s$  mais afetados que E. Na estação chuvosa, a alta umidade do ar contrabalança os menores valores de  $g_s$  e os valores de E não apresentam variações significativas ao longo do dia (Moraes & Prado 1998).

Pode ocorrer também considerável perda de carbono pelas folhas, devido aos altos valores de irradiação solar e altas temperaturas que incrementam a fotorrespiração, mesmo na época chuvosa (Franco & Lüttge 2002). Por outro lado, reduções na área foliar disponível devido a fatores bióticos e abióticos reduzem a capacidade de assimilação de carbono de espécies com copas perenes durante a estação seca limitando sua produtividade (Franco 1998) assim como o sombreamento pelo estrato arbóreo (Kanegae *et al.* 2000), que varia em função do tamanho e estrutura da vegetação. Portanto, a capacidade de assimilação de  $CO_2$  de uma planta de hábito sempre-verde durante todo o ano não implica necessariamente em uma maior produtividade em relação àquelas que apresentam algum grau de deciduidade da copa (Franco 2002). Isto pode implicar em uma sucessão de espécies

ou tipos funcionais ao longo da paisagem, em que espécies tolerantes ao sombreamento seriam características de formações florestais mais fechadas e espécies heliófitas com mecanismos eficientes para tolerar ou amenizar os efeitos potenciais de fotoinibição vão predominar em ambientes abertos (Franco 2005).

Os decréscimos nas taxas de assimilação de CO<sub>2</sub> verificados em plantas de Cerrado na estação seca podem não estar associados apenas à queda de difusão desse gás nos sítios de carboxilação devido ao fechamento estomático, mas sim à inibição dos processos primários ou secundários nos cloroplastos (Lawlor 1995). Quando expostas ao excesso de luz, as folhas dissipam a energia de excitação a partir da conversão em ligações de alta energia, podendo ser através do processo de fotorrespiração, por reemissão de fótons como fluorescência da clorofila *a* ou por conversão de energia luminosa em calor (Björkman & Demmig-Adams 1995). Porém, a enorme variação do ambiente luminoso, assim como a baixa disponibilidade de água nos solos dos Cerrados, impõe a necessidade de resposta do sistema fotossintético para evitar a super-excitação dos centros de reação da clorofila nos cloroplastos (responsáveis pelas reações químicas de oxido-redução) quando o aumento de luz excede a capacidade de utilização pela folha através da fotossíntese, podendo ocorrer a fotoinibição (Barber & Anderson 1992), que segundo Krause & Weis (1991) é uma condição de extremo estresse onde se verifica uma diminuição do rendimento quântico da fotossíntese (R<sub>q</sub>) acompanhando as alterações nas atividades do fotossistema II (PSII).

Esse fenômeno pode ser crônico ou dinâmico (depressão do meio dia), como proposto por Osmond (1994), de acordo com o tempo requerido para reverter mudanças no decréscimo da eficiência fotossintética do PSII. Mais especificamente, fotoinibição é resultado da falha nos mecanismos de fotoproteção (onde energia de excitação excessiva é dissipada como calor) resultando em dano de uma proteína específica (D1) que é essencial na manutenção da integridade do centro de reação do PSII, o qual pode ser danificado ou apenas inativado (Osmond 1994).

Assim, o fenômeno dinâmico ocorre quando a luz excessiva é moderada promovendo uma queda temporária e reversível na eficiência quântica (energia em excesso é desviada em calor e o

PSII é apenas inativado) sem queda na taxa máxima de assimilação de CO<sub>2</sub>, e pode se tornar crônico quando o excesso de luz é alto e provoca dano à proteína D1 (PSII danificado), nesse caso, a planta inicia o processo de reparo e, desse modo, tanto a eficiência quântica quanto a taxa máxima de assimilação de CO<sub>2</sub> decaem, efeitos que podem durar semanas e até meses (Taiz & Zeiger 2006).

O funcionamento do PSII pode ser avaliado através da fluorescência da clorofila *a*, que é uma das vias de dissipação do excesso de energia de excitação que não foi utilizada na cadeia de transporte de elétrons (Bolhàr-Nordenkampf & Öquist 1993) e um indicador muito sensível de estresse em plantas (Ball *et al.* 1994). De acordo com Baker (1993), tem-se demonstrado que plantas sob estresse hídrico moderado não apresentam decréscimo na atividade potencial do PSII, entretanto, sob estresse severo freqüentemente apresentam um marcante efeito fotoinibitório, caracterizado por um decréscimo significativo no R<sub>q</sub>, causando significativa redução na eficiência da fotossíntese quando em combinação com altos níveis de irradiância, situação muito comum no Cerrado, devido à elevada intensidade luminosa e estresse hídrico sazonal a que as plantas estão submetidas (Lemos-Filho 2000).

O uso da fluorescência da clorofila *a* em estudos nos diferentes tipos de vegetação no Brasil é ainda recente, e os poucos trabalhos tem mostrado resultados que exemplificam a grande utilidade dessa nova abordagem nos estudos ecofisiológicos. No entanto, devido à alta complexidade das características da emissão de fluorescência da clorofila *a* (Govindjee 1995), seus resultados devem ser interpretados com cautela e o uso concomitante a outras abordagens, como trocas gasosas, favorecem seu entendimento (Mattos 1998).

Essa tolerância ao excesso de luminosidade de algumas espécies, associada à falta do fogo nos ambientes atualmente protegidos, está levando a um adensamento da vegetação em função do crescimento ou rebrota dos indivíduos lenhosos já existentes (Franco 2005), caracterizando uma fisionomia conhecida como Cerrado Denso, podendo chegar a formações do tipo Cerradão, com exceção de locais onde as condições do tipo de solo e/ou clima limitam o aumento de biomassa (Durigan *et al.* 2004 a). Segundo Ribeiro & Walter (1998) essa formação adensada (Cerrado Denso)

caracteriza-se por possuir uma vegetação mais baixa (5 a 8 m de altura) e mais aberta (50 a 70 % de cobertura arbórea) que o Cerradão (90% de cobertura arbórea) e por quase não possuir gramíneas, mas ainda é considerada como um Cerrado *sensu stricto* juntamente com Cerrado típico e Campo cerrado. Essa fisionomia apresenta dossel contínuo, alta densidade de árvores e arbustos, é de ocorrência rara no Estado de São Paulo e aparece em pequenas manchas nas áreas de transição entre Cerrado típico e Cerradão (Durigan *et al.* 2004 a), acompanhando os reversos de Cuestas Basálticas (Figura 1).

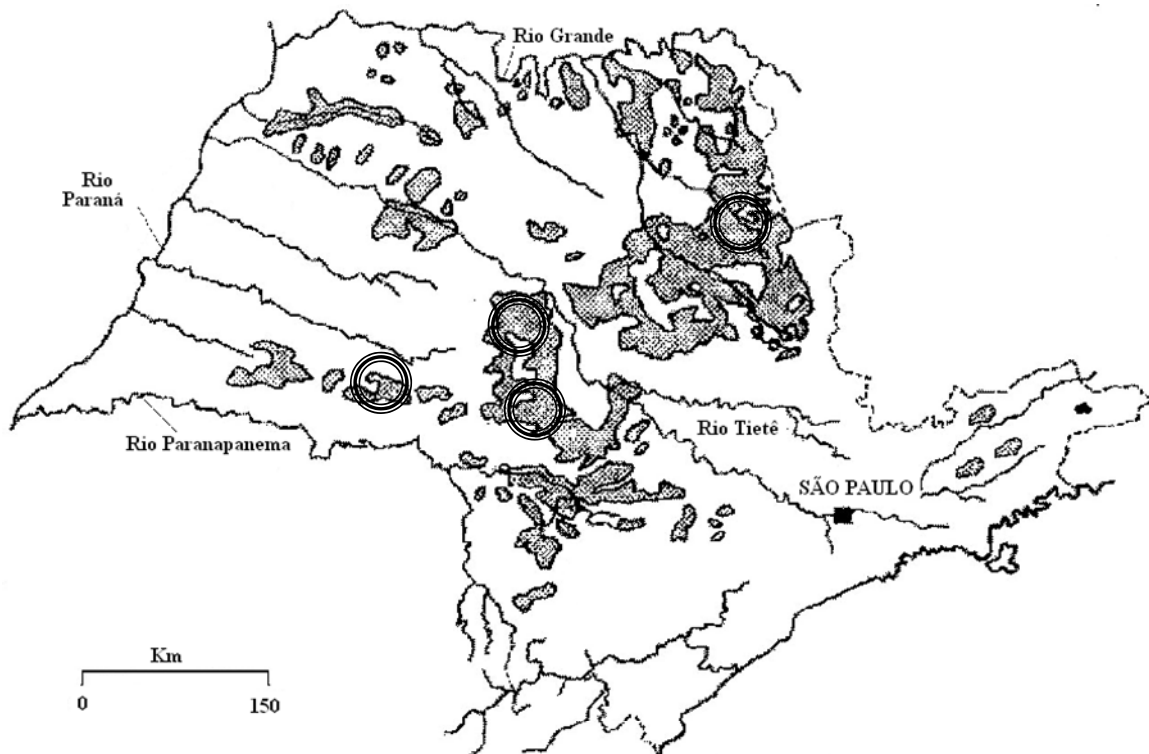


Figura 1 – Mapa de ocorrência original de Cerrado no Estado de São Paulo, destacando em círculos os locais onde aparece o Cerrado Denso, sob solos mais ricos (reverso de Cuestas basálticas). Adaptado de Durigan *et al.* (2004 a).

Nos últimos anos, muita atenção vem sendo dada à contribuição potencial dos ecossistemas temperados e tropicais na incorporação líquida pela biosfera terrestre do CO<sub>2</sub> de origem antropogênica (Lloyd 1999, Valentini *et al.* 2000). Com a evolução da tecnologia da instrumentação micrometeorológica, a técnica de “eddy-covariance” (ou covariação de vórtices



turbulentos - ferramenta estatística utilizada para analisar o vento em alta frequência e séries de dados atmosféricos que resultam em valores de fluxos das variáveis analisadas, p.e. CO<sub>2</sub> e água) tem sido utilizada para a estimativa das respostas fotossintéticas líquidas do ecossistema em resposta às variações nas condições ambientais e também o balanço anual de carbono (que integra os fluxos no solo e vegetação), aumentando assim, o conhecimento sobre a dinâmica desse elemento no sistema “solo – vegetação – atmosfera”. Entretanto, em ambientes savânicos estas avaliações têm sido ainda muito limitadas, apesar de estes cobrirem cerca de um quinto da superfície terrestre (Miranda *et al.* 1997, Vourlitis *et al.* 2001, Veenendall *et al.* 2004).

Taylor & Lloyd (1992) estimam que 15% do sumidor anual global de carbono podem ser atribuídos a ecossistemas de savana e de floresta tropical seca. Ainda, tem sido relatado um grande aumento de biomassa arbórea em ecossistemas de savanas nos últimos 50 anos como resultado da intensificação do uso da terra (Van Vegten 1983, Archer *et al.* 2001). Segundo Grace *et al.* (2006) as savanas tropicais são bastante produtivas, com uma variação da Produtividade Primária Líquida entre 1 e 12 tC ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup> e contribuem com cerca e 30% da Produtividade Primária Bruta terrestre. Os menores valores de produtividade primária foram encontrados nas savanas áridas e semi-áridas da África, Austrália e América do Sul, sendo a estimativa da média global em torno de 7,2 tC ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup> e o potencial para a taxa de seqüestro de carbono de 0,14 a 0,39 GtC ano<sup>-1</sup>. As savanas encontram-se sob intensa pressão antrópica, e a taxa de perda pode exceder 1% ao ano, aproximadamente o dobro da taxa estimada para as florestas tropicais, e desse modo, constituindo um fluxo para atmosfera potencialmente tão grande quanto o que é originado do desflorestamento da floresta tropical.

Até o momento no Brasil, estes estudos abordando troca de carbono em ecossistemas têm sido concentrados principalmente na Floresta Amazônia (Projeto LBA <http://lba.cptec.inpe.br/lba/site/>) e no Cerrado em São Paulo (Projeto Biota/Fapesp <http://www.dca.iag.usp.br/www/material/humberto/index.htm>).

Rocha *et al.* (2002) indicam que o valor da Produtividade Líquida do ecossistema no

Cerrado Pé-de-Gigante (Figura 2) constitui um pequeno sumidor de carbono ( $0,1 \pm 0,3 \text{ tC ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ ), similar ao valor encontrado para um Cerrado no Planalto Central do Brasil (Miranda *et al.* 1997), sugerindo que a sazonalidade foi fator determinante na resposta observada, induzida pela senescência foliar, houve redução da quantidade de folhas em atividade fotossintética e conseqüentemente, caiu a produtividade durante a estação seca.

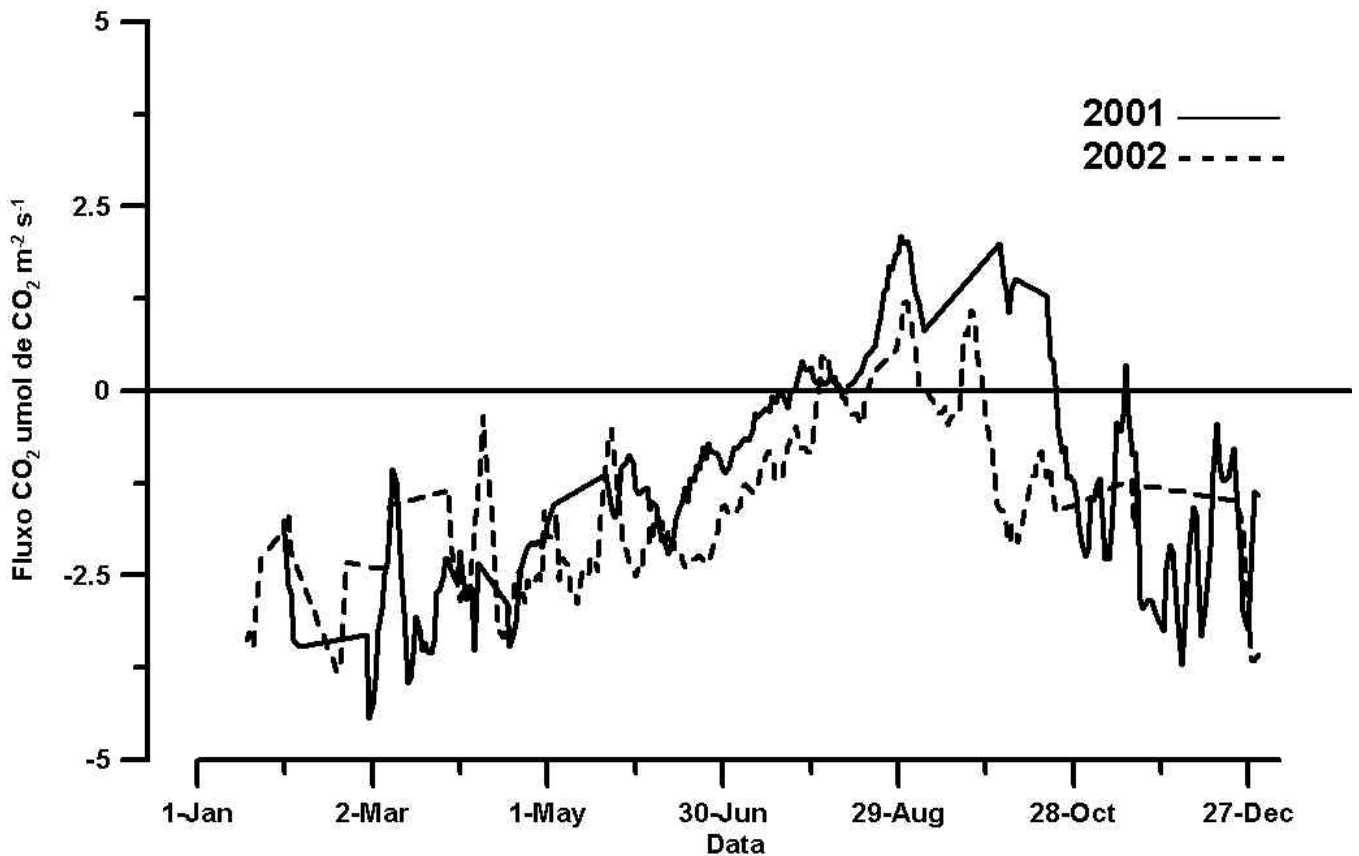


Figura 2 – Fluxos diários de CO<sub>2</sub> (média móvel) para o Cerrado *sensu stricto* da Gléba Pé-de-Gigante nos anos de 2001 e 2002 (Adaptado de Tannus 2004).

Felfili *et al.* (2000) indicam que há pouca informação disponível sobre a avaliação das alterações dinâmicas da vegetação ao longo do tempo, de modo a entender os processos e mecanismos que mantêm a comunidade, sendo os estudos restritos às poucas áreas em São Paulo (Silberbauer-Gottsberger & Eiten 1987) e Brasília (Sato & Miranda 1996, Felfili *et al.* 2000, Sato & Miranda 2003). Além disso, os estudos dos fluxos de carbono em ecossistemas terrestres são

raramente acompanhados de abordagens ecofisiológicas de modo a explorar a relação funcional das espécies que compõem o ecossistema e os valores líquidos obtidos para o mesmo. Segundo Buchmann (2002), apenas 14% de todos os estudos de fluxo de vórtices turbulentos em florestas incluem avaliações ecofisiológicas das plantas ou estimativas de biomassa. Desse modo, a combinação de estudos micrometeorológicos, ecológicos e ecofisiológicos é altamente necessária para uma melhor compreensão das dinâmicas dos fluxos associados ao funcionamento do ecossistema em estudo, que deverá levar a um maior conhecimento sobre dinâmica desses elementos nas regiões de Cerrado, integrando-se ao conhecimento de sua funcionalidade, o clima e as mudanças de uso da terra (Rocha *et al.* 2002).

## 2. Objetivos

O principal objetivo deste projeto foi estudar a dinâmica sazonal das trocas gasosas e do potencial hídrico das espécies arbóreas que estruturam o Cerrado *sensu stricto* na Gleba Pé-de-Gigante, Parque Estadual de Vassununga, Santa Rita do Passa Quatro, SP.

Especificamente pretendeu-se responder às seguintes questões:

1. Quais são as principais características ecofisiológicas em termos de estratégia fenológica vegetativa das espécies arbóreas que estruturam o Cerrado *sensu stricto* da Gleba Pé-de-Gigante?
2. Quais são as características fotossintéticas e de relações hídricas dessas espécies?
3. Qual a contribuição potencial de cada uma dessas espécies para o balanço de carbono do ecossistema em estudo?

Cabe ressaltar que a presente Dissertação de Mestrado é parte integrante do Projeto Temático Biota/FAPESP “Interação Biosfera-Atmosfera Fase 2: Cerrados e Mudanças de Uso da Terra” (Processo nº 02/09289-9, sob coordenação do Prof. Dr. Humberto Ribeiro da Rocha, IAG/USP) que tem como principal objetivo a quantificação de longo prazo da dinâmica dos fluxos de água, energia e CO<sub>2</sub> em Biomas de Cerrado no sudeste e centro do Brasil, e sobre os agroecossistemas de Cana-de-açúcar e Eucalipto, no contexto do subprojeto “Ecofisiologia e Estudos Isotópicos” sob coordenação do Dr. Marcos Pereira Marinho Aidar, Instituto de Botânica de São Paulo, no âmbito do Projeto Temático citado acima, e que contempla outras abordagens complementares na tentativa de ampliar o conhecimento ecofisiológico e funcional das espécies mais importantes e do ecossistema como um todo: a. fitossociologia (que define a área específica para identificação das espécies ao nível individual de modo a subsidiar as atividades subseqüentes); b. biometria e produtividade; c. análises bioquímicas dos pigmentos fotossintéticos, carboidratos e nitrogênio; e d. isótopos estáveis de carbono e nitrogênio, e relação C:N.

### 3. Material e Métodos

#### 3.1. Área de estudo

##### 3.1.1. Histórico

A Reserva de Cerrado Pé-de-Gigante é uma das seis Glébas disjuntas que constituem o Parque Estadual de Vassununga, criado em 26/10/1970 pelo Decreto Federal 52.546 e administrado pelo Instituto Florestal, Secretaria de Estado do Meio Ambiente (SMA), São Paulo. É a única Gléba do Parque com vegetação de Cerrado, sendo as outras cinco cobertas por floresta estacional semidecidual. Um histórico mais detalhado da ocupação da área pode ser encontrado nos trabalhos de Shida (2000), Shida (2005) e Pires Neto *et al.* (2005).

##### 3.1.2. Caracterização

O Cerrado Pé-de-Gigante, Parque Estadual de Vassununga, está localizado no município de Santa Rita do Passa Quatro, São Paulo, entre as coordenadas 21° 36 – 38’S e 47° 36 – 39’W, à margem da Rodovia Anhanguera (SP 330, entre os Km 255 – 258, ver Figura 3). O nome Pé-de-Gigante se deve a um rebaixamento no interior da Unidade de Conservação com o aspecto de uma pegada gigante (Figura 4), provavelmente causado por erosão das cabeceiras do córrego Paulicéia (Bittencourt & Pivello 1998). Possui 1225 ha. e suas cotas altimétricas variam entre 590 – 740 m em solos do tipo Latossolo Vermelho Escuro, Latossolo Vermelho Amarelo e Areias Quartzosas (Pivello *et al.* 1998, Fidelis & Godoy 2003). Predominam na região rochas sedimentares mesozóicas, com origem no Terciário, provenientes de depósitos aluvionares e constituídas principalmente por areias finas (arenitos fluviais) (Pivello *et al.* 1999), pertencentes às formações Botucatu e Pirambóia (Bertoni 1984). Na superfície, aparece a Formação Serra Geral, do Jura-Cretáceo, assentada também sobre a Formação Pirambóia, e formada por derrames basálticos e intrusivos básicos tabulares associados, representados por “sills” e diques de diabásio (Almeida *et al.* 1981, Massoli 1981).

A precipitação média anual normal é de 1478 mm e as temperaturas médias mensais variam

entre 17,6 °C no mês mais frio (julho) a 23,5 °C no mês mais quente (fevereiro) (Pires Neto *et al.* 2005). O clima da região enquadra-se na categoria Cwa segundo a classificação de Köppen (1948), ou seja, temperado, macrotérmico, moderadamente chuvoso e com inverno seco não rigoroso.

A estrutura, a composição e a diversidade de espécies que compõem o Cerrado *sensu lato* da área de estudo, assim como as relações entre solo-planta e o histórico do uso da terra já foram amplamente estudados por vários autores (Batalha 1997, Batalha & Mantovani 1999, 2000 e 2001, Shida 2000, Batalha *et al.* 2001, Weiser & Godoy 2001, Ruggiero *et al.* 2002, Fidelis & Godoy 2003, Colli *et al.* 2004, Bitencourt & Mendonça 2004) sendo definido que o Cerrado *sensu stricto* (cerca de 80 % da área, Figura 5) e latossolo vermelho-amarelo arenoso predominam na área.

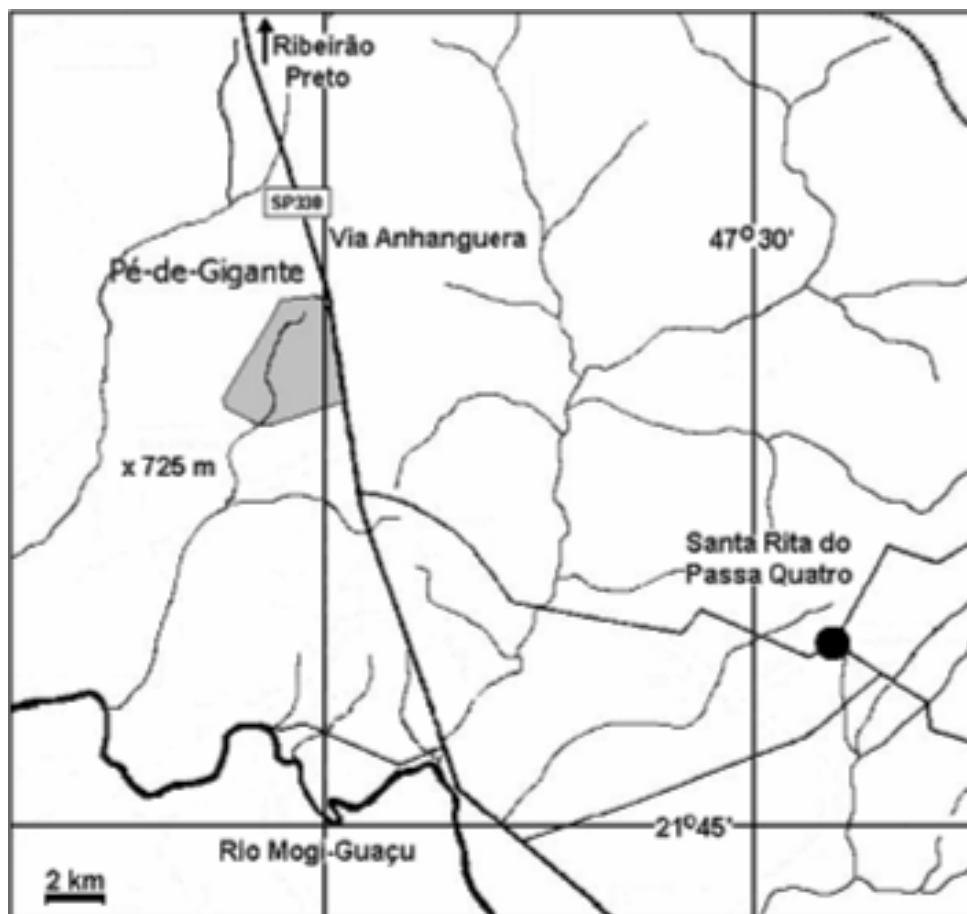


Figura 3 – Localização da Gleba Pé-de-Gigante no município de Santa Rita do Passa Quatro, Estado de São Paulo à margem da Rodovia Anhanguera (SP 330) (entre 21° 36 – 38'S e 47° 36 – 39'W).

O Cerrado Pé-de-Gigante é o que possui maior área contínua entre os poucos remanescentes com mais que 1000 ha. desse Bioma no Estado de São Paulo, além disso, conserva uma rica biota de mais de 500 espécies de plantas vasculares e uma fauna com muitos animais em extinção. Informações detalhadas sobre o meio físico, seres vivos e interferências do homem sobre esse Cerrado e sua região até o ano de 2004 estão reunidos na obra de Pivello & Varanda (2005), livro gerado pelas pesquisas de mais de 30 autores ao longo de oito anos de trabalho na área.



Figura 4 – Foto aérea (escala 1:40000) da Gléba Pé-de-Gigante, mostrando a depressão em formato de pegada (Batalha 1997).

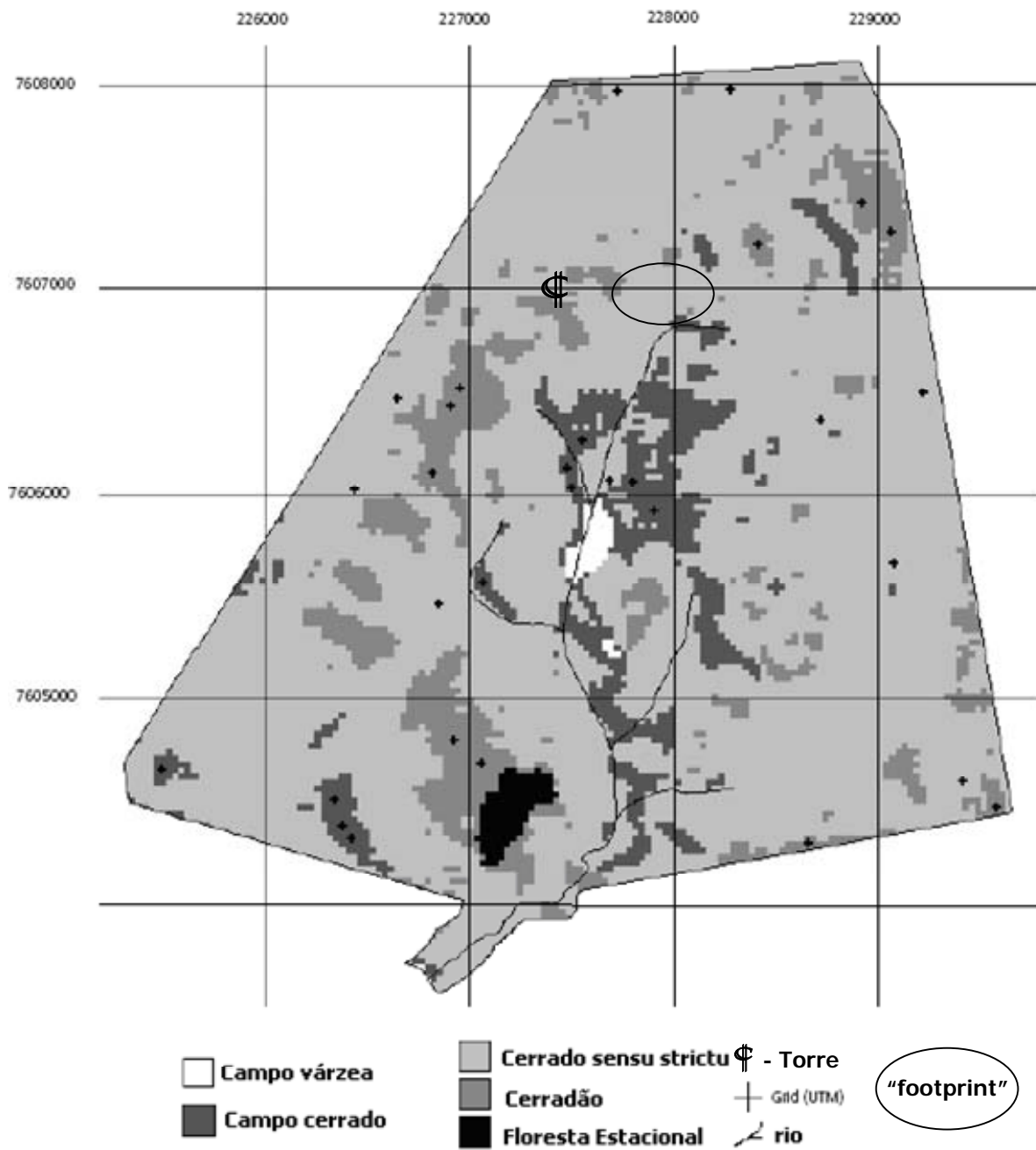


Figura 5 – Distribuição das fitofisionomias na Gléba Pé-de-Gigante e “footprint” na área entre 300 – 400 m da torre em direção leste, baseado em Rocha *et al.* (2002).



### 3.1.3. Balanço hídrico

O cálculo do balanço hídrico normal (Thorntwaite & Mather 1955) para o período 1941 a 1970 com dados fornecidos pela estação meteorológica do DAEE/SP (Departamento de Águas e Energia Elétrica) em Santa Rita do Passa Quatro indica déficit hídrico no solo entre abril e setembro (Figura 6) com a maior concentração das chuvas entre os meses de novembro e fevereiro, assim como as maiores temperaturas. Os meses de menores temperaturas são junho e julho (17°C).

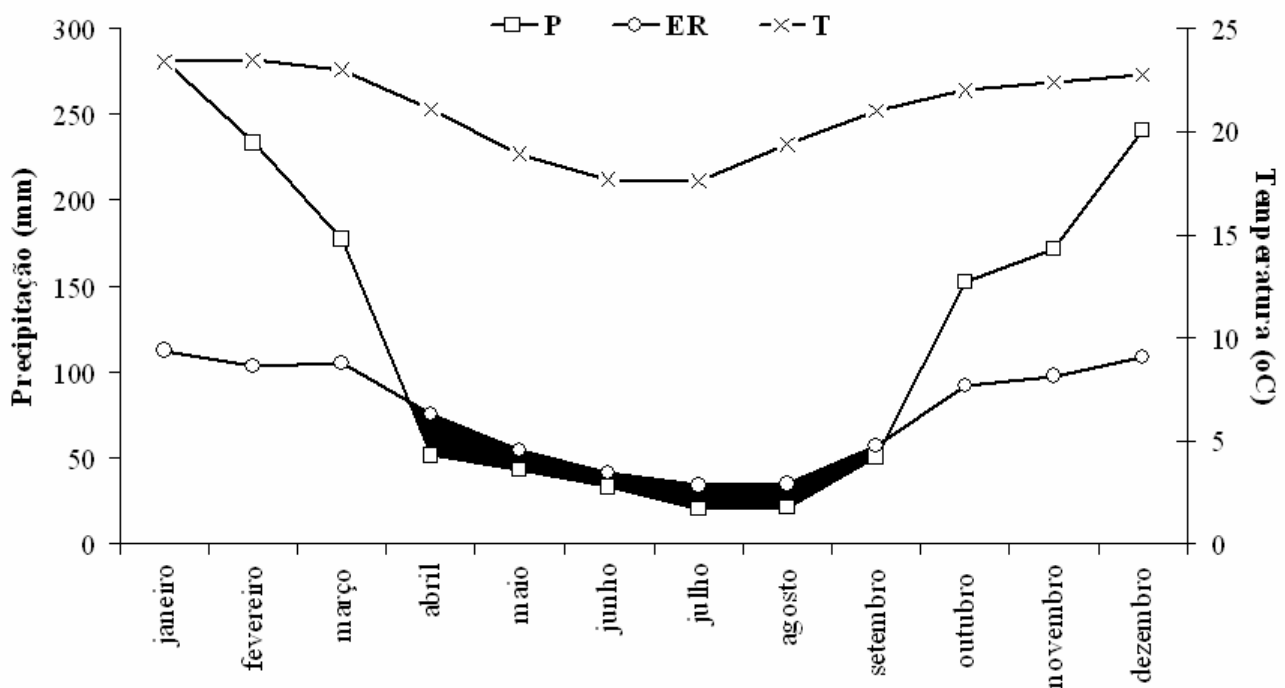


Figura 6 – Balanço hídrico normal segundo Thorntwaite & Mather (1955) calculado com dados da estação meteorológica do DAEE/SP C4-107, para o período entre 1941 – 1970 em Santa Rita do Passa Quatro, SP, localizada a 21° 36 – 38'S e 47° 36 – 39'W, altitude 740 m (Pires Neto *et al.* 2005). Onde: (—□— P) – Precipitação, (—x— T) – Temperatura atmosférica, (—○— ER) – evapotranspiração real e (—) – déficit hídrico.

O Balanço hídrico para a região de Santa Rita do Passa quatro no período estudado (Figura 7A) acompanha o padrão do Balanço hídrico normal, com amplitude de temperatura levemente maior e maiores valores de precipitação nos meses mais chuvosos (janeiro, fevereiro e novembro).

Com relação ao déficit hídrico, no ano avaliado (Figura 7B) houve maiores valores nos

meses em que normalmente ocorre (abril a setembro), porém ocorreram déficits também em outubro, dezembro e janeiro, devido aos veranicos que marcaram esses meses no período de medida.

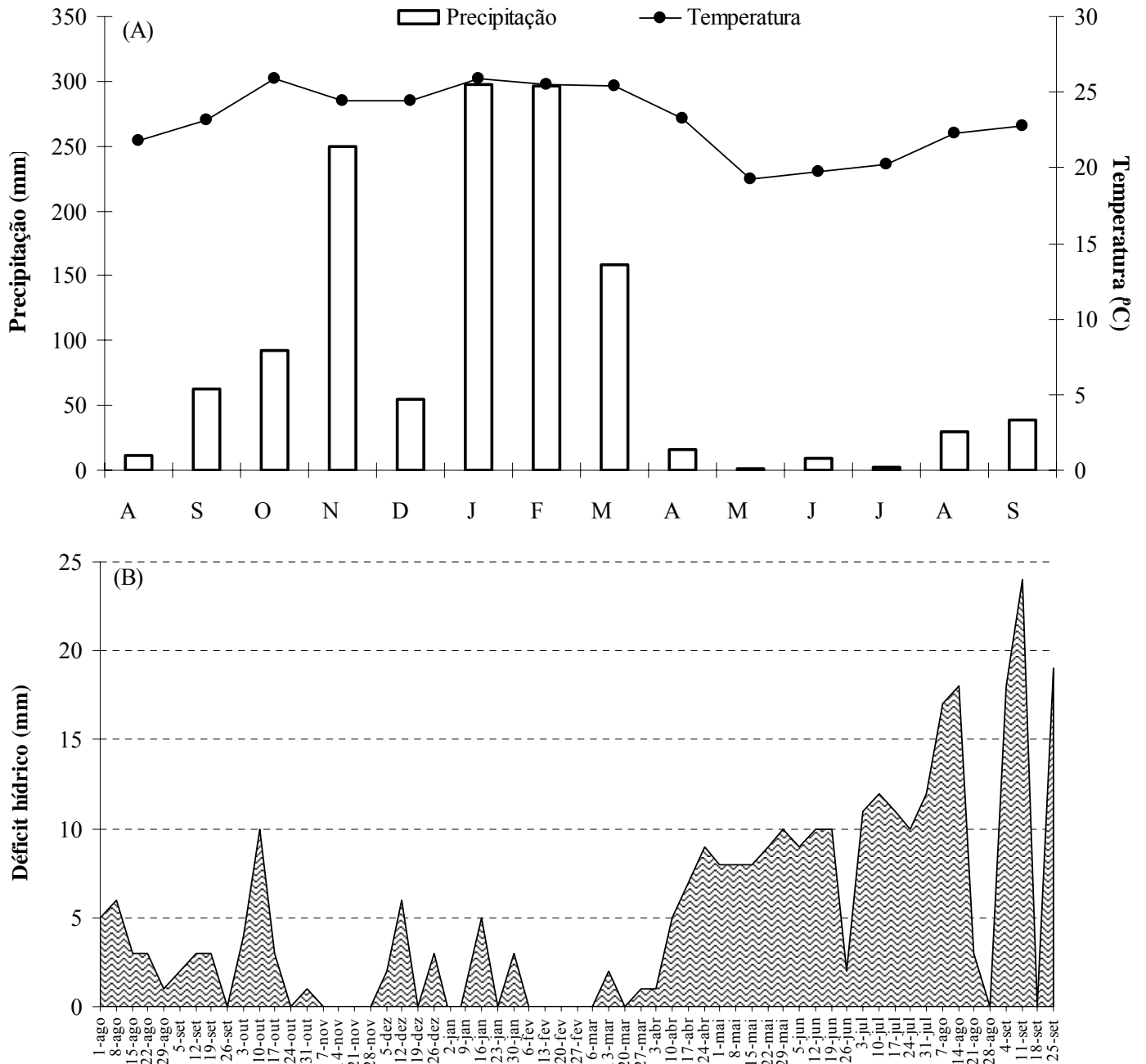


Figura 7 – Balanço hídrico para a região de São Simão, entre os meses de agosto/05 e setembro/06.

Dados meteorológicos obtidos junto à Estação Meteorológica do Centro Integrado de Informações agrometeorológicas CIIAGRO/IAC no site <http://ciiagro.iac.sp.gov.br/ciiagroonline>.

(A) – Precipitação e temperaturas médias mensais, (B) – Déficit hídrico semanal.

### 3.2. Seleção de espécies

A seleção dos indivíduos foi definida após a realização de um levantamento fitossociológico (Latansio *et al.* 2007 – Anexo I) em área definida pelo “footprint” (região da superfície do solo que determina o “eddy flux” vertical médio) da torre micrometeorológica (Figura 5). Os cálculos realizados para a definição do “footprint” na área, baseados em Rocha *et al.* (2002), indicam predominância do vento de direção leste ( $110^\circ$  geográficos ou  $90^\circ$  magnéticos) e área com maior contribuição localizada entre 300 – 400 m da torre (Figura 8).

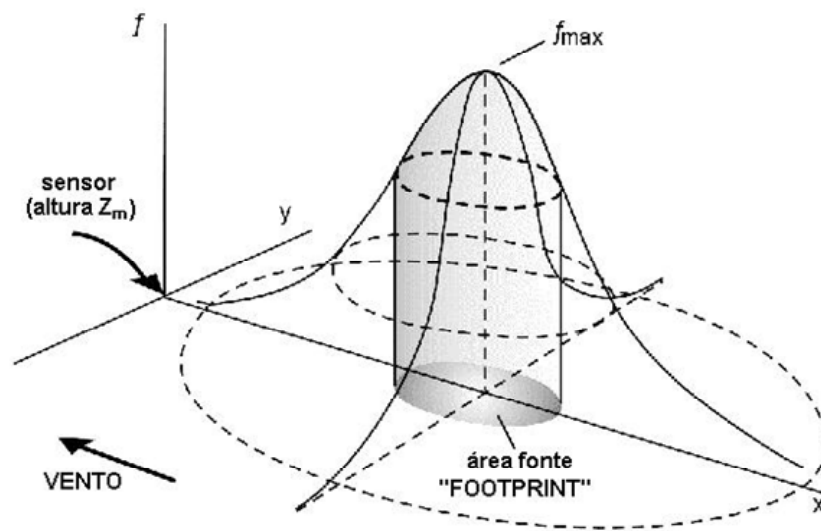


Figura 8 – Ilustração do conceito de “footprint” - região da superfície do solo que determina o “eddy flux” vertical médio avaliado na torre micrometeorológica. Sensor (altura  $Z_m$ ) – base da torre,  $f_{max}$  – fluxo máximo medido pela torre segundo intensidade e direção do vento predominante,  $x$  – distância da torre que define sua área de influência,  $y$  – plano da torre.

As espécies foram selecionadas principalmente pela sua importância na estruturação do ecossistema (IVI – Índice de Valor de Importância no levantamento fitossociológico obtido por Latansio *et al.* 2006). Foram selecionadas três espécies: *Myrcia lingua* (O.Berg) Mattos (espécie sempre-verde dominante do estrato inferior, altura média de 2 a 4 m), *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. (espécie semi-decídua dominante do estrato médio, altura média de 4 a 6 m) e *Anadenanthera*

*falcata* (Benth.) Speg. (espécie decídua dominante do estrato superior; altura média de 8 a 10 m), (Figura 9).

Segundo Durigan *et al.* (2004 b), a espécie dominante do sub-bosque na área, *Myrcia lingua* (O.Berg) Mattos (Figura 9A) popularmente conhecida como “brasa-viva”, é pertencente à Família Myrtaceae, possui hábito arbóreo (árvores de pequeno porte), troncos tortuosos e casca escura, espessa, descamante em placas alongadas, vermelho-escuras internamente, ramos com casca esfoliativa e ferrugínea. Suas folhas são simples, opostas, alternas ou verticiladas, de tamanho variável, coriáceas e densamente pilosas na superfície abaxial, possuem glândulas translúcidas (visíveis a olho nu) e flores alvas em panículas axilares ou terminais (Figura 9B). No Estado de São Paulo, ocorre em fisionomias campestres de Cerrado, Cerrado típico e, eventualmente, Cerradão.

A espécie dominante do estrato intermediário, *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. (Figura 9C), conhecida popularmente como “pindaíba-do-campo ou pimenta-de-macaco”, pertencente à Família Annonaceae, é uma árvore pequena de tronco ereto e casca marrom-escura, finamente sulcada a fendilhada na base do tronco em árvores velhas. Suas folhas são simples (Figura 9D), alternas dísticas, lanceoladas e pubescentes em ambas as faces, as flores são brancas, grandes e aparecem nas axilas das folhas, possuem cheiro agradável e bem característico dessa espécie, que aparece no Estado de São Paulo em fisionomias campestres de Cerrado, Cerrado típico e em Cerradão.

A espécie decídua que aparece dominando o dossel da área de estudo, *Anadenanthera falcata* (Benth.) Speg. (Figura 9E), conhecida popularmente como “angico-preto ou angico-do-cerrado”, é uma espécie pertencente à Família Leguminosae, Sub-família Mimosoidae, suas árvores são de grande porte, a casca é marrom escura, muito espessa (suberosa), fendilhada e com cristais irregulares. Como visualizado na Figura 9F, suas folhas são alternas, compostas bipinadas (foliólulos com cerca de 5 mm de comprimento e 1 mm de largura), pecíolo com glândula oblonga, flores creme em panículas de glomérulos globosos. Essa espécie ocorre em fisionomias campestres de Cerrado, Cerrado típico e Cerradões de todo o Estado de São Paulo, porém sua distribuição é mais ampla, podendo ser encontrada por quase toda a América Latina (Torres & Repke 2005).



Figura 9 – Fotos das espécies estudadas: (A) – *Myrcia lingua* (O.Berg) Mattos (“brasa-viva”) e (B) – detalhe de suas folhas e botões florais; (C) – *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. (“pimenta-de-macaco” ou “pindaíba-do-campo”) e (D) – detalhe de um ramo florido; (E) – *Anadenanthera falcata* (Benth.) Speg. (“angico-preto” ou “angico-do-cerrado”) e (F) – detalhe de uma folha madura.

### 3.3. Seleção de indivíduos

Foram instalados três andaimes (6 m de altura – Figura 10) nas parcelas de ocorrência da espécie dominante do dossel *A. falcata*, ou seja, nas 10 primeiras parcelas, devido à sua distribuição agregada (as demais espécies possuíram distribuição uniforme) e maior altura média das plantas (Latansio *et al.* 2007). Escolheu-se 10 indivíduos de cada espécie para a realização das medidas, segundo sua proximidade aos andaimes que permitiram acesso às copas, ausência de lianas, bom estado fitossanitário das folhas e altura próxima à média encontrada para cada espécie na área. As medidas foram realizadas em folhas de sol maduras do dossel.



Figura 10 – Andaime de 6 m de altura instalado nas parcelas da área de estudo que possibilitou as medidas de fotossíntese na copa das árvores.

### 3.4. Potencial hídrico ( $\psi$ ) e Conteúdo relativo de água foliar (CRA)

As avaliações do  $\psi$  foram realizadas com uso de Câmara de pressão (ou Câmara de Scholander – PMS, Instrument co., Oregon, USA, Modelo 100), utilizando-se folhas destacadas. A pressão aplicada na folha para produzir a saída de água é igual e oposta à tensão no xilema da planta

intacta, sendo que o potencial osmótico da seiva do xilema é normalmente menor que  $-0,02$  MPa, a pressão hidrostática no xilema é igual ao  $\psi$  (Beadle *et al.* 1993). Os dados foram coletados em dois horários (5h e 12h) nos dias da realização das medidas de fotossíntese (Curvas A x RFA e fluorescência), em 10 indivíduos de cada espécie, uma folha por indivíduo.

O conteúdo de água (CA) foi avaliado através da coleta e pesagem de material foliar com uso de balança semi-analítica (Shimadzu, Modelo ELD 300, Shimadzu Corporation, Japão) e segundo a equação:  $CA = [(MF - MS)/MS] \times 100$  (%); onde MF – massa fresca; MS – massa seca. O CRA foi estimado através da seguinte equação:  $CRA = [(MF - MS)/(MT - MS)] \times 100$  (%); onde MT – massa túrgida, obtida através da imersão da folha (cortada ao meio para *M. lingua* e *X. aromatica* e inteira para *A. falcata*) em água por 24h, retirada do excesso de água com auxílio de guardanapo de papel toalha e pesagem da mesma (Beadle *et al.* 1993). Foram utilizadas nessa avaliação 3 folhas de cada indivíduo utilizado nas medidas de  $\psi$ , às 5h e 12h, com exceção de *A. falcata* que, devido á dificuldade de preservação dos foliólulos de suas folhas compostas, utilizou-se apenas uma folha. As folhas foram acondicionadas em recipientes específicos (que as mantinham distendidas), e estes colocados em sacolas térmicas contendo bolsas de gel congeladas, de modo a impedir a perda de água durante o transporte na saída do Campo e subsequente análise.

### 3.5. Área foliar específica (AFE)

Foi calculada segundo a relação:  $AFE = AF/MS$  ( $m^2 Kg^{-1}$ ), onde AF = área foliar e MS = massa seca da folha. AF foi obtida por mensuração em scanner e calculada pelo programa Leaf Área Measurement (Version 1.3, Copyright 2003, <http://www.shef.ac.uk/~nuocpe/>) e a MS determinada em balança analítica (Shimadzu, Modelo ELD 300, Shimadzu Corporation, Japão) no laboratório, após secagem em estufa a  $60^\circ C$  por tempo suficiente para obtenção de massa constante das folhas.

Foram mensurados dois grupos de folhas: a) as mesmas folhas usadas na determinação do CRA, antes da imersão em água, para avaliação sazonal da AFE – total de 60 folhas por mês de *M.*

*lingua* e *X. aromática* e 20 de *A. falcata*, e b) as folhas usadas nas medidas das trocas gasosas, para cálculo da assimilação fotossintética líquida máxima por massa foliar, calculada segundo a relação  $A_{\text{mass}} = A_{\text{max}} \times \text{AFE}$  da folha medida, e correção de área no equipamento – quando a folha não preenchia a câmara de medida de 6 cm<sup>2</sup>. Essa correção da área no equipamento foi necessária apenas para a espécie com folhas compostas *A. falcata*, e as partes mensuradas dos foliólulos foram cortadas com auxílio de um estilete para posterior medida em scanner e obtenção da AF e AFE.

### 3.6. Fotossíntese

#### 3.6.1. Caracterização das trocas gasosas

Foram avaliadas através de analisador de gás por infravermelho (LiCor - 6400). As medidas foram realizadas em folhas maduras nas copas das árvores (mínimo de quatro indivíduos por espécie), ao longo do período compreendido entre agosto de 2005 e agosto de 2006 e as seguintes abordagens foram caracterizadas: andamento diário das trocas gasosas com medidas a cada duas horas entre 7h e 17h (média de 40 pontos por espécie em cada horário, obtidos nos meses de início de estação – setembro/05, dezembro/05, março/06 e junho/06) realizadas com uso de câmara específica para entrada de radiação solar natural; curvas de resposta à luz mensais ( $A \times \text{RFA}$ ) para identificação da fotossíntese máxima ( $A_{\text{max}}$ ), radiação fotossinteticamente ativa na saturação da fotossíntese ( $\text{RFA}_{\text{sat}}$ ) calculada a partir do ponto de saturação de luz ( $\text{RFA}_{\text{sat}}$  é a radiação correspondente à  $A_{\text{sat}} = 0,9 \times A_{\text{max}}$ ,  $A_{\text{sat}}$  é a fotossíntese saturada), dinâmica da condutância estomática ( $g_s$ ), transpiração ( $E$ ) e eficiência do uso da água ( $\text{EUA} = A/E$ ), com uso de câmara de luz artificial e cilindro de CO<sub>2</sub>. As curvas  $A \times \text{RFA}$  foram obtidas segundo variação do RFA entre 0 e 2000  $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  de forma decrescente, após aclimatação da folha nessa iluminação (alcançada com aumento gradual de RFA e observação do valor de  $g_s$  até o coeficiente de variação total ficar menor que 0,3%). Foram tomadas 12 medidas nas seguintes intensidades de RFA: 2000, 1500, 1000, 700, 500, 300, 150, 100, 70, 50, 30 e 0  $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . A concentração do CO<sub>2</sub> foi mantida constante a 360 ppm. A temperatura foliar foi mantida entre 22 e 30°C.



Devido às dificuldades encontradas em campo nas medidas de andamento diário causadas pela alta variação da radiação solar ao longo do dia, foi mensurado, no mês de julho de 2006, o acompanhamento do andamento diário das trocas gasosas sob duas diferentes metodologias: medidas concomitantes com câmara de luz natural (que permite a entrada da radiação solar, como nas demais avaliações de andamento diário) e com câmara de luz artificial controlada. Nas câmaras de luz artificial manteve-se ao longo do dia o valor da RFA de saturação da fotossíntese ( $RFA_{sat}$ ) para aquele mês em  $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

A análise das curvas de assimilação de  $\text{CO}_2$  em resposta à luz (curvas A x RFA) foi realizada através do modelo hiperbólico não retangular (Thornley 1976):

$$\Theta A^2 - (\Phi \times RFA + (A_{max} + Rd)) \times A + (\Phi \times RFA \times A_{max}) = 0$$

Onde RFA – radiação fotossinteticamente ativa;  $\Theta$  – curvatura (adimensional);  $A_{max}$  – assimilação líquida máxima ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ );  $Rd$  – taxa de respiração no escuro ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ); e  $\Phi$  – eficiência quântica baseada na luz incidente ( $\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$  quanta). A variável é a intensidade luminosa ( $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e a saída do modelo é a taxa de assimilação líquida de  $\text{CO}_2$  ( $A$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). O modelo foi ajustado para dados de Campo por rotina do Excel (Microsoft Excel X for Windows segundo Domingues 2005) retornando o valor de curvatura associada com o menor erro, dado um rendimento quântico aparente fixado e dados de Campo para  $A_{max}$  e  $Rd$ . A eficiência quântica baseada na incidência de luz para plantas C3 foi considerada fixa e igual a  $0,047 \text{ mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$  quanta (Ehleringer & Bj\u00f6rkman 1977).

As análises das superf\u00edcies de resposta foram realizadas com uso do Programa Surfer 8 (vers\u00e3o 8.03, Surface Mapping System, Golden Software, Inc.).

A assimilação fotossint\u00e9tica potencial de cada esp\u00e9cie foi calculada a partir dos comportamentos demonstrados nos andamentos di\u00e1rios sazonais, por exemplo, o andamento di\u00e1rio avaliado em setembro foi utilizado para o c\u00e1lculo da fotoss\u00edntese potencial nos meses de setembro,

outubro e novembro, e assim por diante. Para cada horário do andamento diário considerou-se uma assimilação relativa à assimilação máxima da curva: então se a assimilação máxima de dezembro foi de  $10 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  às 11h, esta corresponde a 1,0 na escala relativa; e às 9h a assimilação foi de  $5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  equivalendo então a 0,5. Para cada mês foi utilizada a  $A_{\text{max}}$  média definida nas curvas  $A \times \text{RAF}$ . Para os demais horários não mensurados (p.e. 8 e 10h), foi definida uma média entre o horário posterior e o anterior. O cálculo do desvio padrão seguiu o mesmo procedimento. Assim foi possível determinar o valor médio da assimilação diária para cada espécie, que então foi multiplicado por 30 dias de modo definir o valor mensal. A soma dos valores mensais compôs então o valor final anual expresso em  $\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ .

O período considerado foi entre setembro de 2005 e agosto de 2006.

### 3.6.2. Fluorescência da clorofila *a*

As medidas de Fluorescência da clorofila *a* foram realizadas através do uso de Fluorômetro (PAM 2100, Walz, Effeltrich, Germany) como descrito por Schreiber *et al.* (1986), Schindler & Lichtenthaler (1996) e Burkart (1994). Foram realizadas mensalmente curvas de resposta à luz em folhas aclimatadas à luz em pelo menos 3 indivíduos de cada espécie, identificando os seguintes parâmetros: taxa de transporte de elétrons (TTE), rendimento quântico do fotossistema II (Rq, do inglês *yield*), dissipação fotossintética (Df, do inglês *photosynthetic quenching* – Qp) e dissipação não fotossintética (Dnf, do inglês *non photosynthetic quenching* – Np).

A luz vermelha modulada ( $0,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) foi aplicada para determinar  $F_0$  (fluorescência mínima). A luz vermelha actínica contínua foi de  $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  e o pulso de saturação de luz (1s) de  $3000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Essa cinética permite a determinação do Rq máximo do PSII no estágio iluminado ( $F_v'/F_m'$ , onde  $F_v'$  – fluorescência variável e  $F_m'$  – fluorescência máxima), a eficiência quântica real do PSII ( $\Delta F/F_m'$ ) assim como a Df e Dnf. Esses parâmetros da fluorescência da clorofila *a* foram determinados de acordo com Schreiber *et al.* (1986) e Van Kooten & Snel (1990).

### 3.7. Anatomia foliar

Foram coletadas 3 folhas maduras e expostas ao sol de 4 indivíduos por espécie (12 folhas de cada) no mês de agosto/06, incluídas em FAA 70 (5 mL de Formol 40%, 5 mL ácido acético glacial e 90 mL de álcool 70%) e posteriormente em álcool 70%. Os cortes anatômicos foliares foram realizados à mão livre com uso de lâmina de alumínio, no sentido transversal, colocados em lâmina e lamínula para foto em Fotomicroscópio de luz (JENAMED 2, Carl Zeiss JENA).

### 3.8. Espessura foliar

Foi mensurada a espessura foliar com uso de Paquímetro digital (Mitutoyo, Absolute Digimatic, Modelo nº CD – S6''C, escala 0,01 mm) em 4 folhas de 5 indivíduos para cada espécie (total de 20 folhas por espécie), no mês de janeiro de 2007.

### 3.9. Análises Estatísticas

Os dados foram analisados através de análise de variância múltipla ANOVA (Método de Tukey, Tukey 1953 *apud* Zar 1994) e Teste t ( $P < 0,05$ ), em software WINSTAT (R. Fitch Software, Cambridge, MA, EUA).

## 4. Resultados

### 4.1. Relações hídricas

#### 4.1.1. Potencial hídrico foliar ( $\psi$ )

Como apresentado na Figura 11, em todos os meses analisados, as espécies apresentaram valores significativamente maiores de  $\psi$  às 5h (antemanhã) que os encontrados para as 12h. Da mesma forma, para as três espécies, o  $\psi$  da antemanhã apresentou os menores valores em julho e agosto/06 (meses com os maiores déficit hídricos, 56 e 38 mm respectivamente) mostrando pouca recuperação hídrica noturna. As melhores condições foram encontradas nos meses de janeiro e fevereiro de 2006, com valores próximos de zero, mostrando ótima recuperação noturna das espécies nesses meses, acompanhando suas altas taxas de pluviosidade (298 e 296,5 mm, respectivamente) e baixos déficits hídricos (8 e 0 mm, respectivamente). De modo geral, *M. lingua* apresentou melhor recuperação hídrica noturna que a espécie semi-decídua *X. aromatica*, seguida de *A. falcata*, com médias gerais de  $-0,17 \pm 0,19$ ,  $-0,21 \pm 0,25$  e  $-0,29 \pm 0,37$  MPa respectivamente.

Considerando as medidas das 12h, *M. lingua* e *X. aromatica* apresentaram novamente os maiores valores (média geral de  $-1,54 \pm 0,65$  e  $-1,58 \pm 0,58$  MPa, respectivamente), e *A. falcata* obteve os menores valores (média geral de  $-2,05 \pm 0,76$  MPa), sendo sempre maiores nos meses que antecedem dezembro de 2005 para todas as espécies, passando a diminuir a partir deste até agosto de 2006 (déficit hídrico já bem estabelecido).

Não foi possível realizar as medidas em setembro para *X. aromatica* devido às chuvas constantes na última semana do mês. Em dezembro, os altos valores encontrados para *M. lingua* e *X. aromatica* às 12h devem-se à chuva no dia da realização das medidas (precisamente dia 18 de dezembro, quando choveu 3,5 mm após uma semana sem chuvas e com déficit hídrico de 6 mm), diferente da *A. falcata*, que foi mensurada no dia anterior, que foi ensolarado. Porém, comparando as duas primeiras espécies, *X. aromatica* apresentou valores mais altos (quase zero) mostrando recuperação hídrica durante o dia chuvoso, diferente da espécie *M. lingua* que manteve seu status hídrico constante mesmo com a alta umidade do ar.

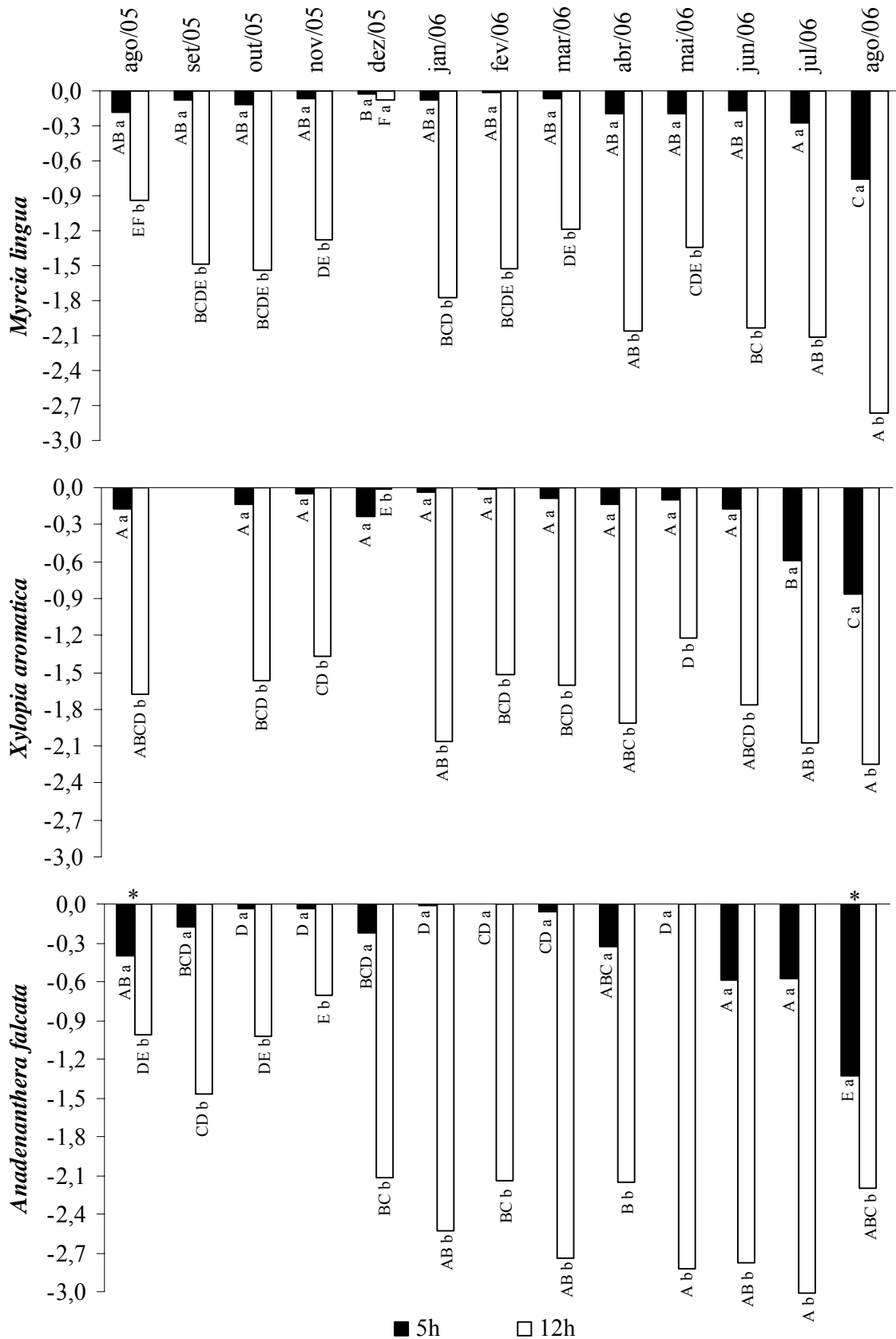


Figura 11 – Potencial hídrico (MPa) na antemã (5 h) e ao meio dia (12 h) de *M. lingua*, *X. aromatica* e *A. falcata* na Gléba Pé-de-Gigante para o período entre agosto de 2005 e agosto de 2006. Letras diferentes indicam significância para ANOVA,  $P < 0,05$ , minúsculas entre os horários no mesmo mês e maiúsculas entre os meses no mesmo horário. \* – medida em galhos sem folhas.

Essa queda do  $\psi$  das 5h em dezembro para *X. aromatica* e *A. falcata* deve-se ao déficit hídrico ocorrido na semana de medida, que caracterizou um veranico nesse mês de altas temperaturas. As medidas de  $\psi$  obtidas nos meses de agosto de 2005 e 2006 em *A. falcata* foram realizadas em galhos desfolhados, devido à deciduidade dos indivíduos.

#### 4.1.2. Conteúdo relativo de água foliar (CRA)

O CRA expressa o grau de hidratação da folha no momento da coleta em relação ao conteúdo máximo de água em estado de saturação completa (indicado pela massa túrgida). Assim, ao analisar a Figura 12 podemos verificar que a espécie *M. lingua* apresentou diferenças significativas entre o grau de hidratação das folhas no primeiro e segundo horários para os meses de setembro a abril, com exceção de dezembro, quando a coleta foi realizada em dia chuvoso e após noite também chuvosa. O fator que parece estar relacionado a estas diferenças é a temperatura, que esteve em média acima de 23°C e também os menores déficits hídricos (ou nulos, como em novembro e fevereiro) que caracterizaram um alto  $\psi$ , mostrando que nessas condições essa espécie não regulou a abertura estomática e perdeu bastante água durante o dia. As diferenças entre os meses foram sempre maiores que 4%, chegando a 13% em outubro.

Nos meses com as menores taxas de precipitação, quando as medidas foram realizadas depois de pelo menos 3 semanas sem chuvas e com déficits hídricos já bem estabelecidos (agosto/05, maio, junho e julho), os valores das 5h e das 12h não tiveram diferenças significativas, sugerindo que a espécie regulou sua condutância estomática visando economia hídrica ou teve acesso a água em camadas mais profundas do solo. O menor valor de CRA na antemanhã para a espécie (< 80%) foi encontrado em agosto/06 (único mês com déficit hídrico pronunciado, temperatura atmosférica maior que 23°C e temperatura foliar chegando a 28°C, ver Tabela 1), nesse mês, o CRA ao meio dia foi maior que na antemanhã.

*X. aromatica* apresentou diferenças estatisticamente significativas do CRA entre os horários nos meses de agosto/05, novembro, dezembro, janeiro, fevereiro, maio e agosto/06. Os meses de

maiores CRA foram os que se caracterizaram pelos maiores déficits hídricos (abril, maio, junho e julho) e também dezembro, após veranico de duas semanas. O menor valor de CRA na antemanhã para a espécie (< 80%) foi encontrado em agosto de 2006 (déficit hídrico associado à alta temperatura) e, com exceção de agosto de 2005, os meses que apresentaram os menores valores de CRA ao meio dia foram os de maior precipitação (janeiro, fevereiro e março), meses em que a temperatura foliar alcançou os maiores valores (acima de 29°C, ver Tabela 1). Essa espécie foi a que apresentou as menores diferenças no CRA entre os horários (máximo de 6%), sendo acentuada apenas nos meses de agosto/05, dezembro, janeiro e fevereiro.

A espécie decídua *A. falcata* apresentou diferenças entre os horários em todos os meses analisados, e essas diferenças foram sempre maiores que 4% (com exceção de dezembro), chegando a 12% em janeiro e 19% em julho, sugerindo ausência de controle estomático. Os valores do CRA na antemanhã não ficaram abaixo dos 80% em nenhum dos meses avaliados, enquanto que os do meio dia, apenas em setembro ultrapassaram esse valor, indicando que essa espécie mantém suas folhas sempre bem hidratadas quando não senescentes.

Comparando as três espécies em termos de média total (todos os meses juntos), o CRA da antemanhã foi muito semelhante (média de 87,2% para *M. lingua*, 87,9% para *X. aromatica* e 86,1% para *A. falcata*). As médias das 12h foram diferentes, *A. falcata* obteve o menor valor (75,6%), seguida de *M. lingua* (83,5%) e *X. aromatica* (86,2%), concordando com o resultado do  $\psi$  que se apresentou menor para a espécie decídua e mostrando novamente que esta espécie perde mais água ao longo do dia que as espécies de hábito sempre-verde e semi-decídua. A falta das medidas nos meses de agosto (2005 e 2006) para *A. falcata* devem-se à senescência foliar.

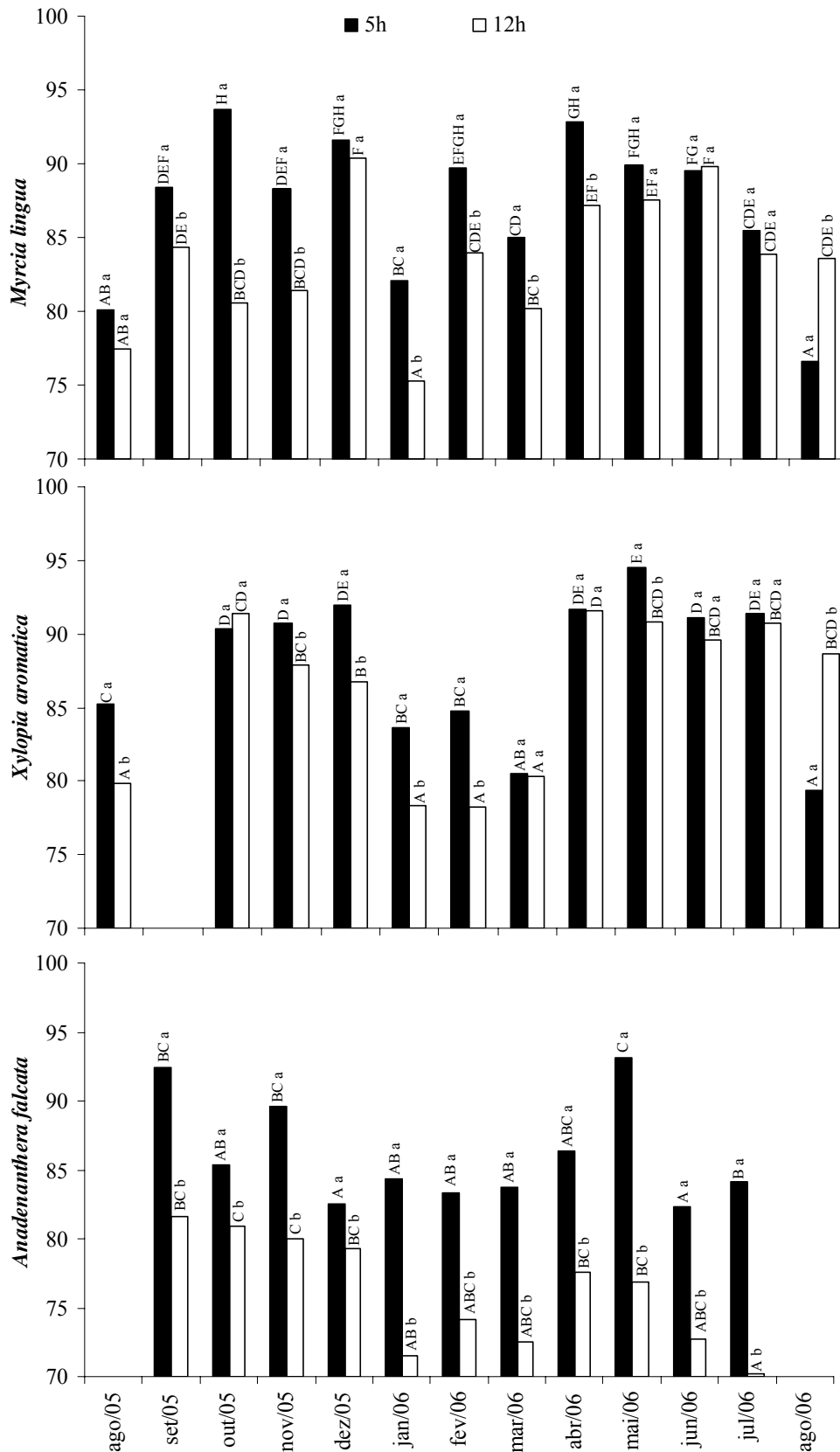


Figura 12 – Conteúdo relativo de água (CRA – %) de *M. lingua*, *X. aromatica* e *A. falcata* na Gléba Pé-de-Gigante para o período entre agosto de 2005 e agosto de 2006. Letras diferentes indicam significância para ANOVA,  $P < 0,05$ , minúsculas entre os horários no mesmo mês e maiúsculas entre os meses no mesmo horário.



## 4.2. Características foliares

### 4.2.1. Área foliar específica (AFE)

A área foliar específica apresentou comportamento quase linear ao longo do ano para *M. lingua* (Figura 13). Por ser uma espécie sempre-verde, os lançamentos de folhas novas e perda das folhas velhas ocorrem simultaneamente, mantendo a AFE relativamente uniforme ao longo dos meses. Apenas em outubro e novembro, o evento da floração coincide com maiores AFE, quando a espécie provavelmente esteve alocando recursos para suportar o evento fenológico reprodutivo, sugerindo também a ocorrência de um evento fenológico vegetativo, isto é, produção de novas folhas (que em geral possuem maior AFE devido à expansão anteceder o amadurecimento foliar).

Da mesma forma, *X. aromatica* apresentou valores bem constantes ao longo dos meses, sendo apenas maiores em fevereiro, quando o evento da floração foi mais evidente e em junho quando frutificou, sugerindo que, assim como em *M. lingua*, a espécie esteve alocando recursos nesses períodos e, portanto, a quantidade de massa foliar foi reduzida aumentando a AFE.

Esse padrão de maiores AFE ocorrendo concomitantemente ao evento de floração e frutificação foi observado novamente para *A. falcata*, porém como espécie decídua, a proporção área/massa foi decaindo com o amadurecimento das folhas até sua perda, mostrando três momentos bem característicos: o primeiro em setembro, associado a floração e produção de novas folhas após o período de deciduidade, o segundo em fevereiro e março, associado também ao evento da floração e o terceiro em junho, associado à frutificação e senescência foliar, nesse mês alguns indivíduos apresentaram-se totalmente desfolhados e apenas com frutos.

Novamente esses dados sustentam as diferentes estratégias vegetativas dessas plantas: a espécie decídua dominante do dossel (*A. falcata*) apresenta maiores AFE (média anual de 11,3) mostrando seu maior investimento em área que em massa ao longo dos meses e perdendo totalmente as folhas nos meses mais secos (junho a agosto); a espécie sempre-verde dominante do sub-bosque (*M. lingua*) apresenta as menores AFE (média anual de 8,4) mostrando seu maior investimento em biomassa foliar, que se mantém praticamente constante ao longo do ano; e *X.*

*aromatica*, espécie semi-decídua dominante do estrato intermediário, apresenta valores intermediários de AFE (média anual de 10,8), uma estratégia semelhante à da *M. lingua* porém com pouco mais investimento em área foliar e com taxas fotossintéticas mais altas, como em *A. falcata*, ver Figura 20B.

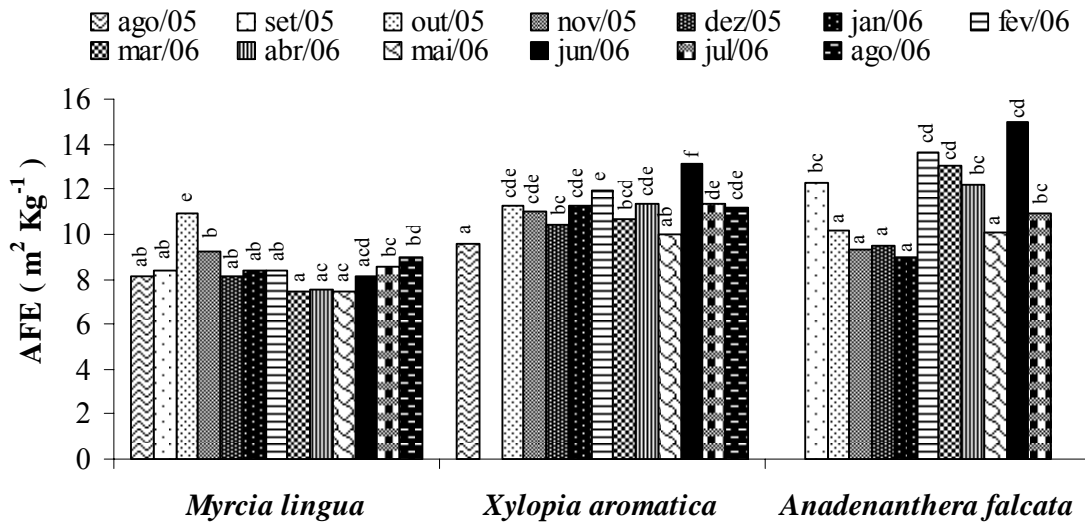


Figura 13 – Médias mensais da área foliar específica (AFE –  $\text{m}^2 \text{Kg}^{-1}$ ) de *M. lingua*, *X. aromatica* e *A. falcata* na Gléba Pé-de-Gigante para o período entre agosto de 2005 e agosto de 2006. Letras diferentes indicam significância para ANOVA,  $P < 0,05$ , entre os meses, para cada espécie.

#### 4.2.2. Anatomia foliar

Os cortes anatômicos transversais das folhas (Figura 14) serviram para complementar a interpretação dos dados mostrando as diferenças estruturais entre as espécies: presença de tricomas na espécie sempre-verde e na semi-decídua (não visualizado), epiderme abaxial papilosa e adaxial com mais de uma camada de células em *X. aromatica*, os parênquimas mais compactados em *A. falcata*, parênquima paliçádico com mais de uma camada de células em *M. lingua*.

Pode-se visualizar na Figura 14 que a espécie *M. lingua* possui maior espessura foliar, seguida de *X. aromatica* e *A. falcata*. Analisamos essas diferenças em espessura através das medidas com Paquímetro digital, que confirmou sua significância ( $N = 20$ ;  $P \ll 0,001$ ):  $0,352 \pm 0,022 \mu\text{m}$  para *M. lingua*,  $0,177 \pm 0,030 \mu\text{m}$  para *X. aromatica* e  $0,094 \pm 0,007 \mu\text{m}$  para *A. falcata*. Todas as espécies são hipoestomáticas.

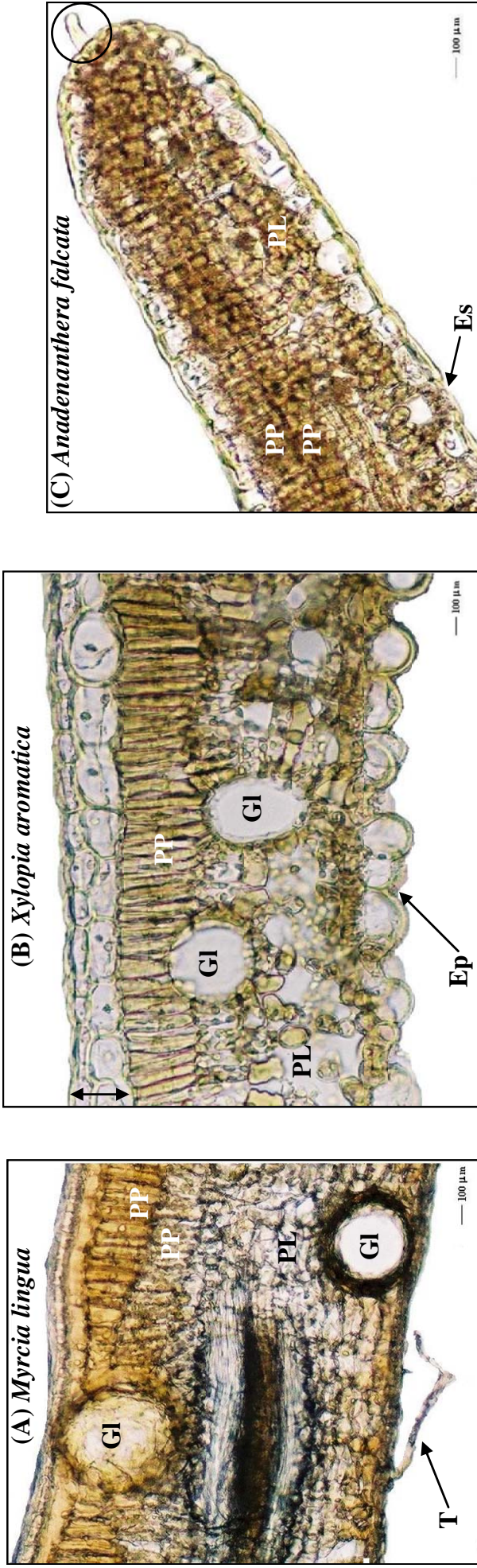


Figura 14 – Cortes foliares transversais das espécies estudadas na Gléba Pé-de-Gigante, feitos à mão livre, sem coloração (aumento de 25x).

(A) – *M. lingua*, detalhe para duas camadas de parênquima paliçádico (PP), glândulas (GI) e presença de tricomas (T); (B) – *X. aromatica*, detalhe para epiderme abaxial papilosa (Ep), parênquima paliçádico com células alongadas (PP), parênquima lacunoso espaçado (PL), glândulas (GI) e mais de uma camada de células epidérmicas adaxiais (seta dupla); (C) – *A. falcata*, detalhe para parênquima paliçádico com duas camadas de células (PP), parênquima lacunoso compacto (PL), estômato na epiderme abaxial (Es) e tricoma na lateral da folha (o).

### 4.3. Fotossíntese

#### 4.3.1. Trocas gasosas

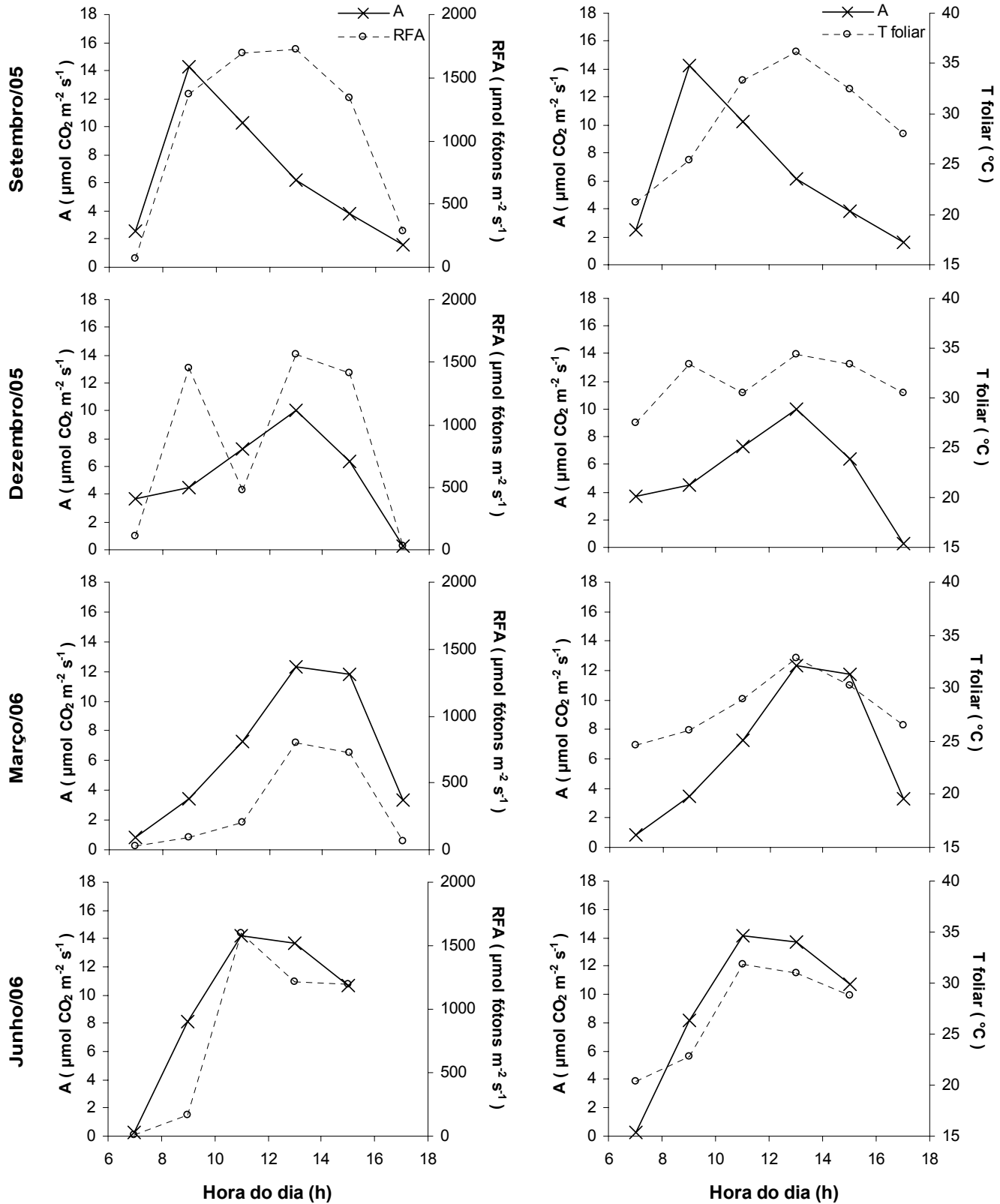
##### 4.3.1.1. Andamento diário das trocas gasosas

O andamento diário mostra o comportamento das trocas gasosas ao longo do dia e quando avaliado sazonalmente nos dá uma boa descrição da variação deste ao longo das estações do ano.

A Figura 15 apresenta o andamento diário da espécie sempre-verde dominante do sub-bosque *M. lingua*. Observa-se no mês de setembro (início da primavera, estação de crescimento) o pico de assimilação fotossintética líquida às 9h (chegando a  $14 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), depois desse horário ocorre uma queda gradual até o mínimo de  $2 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (semelhante ao início do dia). Em dezembro (auge do verão) esse máximo muda para o período da tarde (13h,  $10 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e apresenta-se menor que em setembro, porém o mínimo às 7h foi maior ( $4 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e a queda ao final do dia foi à zero. No mês de março (outono) o valor máximo aumentou para  $13 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  e continuou às 13h, se manteve às 15h e depois caiu para cerca de  $4 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , voltando o ótimo em junho (inverno) para o período da manhã (11h,  $14 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), como em setembro.

De modo geral, o comportamento da assimilação fotossintética líquida acompanhou as mudanças na radiação e na temperatura e não foi observada depressão do meio dia em nenhum dos meses avaliados para esta espécie. As maiores taxas foram nos meses de setembro e junho, com os máximos no período da manhã.

Para a espécie semi-decídua dominante do estrato intermediário, *X. aromatica* (Figura 16), o máximo de assimilação fotossintética líquida no mês de setembro foi de  $13 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , às 9h e 13h, houve uma queda ao meio dia para  $7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  e os mínimos foram de  $2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  às 7h e às 15h. No mês de dezembro o máximo foi alcançado às 11h (quase  $18 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), invertendo o comportamento em relação ao mês anterior. Nesse mês, às 7h a assimilação já era de  $10 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  e depois das 13h esses valores caíram gradualmente até quase zero às 17h.



Junho/06

Março/06

Dezembro/05

Setembro/05

Figura 15 – Andamento diário das trocas gasosas de *M. lingua* na Gléba Pé-de-Gigante para os meses de set/05, dez/05, mar/06 e jun/06: A – assimilação fotossintética líquida ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), RFA – radiação fotossinteticamente ativa ( $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e  $T_{\text{foliar}}$  – temperatura foliar ( $^{\circ}\text{C}$ ).

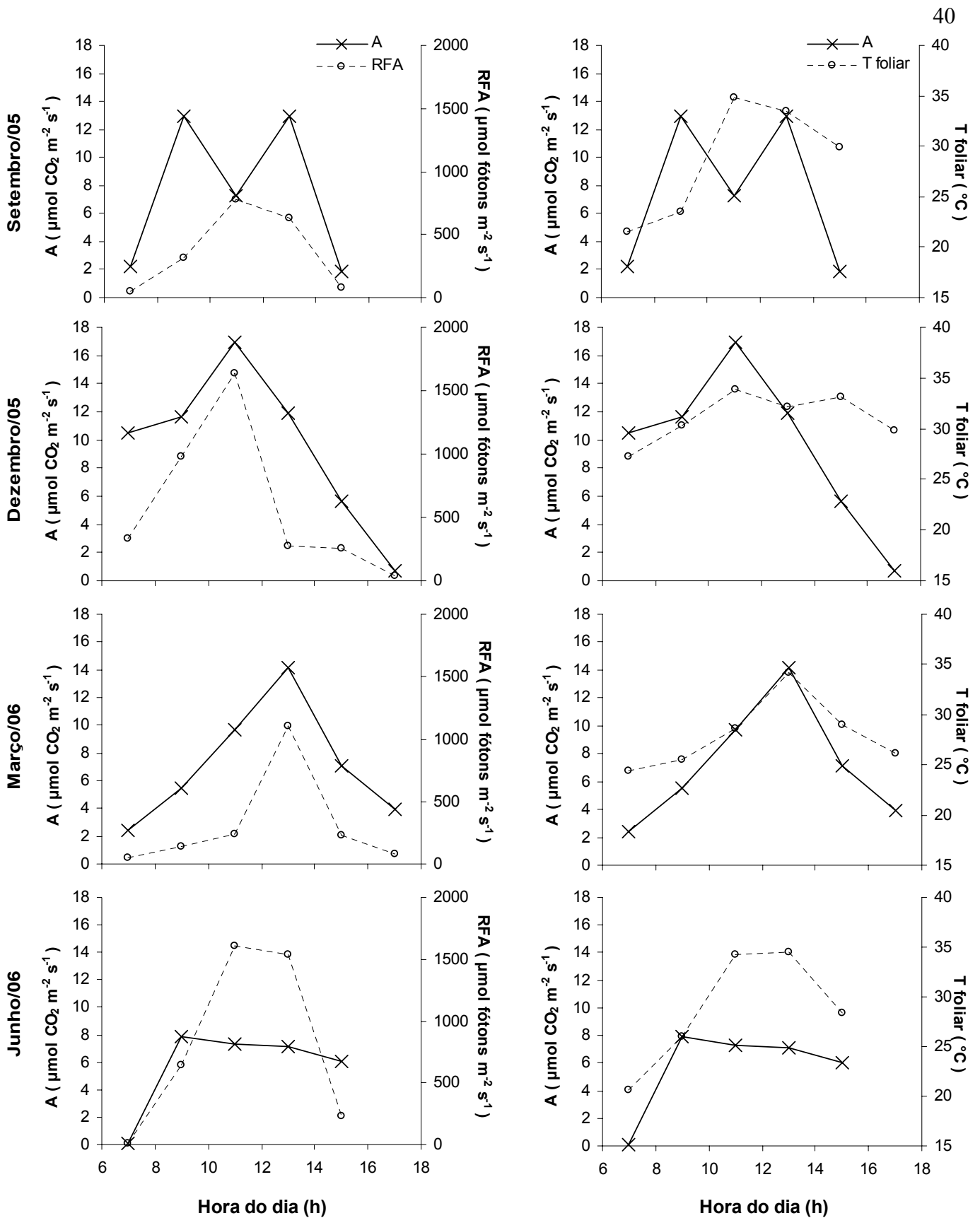


Figura 16 – Andamento diário das trocas gasosas de *X. aromatica* na Gléba Pé-de-Gigante para os meses de set/05, dez/05, mar/06 e jun/06: A – assimilação fotossintética líquida ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), RFA – radiação fotossinteticamente ativa ( $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e  $T_{\text{foliar}}$  – temperatura foliar ( $^{\circ}\text{C}$ ).

Em março, o máximo se igualou ao mês de setembro, porém foi alcançado no período da tarde (13h), e o mínimo às 7h também foi semelhante ao mês de estação de crescimento. Entretanto, nesse mês, a espécie manteve sua assimilação até às 17h, quando atingiu valores por volta de  $4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Já no início do inverno (junho) apresentou queda nas taxas de assimilação ao longo do dia, alcançando o máximo de  $8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  às 9h, que foi diminuindo lentamente nos horários subsequentes. Esse comportamento sugere um controle estomático iniciado em junho e mais evidente nos demais meses de déficit hídrico acentuado (ver Tabela 1).

Quanto à espécie decídua dominante do dossel, *A. falcata* (Figura 17), a assimilação máxima líquida no mês de setembro foi alcançada às 11h ( $12,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) quando apresentou queda brusca até  $2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (seu mínimo para esse mês às 13h, mantido até 15h). No mês de dezembro o máximo de  $15 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  foi ao período da tarde, como em *M. lingua*, às 13h. A assimilação no início do verão, como nas demais espécies já começou mais alta no começo da manhã (7h), e para essa espécie foi de  $7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Após o pico às 13h os valores voltaram a cair até o mínimo de  $3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  ao final do dia.

No início do outono (março) *A. falcata* apresentou seu menor valor de assimilação líquida máxima entre os meses avaliados de andamento diário ( $10 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), também no período da tarde (15h). O mínimo foi alcançado no começo da manhã (7h,  $1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e a queda da assimilação após o pico às 15h chegou a  $5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  no fim do dia, portanto maior que às 7h. No último mês de avaliação (junho), o máximo voltou a ser no período da manhã como no mês de setembro (11h) e com valor semelhante ( $12 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), o mínimo foi menor que em setembro chegando a quase zero às 7h e  $3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  ao final da tarde.

De modo geral as espécies apresentaram um comportamento semelhante em setembro e junho (fim e início do período seco, respectivamente), com os máximos alcançados durante a manhã (lembrando que *X. aromatica* em setembro obteve um outro pico à tarde) e nos meses de dezembro e março (maior precipitação e maiores temperaturas), com os máximos no período da tarde ou ao meio dia (*X. aromatica*), coincidindo com as maiores radiações.

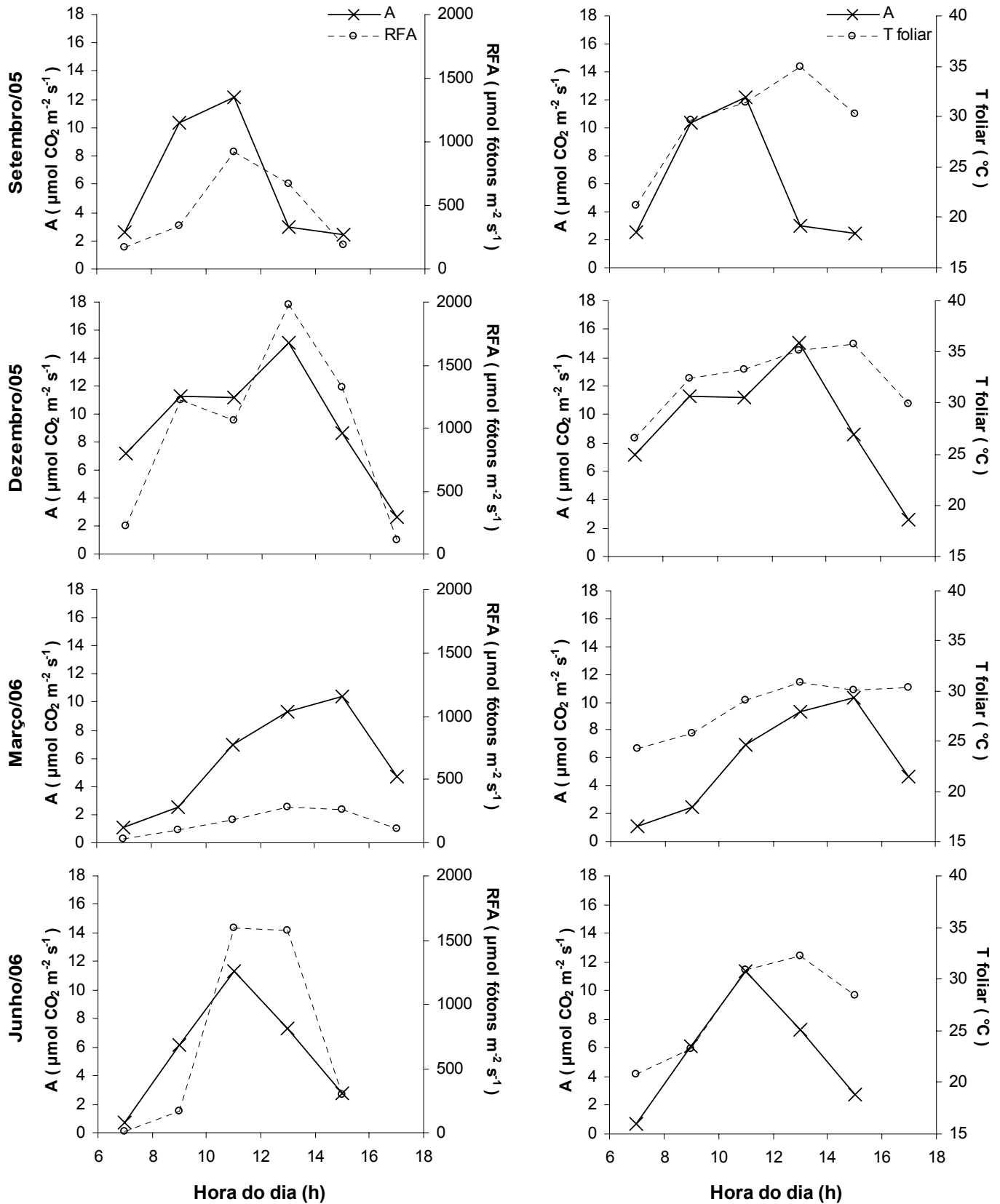


Figura 17 – Andamento diário das trocas gasosas de *A. falcata* na Gléba Pé-de-Gigante para os meses de set/05, dez/05, mar/06 e jun/06: A – assimilação fotossintética líquida ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), RFA – radiação fotossinteticamente ativa ( $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e  $T_{\text{foliar}}$  – temperatura foliar ( $^{\circ}\text{C}$ ).



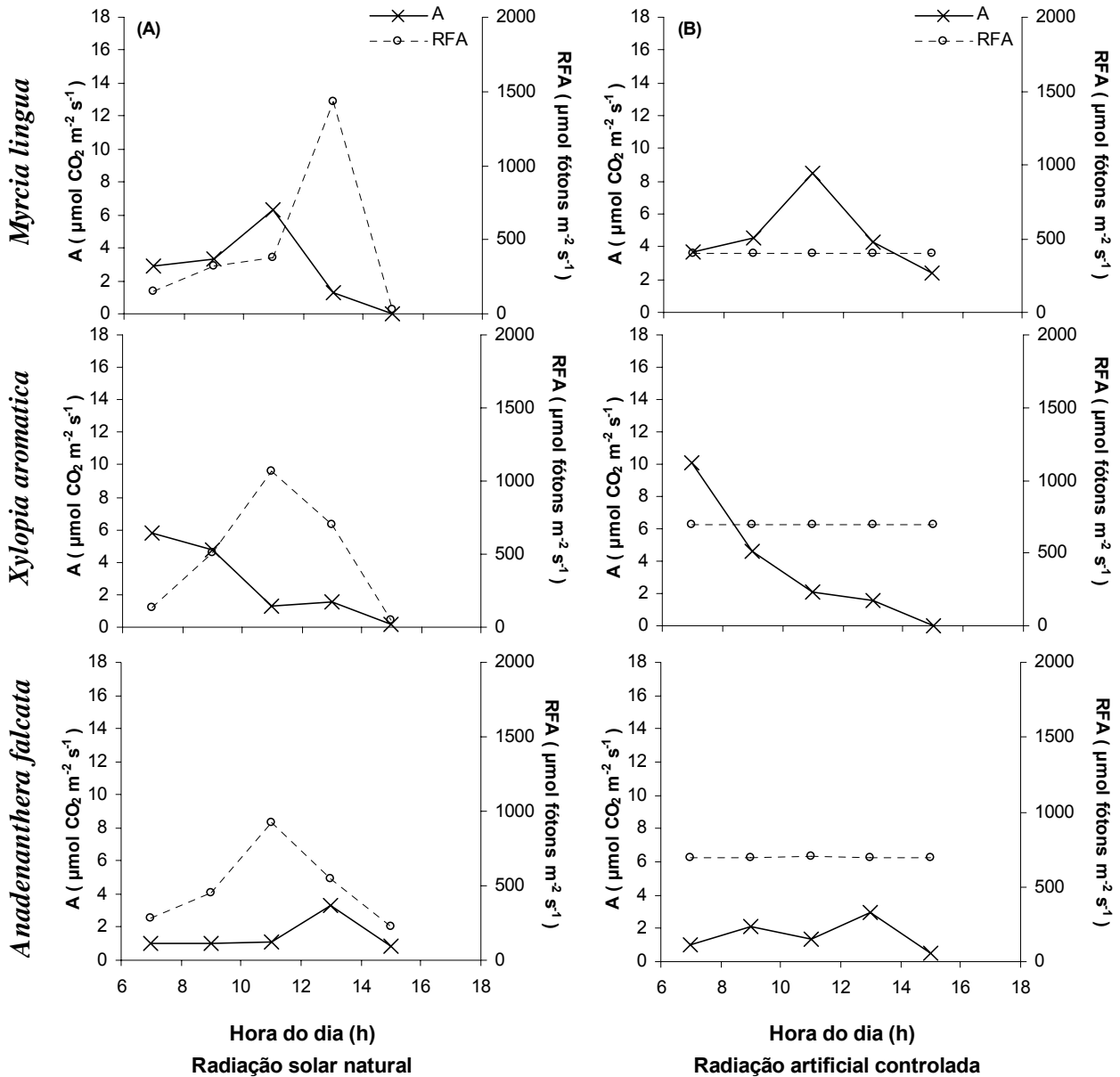


Figura 18 – Andamento diário das trocas gasosas de *M. lingua*, *X. aromatica* e *A. falcata* na Gléba Pé-de-Gigante para o mês de Julho de 2006, (A) – radiação solar natural e (B) – radiação artificial controlada. Onde: A – assimilação fotossintética líquida ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), RFA – radiação fotossinteticamente ativa ( $700 \mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para *A. falcata* e *X. aromatica* e  $400 \mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para *M. lingua*).

Os andamentos diários das trocas gasosas sob duas diferentes metodologias (Figura 18 e 19), mostram que o uso da radiação controlada e constante na saturação da fotossíntese de cada espécie

(700  $\mu\text{mol}$  fótons  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para *A. falcata* e *X. aromatica* e 400  $\mu\text{mol}$  fótons  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para *M. lingua*) não alterou o comportamento da assimilação fotossintética ao longo do dia para todas as espécies estudadas.

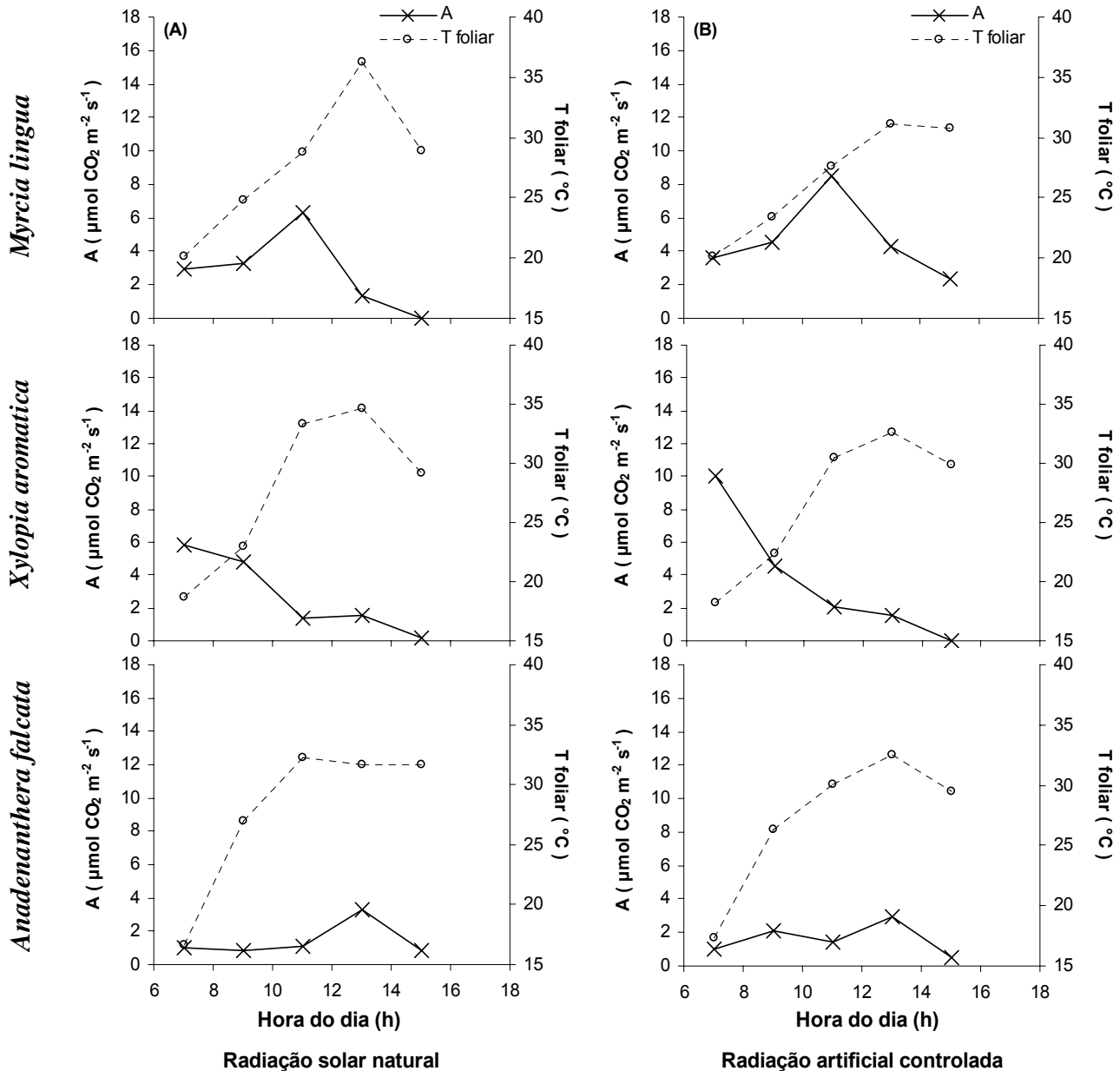


Figura 19 – Andamento diário das trocas gasosas de *M. lingua*, *X. aromatica* e *A. falcata* na Gléba Pé-de-Gigante para o mês de Julho de 2006, (A) – radiação solar natural e (B) – radiação artificial controlada. Onde: A – assimilação fotossintética líquida ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e  $T_{\text{foliar}}$  – temperatura foliar ( $^{\circ}\text{C}$ ).

Foi observado apenas um pequeno aumento nas taxas de *M. lingua* e *X. aromatica* no tratamento com radiação artificial, já que ambas não são espécies de dossel e não recebem tanta radiação direta constante como *A. falcata*, que apresentou maior similaridade entre os dois tratamentos.

Desse modo, demonstra-se que o uso da radiação artificial não altera o comportamento das espécies nas avaliações de andamento diário e, além disso, facilita o trabalho em campo, pois confere independência para as avaliações em relação às condições climáticas (que são bastante limitantes, especialmente durante o período de verão, quando há predominância de dias nublados e chuvosos com baixa disponibilidade de luz).

Aparentemente a  $T_{\text{foliar}}$  associada ao déficit hídrico (56 mm para o mês de julho e 11 mm nas três semanas que antecederam o dia de medida) limitaram as taxas de A em *M. lingua* e *X. aromatica*, pois os maiores valores foram observados apenas no início do acompanhamento quando esse parâmetro encontrava-se abaixo de 25 °C na primeira e abaixo de 20°C na segunda.

Os valores obtidos para *A. falcata* estão muito abaixo do esperado, pois as folhas estavam senescentes.

#### 4.3.1.2. Curvas de luz (A x RFA)

As taxas médias de assimilação fotossintética líquida máxima mensal por unidade de área foliar ( $A_{\text{max}}$ ), representadas na Figura 20A (cálculos estatísticos na Tabela 1), mostram valores menores nos meses onde o déficit hídrico foi mais pronunciado (agosto de 2005, julho e agosto de 2006) para todas as espécies estudadas. *X. aromatica* e *M. lingua* mostraram os menores valores em julho e agosto de 2006 e *A. falcata* em junho e julho, já que estava sem folhas nos meses de agosto.

A maior média de  $A_{\text{max}}$  observada ao longo do ano foi de *A. falcata* no mês de dezembro (17,6  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), mês em que as taxas encontradas para as demais espécies foram comprometidas devido à condição de alta umidade (chuva) e nebulosidade no dia de medida, ambas mostraram uma queda quando comparadas com os demais meses quentes. Como já mencionado

anteriormente, as medidas de *X. aromatica* em setembro, foram impossibilitadas pelas chuvas.

Todas apresentaram uma queda de  $A_{\max}$  no mês de abril, quando as temperaturas começaram a cair, as medidas foram realizadas no dia seguinte da primeira noite fria do ano (17/04/06), sendo essa queda mais acentuada para *M. lingua* e *A. falcata* que para *X. aromatica*.

De modo geral, nos meses em que o déficit hídrico foi menos pronunciado ou nulo (de setembro a março), *M. lingua* apresentou taxas médias de  $A_{\max}$  menores que as demais espécies (que mantiveram valores bem próximos) e em junho sua assimilação líquida máxima foi maior que as demais, mostrando não se afetar com o início do déficit hídrico.

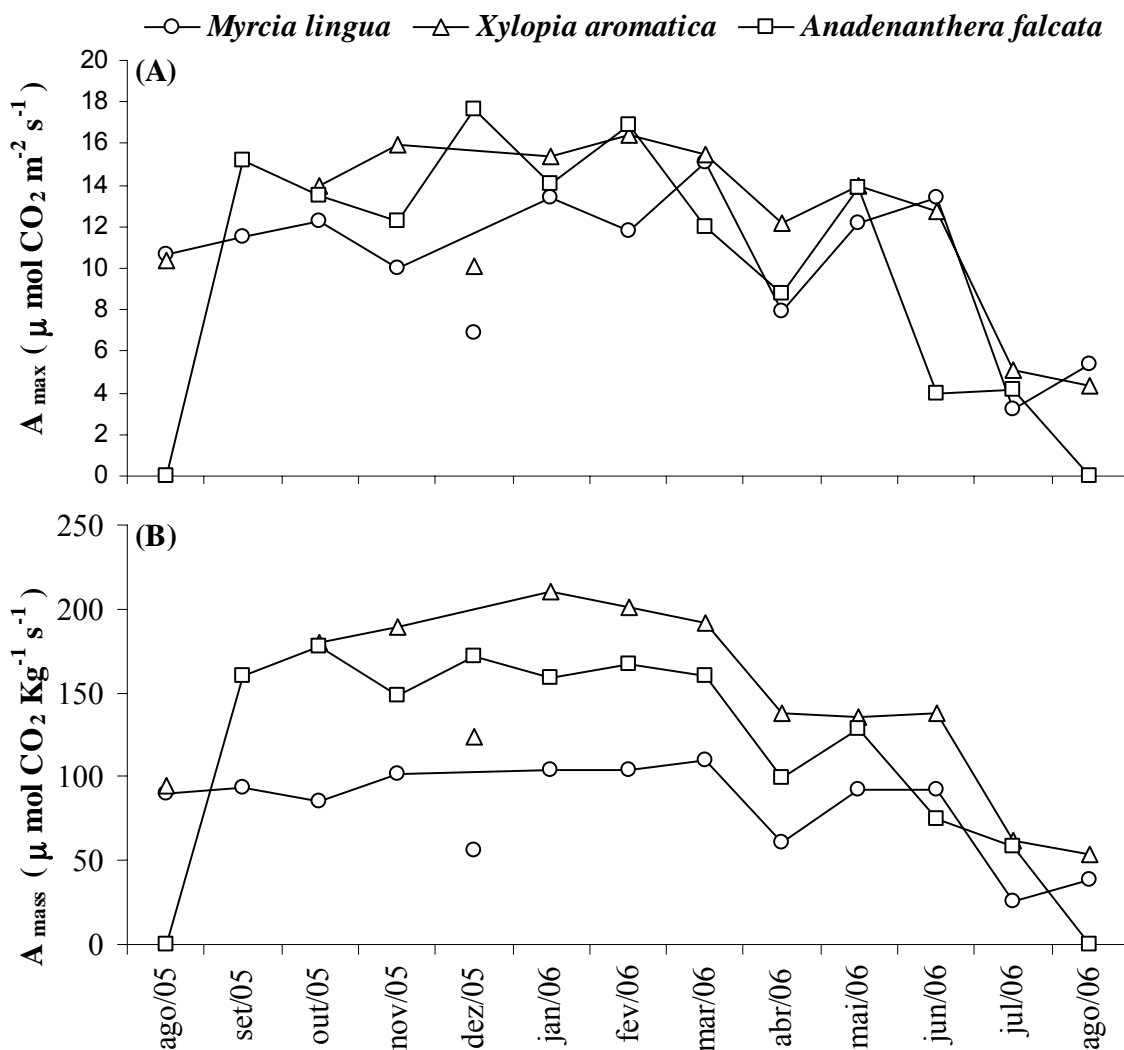


Figura 20 – Médias mensais da (A) – assimilação fotossintética líquida máxima por unidade de área foliar ( $A_{\max}$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e (B) – assimilação fotossintética líquida máxima por unidade de massa foliar ( $A_{\text{mass}}$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ Kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ), de *M. lingua*, *X. aromatica* e *A. falcata* na Gléba Pé-de-Gigante para o período entre agosto de 2005 e agosto de 2006.

Isso fica mais bem visualizado quando se calcula  $A_{\max}$  por unidade de área foliar ( $A_{\text{mass}}$  – Figura 20B), que mostra um aumento nas taxas para *A. falcata* e *X. aromatica*, que possuem menor massa foliar em relação à área foliar (portanto maior AFE), enquanto que para *M. lingua* há uma diminuição desse parâmetro, já que esta possui menor AFE que as demais espécies (Figura 26). Caracterizando, mais uma vez, as diferentes estratégias de cada uma dessas espécies: num extremo *A. falcata*, espécie decídua e dominante do dossel, baixa massa foliar, grande área basal (portanto maior DoR) e alta  $A_{\text{mass}}$ , e no outro extremo *M. lingua* como planta sempre-verde, domina o sub-bosque, possui maior massa foliar e menor área basal que *A. falcata*, com maior número de indivíduos e menor  $A_{\text{mass}}$ . *X. aromatica* aparece com os maiores valores, próximos aos de *A. falcata*.

O  $A_{\text{mass}}$  mostra valores significativamente diferentes dos demais meses apenas em julho para *A. falcata* (Tabela 1), porém já indicava essa tendência de queda em abril, quando as temperaturas caíram. O máximo para *X. aromatica* foi alcançado em fevereiro e para *M. lingua* em novembro (únicos meses que apresentaram déficit hídrico zero). *A. falcata* mostra uma tendência de máximos entre janeiro e março, porém não significativamente diferentes dos demais meses.

As taxas de radiação fotossinteticamente ativa média na saturação da fotossíntese ( $\text{RFA}_{\text{sat}}$ ) mostradas na Figura 21 (cálculos estatísticos na Tabela 1), acompanharam as mudanças em  $A_{\max}$  para as espécies em todos os meses, porém sem diferenças significativas. Há uma tendência na estação de crescimento (primavera e verão) do  $\text{RFA}_{\text{sat}}$  estar relacionado com a posição das espécies na estratificação da formação vegetal, sendo que *A. falcata* apresenta a maior  $\text{RFA}_{\text{sat}}$  (cerca de 700  $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  – estrato superior), *X. aromatica* (estrato intermedi\u00e1rio) com valores similares aos de *A. falcata* e *M. lingua* com menores valores (pr\u00f3ximo aos 400  $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  – estrato inferior).

Mesmo com diferen\u00e7as em  $A_{\max}$  e  $A_{\text{mass}}$ , a Figura 22A e 22B (c\u00e1lculos estat\u00edsticos na Tabela 1) demonstra valores de  $E_{\max}$  e  $g_{\text{smax}}$  muito similares entre as esp\u00e9cies estudadas, por\u00e9m menores nos meses de chuva e maiores nos meses de agosto de 2005 e 2006 na esp\u00e9cie *M. lingua*, sustentando a manuten\u00e7\u00e3o de  $A_{\max}$  nesses meses secos por esta esp\u00e9cie.

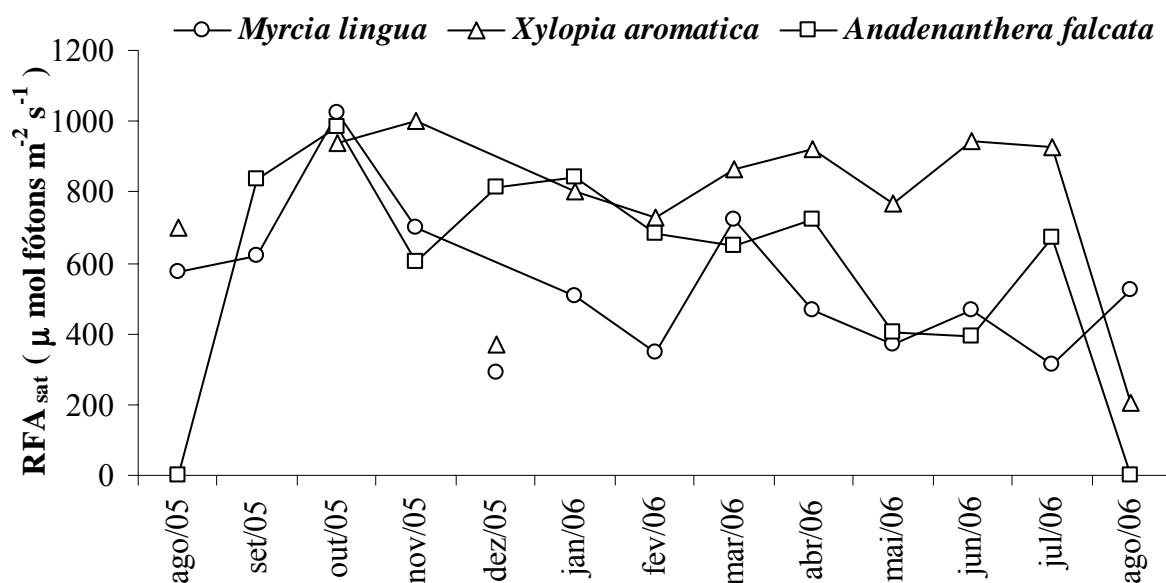


Figura 21 – Médias mensais da radiação fotossinteticamente ativa de saturação da fotossíntese ( $RFA_{sat}$  -  $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) de *M. lingua*, *X. aromatica* e *A. falcata* na Gléba Pé-de-Gigante para o período entre agosto de 2005 e agosto de 2006.

Os menores valores de  $E_{max}$  e  $g_{s_{max}}$  em *M. lingua* foram em julho ( $0,79 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e  $0,0046 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente) assim como para  $A_{max}$ . Porém  $g_{s_{max}}$  se manteve igual na maioria dos meses, diferindo apenas em dezembro, fevereiro e março, quando atingiu os maiores valores ( $0,542$ ,  $0,317$  e  $0,394 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente). Do mesmo modo,  $E_{max}$  diferiu apenas em janeiro e março, atingindo  $4,12$  e  $4,99 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente.

A espécie *X. aromatica* apresentou, no geral, taxas maiores que *M. lingua* tanto em  $g_{s_{max}}$  quanto em  $E_{max}$ , sendo estas também máximas nos meses de maiores temperaturas máximas (janeiro, fevereiro e março) e mínimas nos meses de maiores déficits hídricos (julho e agosto de 2006). Os máximos de  $E_{max}$  chegaram a  $5,4 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$  em janeiro,  $5,73 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$  em fevereiro e  $4,85 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$  em março, acompanhando os maiores valores de  $A_{max}$ . Além disso, mostrou uma tendência dos máximos de  $g_{s_{max}}$  nesses meses, porém sem diferenças estatisticamente significativas. O mínimo foi de  $1,21 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$  em agosto de 2006, junto ao mínimo de  $g_{s_{max}}$  ( $0,057 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

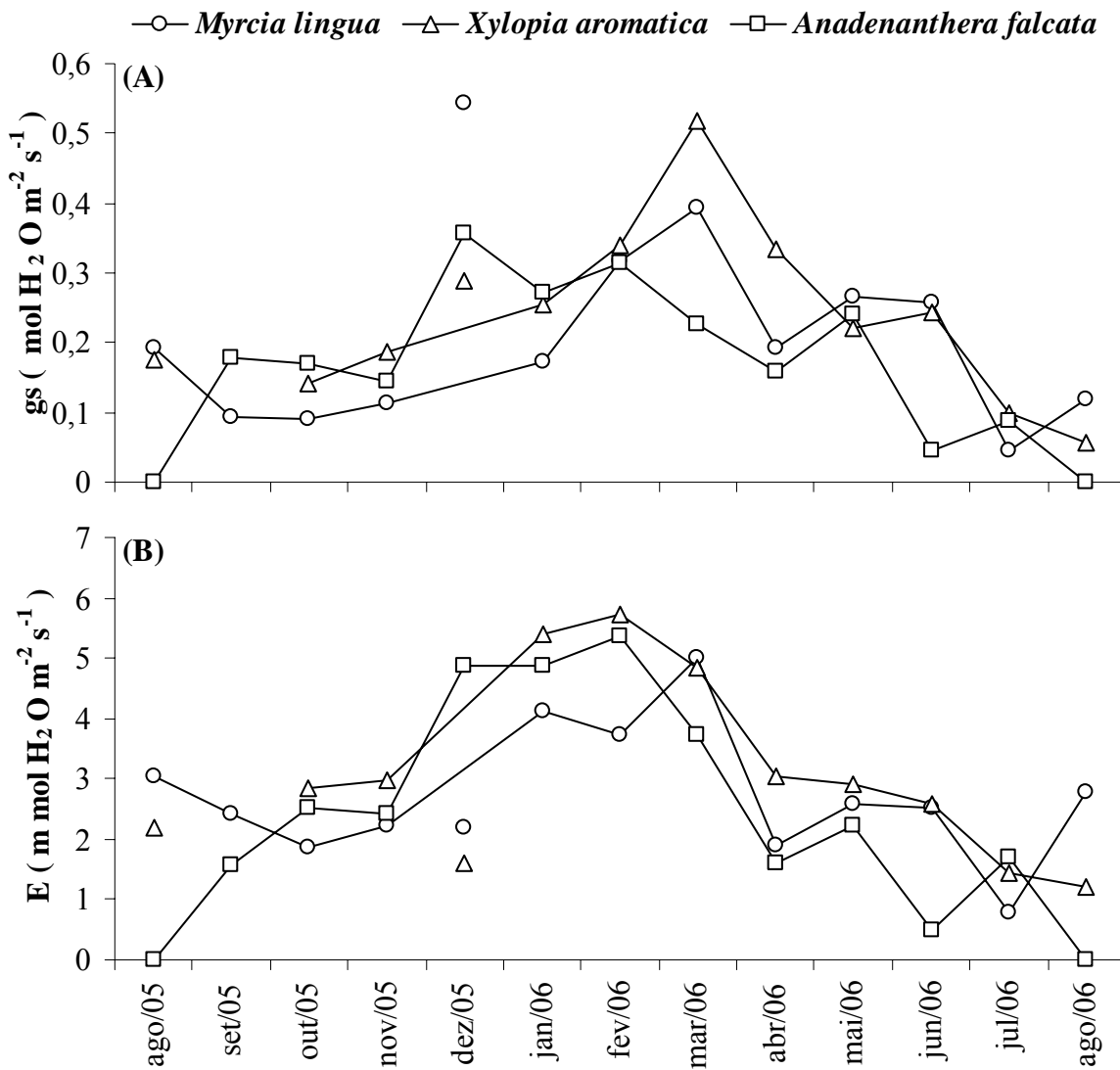


Figura 22 – Médias mensais de (A) – Condutância estomática ( $g_s - \text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e (B) – Transpiração foliar ( $E - \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), correspondentes à assimilação fotossintética líquida máxima de *M. lingua*, *X. aromatica* e *A. falcata* na Gléba Pé-de-Gigante para o período entre agosto de 2005 e agosto de 2006.

A espécie *A. falcata* manteve valores bem próximos aos de *X. aromatica*, ou seja, maiores que os de *M. lingua*. Do mesmo modo, alcançou os máximos de  $E_{\text{max}}$  em meses de maiores temperaturas, sendo  $4,86 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$  em dezembro,  $4,89 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$  em janeiro e  $5,36 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$  em fevereiro. A condutância máxima ( $g_{s\text{max}}$ ) foi de  $0,356 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$  em dezembro e  $0,315 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$  em fevereiro, sustentando as maiores  $A_{\text{max}}$  desses meses.

Os mínimos foram em junho e julho para ambos os parâmetros, mais acentuado no primeiro ( $0,045 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para  $g_{s_{\max}}$  e  $0,48 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para  $E_{\max}$ ). Os demais meses indicaram médias não significativamente diferentes.

Os valores máximos de  $E_{\max}$  e  $g_{s_{\max}}$  para todas as espécies coincidem com as temperaturas foliares mais altas (Tabela 1) nos meses de maior temperatura atmosférica e maior precipitação (dezembro a março), quando chegaram a:  $30$  e  $31^\circ\text{C}$  em *M. lingua*,  $29$  e  $32^\circ\text{C}$  em *X. aromatica* e  $28$  e  $31^\circ\text{C}$  em *A. falcata*.

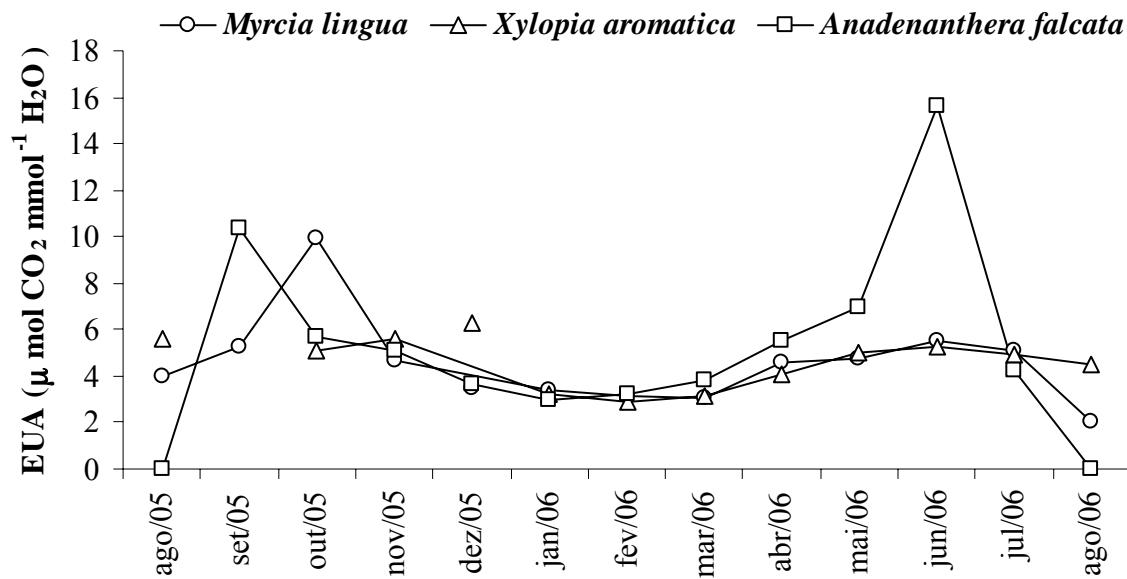


Figura 23 – Médias mensais da eficiência no uso da água (EUA –  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ ) de *M. lingua*, *X. aromatica* e *A. falcata* na Gléba Pé-de-Gigante para o período entre agosto de 2005 e agosto de 2006.

A eficiência do uso da água (EUA – Figura 23) mostra quanto de  $\text{CO}_2$  foi fixado pela folha por molécula de água transpirada, ou seja, perdida para a atmosfera. Assim, esse parâmetro pode nos quantificar quão eficiente é o uso da água por uma espécie ao longo do ano.

Podemos observar um comportamento pouco variável ao longo dos meses de novembro a maio de 2006 para todas as espécies, que obtiveram valores muito próximos mostrando mesma eficiência nos meses mais úmidos. Em setembro (início das chuvas) e junho (início do inverno), *A.*



*falcata* apresentou maior EUA que as demais espécies, devido principalmente à expansão foliar após a deciduidade no primeiro mês e às menores taxas de  $A_{\max}$  no segundo mês. *M. lingua* obteve maior média que as demais em outubro. Novamente os valores de dezembro de *M. lingua* e *X. aromatica* foram desconsiderados devido ao dia de medida chuvoso.

Tabela 1 – Médias mensais e análise estatística ( $P < 0,05$  ANOVA, diferenças entre os meses para cada parâmetro) para as espécies estudadas, dos seguintes parâmetros: assimilação fotossintética líquida máxima por unidade de área foliar ( $A_{\max}$  –  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), assimilação fotossintética líquida máxima por unidade de massa foliar ( $A_{\text{mass}}$  –  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ Kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ), radiação fotossinteticamente ativa de saturação da fotossíntese ( $\text{RFA}_{\text{sat}}$  –  $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), condutância estomática ( $g_{\text{smax}}$  –  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), transpiração ( $E_{\text{max}}$  –  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), eficiência do uso da água (EUA –  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ ) e temperatura foliar ( $T_{\text{foliar}}$  –  $^{\circ}\text{C}$ ).

	ago/05	set/05	out/05	nov/05	dez/05	jan/06	fev/06	mar/06	abr/06	mai/06	jun/06	jul/06	ago/06
<i>Myrcia lingua</i>													
$A_{\max}$	10,6 <sup>bcd</sup>	11,5 <sup>cde</sup>	12,3 <sup>cde</sup>	10,0 <sup>bcd</sup>	6,9 <sup>ac</sup>	13,4 <sup>cde</sup>	11,8 <sup>bcd</sup>	15,1 <sup>c</sup>	7,9 <sup>acd</sup>	12,1 <sup>cde</sup>	13,4 <sup>de</sup>	3,2 <sup>a</sup>	5,4 <sup>ab</sup>
$A_{\text{mass}}$	90,31 <sup>ab</sup>	93,27 <sup>ab</sup>	86,72 <sup>ab</sup>	107,23 <sup>b</sup>	50,98 <sup>ab</sup>	101,06 <sup>ab</sup>	108,25 <sup>ab</sup>	105,79 <sup>ab</sup>	60,31 <sup>ab</sup>	86,77 <sup>ab</sup>	92,23 <sup>ab</sup>	24,89 <sup>a</sup>	37,25 <sup>ab</sup>
$\text{RFA}_{\text{sat}}$	575 <sup>a</sup>	621 <sup>a</sup>	1023 <sup>a</sup>	700 <sup>a</sup>	290 <sup>a</sup>	505 <sup>a</sup>	347 <sup>a</sup>	720 <sup>a</sup>	466 <sup>a</sup>	368 <sup>a</sup>	465 <sup>a</sup>	313 <sup>a</sup>	525 <sup>a</sup>
$g_{\text{smax}}$	0,191 <sup>abc</sup>	0,093 <sup>ab</sup>	0,089 <sup>ab</sup>	0,11 <sup>ab</sup>	0,542 <sup>de</sup>	0,173 <sup>abc</sup>	0,317 <sup>bce</sup>	0,394 <sup>cd</sup>	0,193 <sup>abc</sup>	0,264 <sup>abc</sup>	0,256 <sup>abc</sup>	0,046 <sup>a</sup>	0,120 <sup>ab</sup>
$E_{\text{max}}$	3,04 <sup>a</sup>	2,43 <sup>abc</sup>	1,87 <sup>ab</sup>	2,22 <sup>abc</sup>	2,20 <sup>abc</sup>	4,12 <sup>bc</sup>	3,73 <sup>abc</sup>	4,99 <sup>c</sup>	1,89 <sup>ab</sup>	2,59 <sup>abc</sup>	2,53 <sup>abc</sup>	0,79 <sup>a</sup>	2,77 <sup>abc</sup>
EUA	3,95 <sup>ab</sup>	5,26 <sup>ab</sup>	9,91 <sup>b</sup>	4,68 <sup>ab</sup>	3,49 <sup>ab</sup>	3,36 <sup>ab</sup>	3,15 <sup>ab</sup>	3,07 <sup>ab</sup>	4,62 <sup>ab</sup>	4,77 <sup>ab</sup>	5,51 <sup>ab</sup>	5,12 <sup>ab</sup>	2,04 <sup>a</sup>
$T_{\text{foliar}}$	23 <sup>ab</sup>	26 <sup>ab</sup>	26 <sup>ab</sup>	27 <sup>ab</sup>	22 <sup>ab</sup>	31 <sup>b</sup>	30 <sup>ab</sup>	30 <sup>ab</sup>	23 <sup>ab</sup>	22 <sup>a</sup>	22 <sup>a</sup>	23 <sup>ab</sup>	28 <sup>ab</sup>
<i>Xylopia aromatica</i>													
$A_{\max}$	10,3 <sup>ab</sup>	-	13,9 <sup>b</sup>	15,9 <sup>b</sup>	10,1 <sup>ab</sup>	15,3 <sup>b</sup>	16,3 <sup>b</sup>	15,4 <sup>b</sup>	12,1 <sup>ab</sup>	13,9 <sup>b</sup>	12,7 <sup>ab</sup>	5,1 <sup>a</sup>	4,3 <sup>a</sup>
$A_{\text{mass}}$	94,95 <sup>ab</sup>	-	159,03 <sup>abc</sup>	197,34 <sup>bc</sup>	117,99 <sup>abc</sup>	197,12 <sup>bc</sup>	197,75 <sup>c</sup>	191,38 <sup>bc</sup>	169,31 <sup>abc</sup>	128,36 <sup>abc</sup>	138,27 <sup>abc</sup>	60,86 <sup>a</sup>	54,47 <sup>a</sup>
$\text{RFA}_{\text{sat}}$	698 <sup>a</sup>	-	938 <sup>a</sup>	1000 <sup>a</sup>	367 <sup>a</sup>	801 <sup>a</sup>	726 <sup>a</sup>	863 <sup>a</sup>	923 <sup>a</sup>	770 <sup>a</sup>	943 <sup>a</sup>	926 <sup>a</sup>	207 <sup>a</sup>
$g_{\text{smax}}$	0,174 <sup>a</sup>	-	0,141 <sup>a</sup>	0,187 <sup>a</sup>	0,290 <sup>a</sup>	0,254 <sup>a</sup>	0,341 <sup>a</sup>	0,517 <sup>a</sup>	0,333 <sup>a</sup>	0,220 <sup>a</sup>	0,244 <sup>a</sup>	0,099 <sup>a</sup>	0,057 <sup>b</sup>
$E_{\text{max}}$	2,20 <sup>a</sup>	-	2,85 <sup>abcd</sup>	2,97 <sup>abcd</sup>	1,60 <sup>a</sup>	5,40 <sup>cd</sup>	5,73 <sup>d</sup>	4,85 <sup>bcd</sup>	3,03 <sup>abcd</sup>	2,90 <sup>abcd</sup>	2,58 <sup>abc</sup>	1,43 <sup>a</sup>	1,21 <sup>ab</sup>
EUA	5,60 <sup>a</sup>	-	5,11 <sup>a</sup>	5,64 <sup>a</sup>	6,29 <sup>a</sup>	3,23 <sup>a</sup>	2,84 <sup>a</sup>	3,16 <sup>a</sup>	4,04 <sup>a</sup>	5,00 <sup>a</sup>	5,30 <sup>a</sup>	4,89 <sup>a</sup>	4,47 <sup>a</sup>
$T_{\text{foliar}}$	22 <sup>a</sup>	-	27 <sup>abc</sup>	26 <sup>abc</sup>	21 <sup>a</sup>	32 <sup>cd</sup>	32 <sup>c</sup>	29 <sup>bc</sup>	24 <sup>ab</sup>	25 <sup>abc</sup>	23 <sup>ab</sup>	22 <sup>a</sup>	25 <sup>abc</sup>
<i>Anadenanthera falcata</i>													
$A_{\max}$	-	15,1 <sup>cd</sup>	13,5 <sup>cd</sup>	12,2 <sup>bcd</sup>	17,6 <sup>d</sup>	14,0 <sup>cd</sup>	16,8 <sup>d</sup>	12,0 <sup>bcd</sup>	8,7 <sup>abc</sup>	13,8 <sup>cd</sup>	3,9 <sup>a</sup>	4,1 <sup>a</sup>	-
$A_{\text{mass}}$	-	131,30 <sup>a</sup>	168,48 <sup>a</sup>	152,79 <sup>a</sup>	159,21 <sup>a</sup>	174,03 <sup>a</sup>	172,37 <sup>a</sup>	175,34 <sup>a</sup>	113,61 <sup>a</sup>	132,76 <sup>a</sup>	98,96 <sup>a</sup>	59,44 <sup>b</sup>	-
$\text{RFA}_{\text{sat}}$	-	835 <sup>a</sup>	982 <sup>b</sup>	603 <sup>a</sup>	812 <sup>a</sup>	842 <sup>a</sup>	683 <sup>a</sup>	647 <sup>a</sup>	725 <sup>a</sup>	401 <sup>a</sup>	392 <sup>a</sup>	673 <sup>a</sup>	-
$g_{\text{smax}}$	-	0,178 <sup>abcd</sup>	0,169 <sup>abcd</sup>	0,145 <sup>abc</sup>	0,356 <sup>c</sup>	0,270 <sup>cde</sup>	0,315 <sup>de</sup>	0,227 <sup>bcd</sup>	0,157 <sup>abcd</sup>	0,240 <sup>bcd</sup>	0,045 <sup>a</sup>	0,087 <sup>ab</sup>	-
$E_{\text{max}}$	-	1,56 <sup>ab</sup>	2,52 <sup>abc</sup>	2,42 <sup>abcd</sup>	4,86 <sup>cd</sup>	4,89 <sup>cd</sup>	5,36 <sup>d</sup>	3,72 <sup>bcd</sup>	1,61 <sup>ab</sup>	2,22 <sup>abc</sup>	0,48 <sup>a</sup>	1,69 <sup>ab</sup>	-
EUA	-	10,34 <sup>ab</sup>	5,69 <sup>ab</sup>	5,09 <sup>ab</sup>	3,67 <sup>b</sup>	2,93 <sup>b</sup>	3,25 <sup>b</sup>	3,80 <sup>ab</sup>	5,52 <sup>ab</sup>	6,96 <sup>ab</sup>	15,62 <sup>a</sup>	4,23 <sup>ab</sup>	-
$T_{\text{foliar}}$	-	23 <sup>abc</sup>	28 <sup>bc</sup>	31 <sup>cd</sup>	28 <sup>bc</sup>	31 <sup>c</sup>	31 <sup>c</sup>	29 <sup>bc</sup>	21 <sup>ab</sup>	21 <sup>ab</sup>	18 <sup>a</sup>	23 <sup>abd</sup>	-

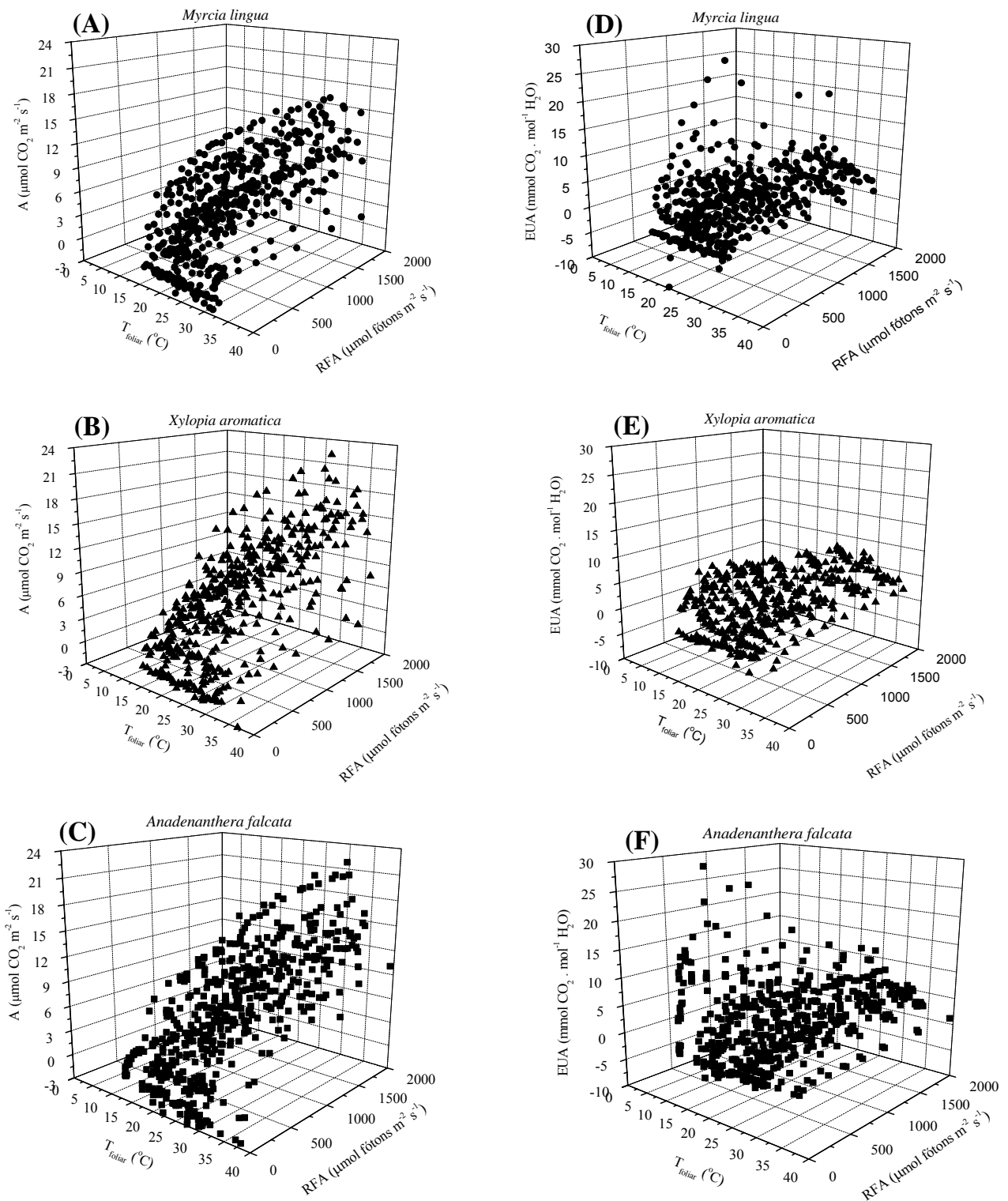


Figura 24 – Gráficos de dispersão em 3D analisando a interação entre os seguintes fatores: (A a C) – assimilação fotossintética líquida (A –  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), irradiação luminosa (RFA –  $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e temperatura foliar ( $T_{\text{foliar}}$  - °C); e (D a F) – eficiência do uso da água (EUA –  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ ), irradiação luminosa e temperatura foliar para as espécies estudadas.

Quando analisamos a interação entre a assimilação fotossintética líquida (A) ou a eficiência do uso da água (EUA) com a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e a temperatura foliar ( $T_{\text{foliar}}$ ), juntando valores mínimos, máximos e médios do ano todo em uma representação em três eixos (XYZ - 3D), como apresentado na Figura 24, visualiza-se melhor as diferenças no comportamento das espécies: *M. lingua* como espécie dominante do sub-bosque, apresenta as menores taxas de A, menores RFA na saturação de A e mantém seu ótimo de  $T_{\text{foliar}}$  entre 20 e 25°C (Figura 24A).

*X. aromatica*, como espécie dominante do estrato intermediário, apresenta taxas mais altas de A, que estão mais diretamente relacionadas a uma maior RFA na saturação e mantém seu ótimo de  $T_{\text{foliar}}$  na faixa dos 20 a 30°C (Figura 24B), apresentando uma amplitude de A maior em relação à *M. lingua*; e *A. falcata* mostra taxas de A e RFA muito similares às de *X. aromatica* e maior tolerância às altas  $T_{\text{foliar}}$ , com ótimo entre 20 a 35°C (Figura 24C).

Quanto à EUA verifica-se que *X. aromatica* (Figura 24E) possui os valores mais estáveis quando comparada às demais espécies, os quais não passam de 7  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ , evidenciando suas altas taxas de A e E. As espécies *M. lingua* (Figura 24D) e *A. falcata* (Figura 24F) apresentam maior amplitude de EUA com diferenças entre elas: a primeira mantém seus valores abaixo dos 20°C de  $T_{\text{foliar}}$  e os máximos (que vão até 25  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ ) são devidos à diminuição de E (maior controle estomático) enquanto que a segunda mantém valores até 40°C de  $T_{\text{foliar}}$  e seus máximos (até 28  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ ) são devido ao aumento de A.

Na Figura 25 podemos verificar superfícies de resposta de A para cada espécie, modeladas a partir dos dados reais mensurados e segundo as variáveis  $T_{\text{foliar}}$  e RFA, buscando otimizar sua variabilidade através de uma superfície potencial de resposta. Comparando as espécies, podemos confirmar a maior amplitude de resposta da espécie decídua dominante do dossel *A. falcata* aos fatores RFA e  $T_{\text{foliar}}$ , seguida de *X. aromatica* (semi-decídua dominante do estrato intermediário) e *M. lingua* (sempre-verde dominante do sub-bosque), que respondeu muito menos ao aumento de  $T_{\text{foliar}}$  que de RFA.

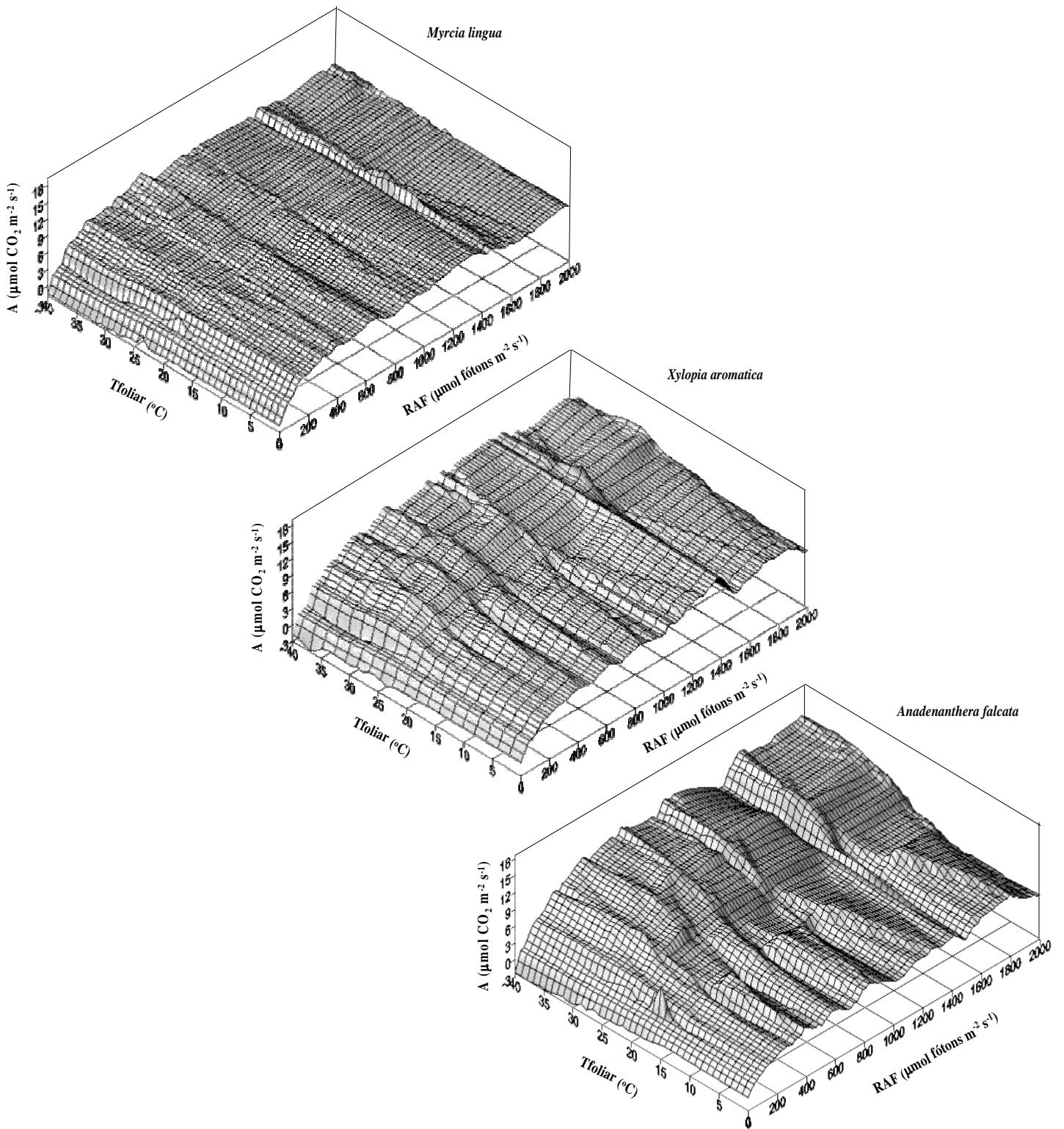


Figura 25 – Superf\u00edcie de resposta indicando o efeito dos fatores: irradia\u00e7\u00e3o luminosa (RFA – radia\u00e7\u00e3o fotossinteticamente ativa –  $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e temperatura foliar ( $T_{\text{foliar}}$  –  $^{\circ}\text{C}$ ) sobre a assimila\u00e7\u00e3o fotossint\u00e9tica l\u00edquida ( $A$  –  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) das tr\u00eas esp\u00e9cies estudadas na Gl\u00e9ba P\u00e9-de-Gigante.

4.3.2. Fluorescência da clorofila *a*

A Tabela 2 apresenta os parâmetros da fluorescência da clorofila *a* avaliados para as espécies no período compreendido entre março e agosto de 2006. Os meses anteriores não foram mensurados devido ao atraso no envio do equipamento pela importadora.

Tabela 2 – Parâmetros de fluorescência da clorofila *a* obtidos através das curvas de fluorescência em resposta a iluminação ( $N \geq 3$ ) de *M. lingua*, *X. aromatica* e *A. falcata* na Gléba Pé-de-Gigante para o período de março a agosto de 2006: Taxa de transporte de elétrons (TTE –  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ); Rendimento quântico do fotossistema II (Rq); Dissipação fotossintética (Dp); e Dissipação não fotossintética (Dnf). Letras diferentes indicam significância para ANOVA ( $P < 0,05$ ) entre os meses, em relação a determinado parâmetro.

espécie	parâmetros	mês					
		mar/06	abr/06	mai/06	jun/06	jul/06	ago/06
<i>Myrcia lingua</i>	TTE	114 (30) <sup>a</sup>	107 (18) <sup>a</sup>	124 (24) <sup>a</sup>	129 (3) <sup>a</sup>	86 (8) <sup>a</sup>	89 (27) <sup>a</sup>
	Rq	0,40 (0,13) <sup>a</sup>	0,36 (0,06) <sup>a</sup>	0,42 (0,09) <sup>a</sup>	0,44 (0,09) <sup>a</sup>	0,31 (0,04) <sup>a</sup>	0,33 (0,10) <sup>a</sup>
	Df	0,69 (0,10) <sup>a</sup>	0,64 (0,01) <sup>a</sup>	0,71 (0,10) <sup>a</sup>	0,69 (0,02) <sup>a</sup>	0,53 (0,05) <sup>a</sup>	0,48 (0,21) <sup>a</sup>
	Dnf	0,55 (0,12) <sup>a</sup>	0,35 (0,16) <sup>a</sup>	0,29 (0,27) <sup>a</sup>	0,50 (0,10) <sup>a</sup>	0,47 (0,13) <sup>a</sup>	0,42 (0,28) <sup>a</sup>
<i>Xylopia aromatica</i>	TTE	170 (11) <sup>a</sup>	133 (14) <sup>b</sup>	104 (14) <sup>c</sup>	97 (3) <sup>c</sup>	80 (16) <sup>cd</sup>	69 (10) <sup>d</sup>
	Rq	0,56 (0,02) <sup>a</sup>	0,47 (0,04) <sup>b</sup>	0,35 (0,05) <sup>c</sup>	0,39 (0,02) <sup>d</sup>	0,28 (0,06) <sup>c</sup>	0,22 (0,03) <sup>c</sup>
	Df	0,81 (0,03) <sup>a</sup>	0,73 (0,03) <sup>a</sup>	0,57 (0,08) <sup>bc</sup>	0,66 (0,02) <sup>ab</sup>	0,49 (0,14) <sup>c</sup>	0,22 (0,03) <sup>d</sup>
	Dnf	0,36 (0,08) <sup>a</sup>	0,42 (0,36) <sup>ab</sup>	0,36 (0,12) <sup>a</sup>	0,34 (0,06) <sup>a</sup>	0,51 (0,18) <sup>ab</sup>	0,61 (0,01) <sup>b</sup>
<i>Anadenanthera falcata</i>	TTE	180 (12) <sup>a</sup>	155 (9) <sup>a</sup>	167 (3) <sup>a</sup>	93 (18) <sup>b</sup>	86 (26) <sup>b</sup>	0,0 <sup>c</sup>
	Rq	0,58 (0,03) <sup>a</sup>	0,52 (0,03) <sup>a</sup>	0,57 (0,02) <sup>a</sup>	0,33 (0,07) <sup>b</sup>	0,30 (0,10) <sup>c</sup>	0,0 <sup>d</sup>
	Df	0,82 (0,03) <sup>a</sup>	0,78 (0,06) <sup>a</sup>	0,83 (0,02) <sup>a</sup>	0,54 (0,08) <sup>b</sup>	0,52 (0,17) <sup>b</sup>	0,0 <sup>c</sup>
	Dnf	0,34 (0,04) <sup>a</sup>	0,33 (0,11) <sup>a</sup>	0,38 (0,16) <sup>a</sup>	0,60 (0,07) <sup>b</sup>	0,44 (0,14) <sup>b</sup>	0,0 <sup>c</sup>

*X. aromatica* apresentou queda nos valores de TTE e Rq já no mês de abril de 2006, mostrando que a menor disponibilidade de radiação e baixas temperaturas típicas do início do período seco afetam a fotossíntese dessa espécie, e esses parâmetros diminuiram gradualmente até os mínimos em julho e agosto, sugerindo fotoinibição (fechamento estomático por dano no PSII). Com exceção da Dnf, a espécie obteve valores maiores que os de *M.lingua*, porém menores que os

de *A. falcata* para todos os parâmetros nos meses que antecederam o déficit hídrico pronunciado (março e abril).

*A. falcata* apresenta valores mais altos que as demais espécies em todos os parâmetros até maio, mostrando não ser afetada pelo início do déficit hídrico. Em junho e julho diminuiu todos os processos, parando em agosto com a deciduidade, sugerindo que sua estratégia de descarte de folhas está associada provavelmente a uma incapacidade (ou menor capacidade) de controle estomático que a espécie *X. aromatica*.

*M. lingua*, entretanto, obteve menores valores ao longo dos meses quando comparada com as demais espécies e reduziu a TTE apenas no mês de julho (porém sem diferenças estatisticamente significativas, sustentando sua maior eficiência no uso da água nesse mês) e a Df em agosto de 2006 quando manteve sua TTE, sugerindo melhores condições de acesso a água do solo ou melhor condição de evitar perda de água.

Esses resultados além de sustentarem as variações das trocas gasosas ao longo do ano, sugerem que a estratificação deve estar associada com a amplitude de resposta das espécies: *A. falcata* é a espécie dominante do dossel, e desse modo apresenta maior resposta a curva de iluminação, enquanto a *M. lingua* é dominante no sub-bosque, estando menos aclimatada a alta irradiação.

#### 4.3.3. Assimilação fotossintética potencial anual das espécies no ecossistema

A estimativa de quanto cada espécie contribui potencialmente em termos de assimilação fotossintética líquida no ecossistema em estudo (Figura 26) nos dá uma idéia de quanto essas espécies estão retirando de carbono da atmosfera anualmente. Observamos um comportamento variável entre elas ao longo dos meses, com valores menores para a espécie *M. lingua*, como já esperado, conforme os dados de  $A_{\max}$  e  $A_{\text{mass}}$  mostraram anteriormente. Em dezembro essa grande diferença entre *A. falcata* e *X. aromatica* deve-se às medidas em dia chuvoso, como já mencionado.

Observa-se em junho uma queda considerável para *A. falcata* e nos meses seguintes, para

todas as espécies, estando de acordo com os dados já apresentados de A. Em agosto *A. falcata* perdeu todas as suas folhas, portanto, não assimilou CO<sub>2</sub>.

Apesar das diferenças tão nítidas entre a assimilação dessas espécies a cada mês, quando calculamos o balanço anual potencial, obtemos valores muito semelhantes:  $82 \pm 15 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$  para *M. lingua*,  $99 \pm 19 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$  para *X. aromatica* e  $88 \pm 12 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$  para *A. falcata*.

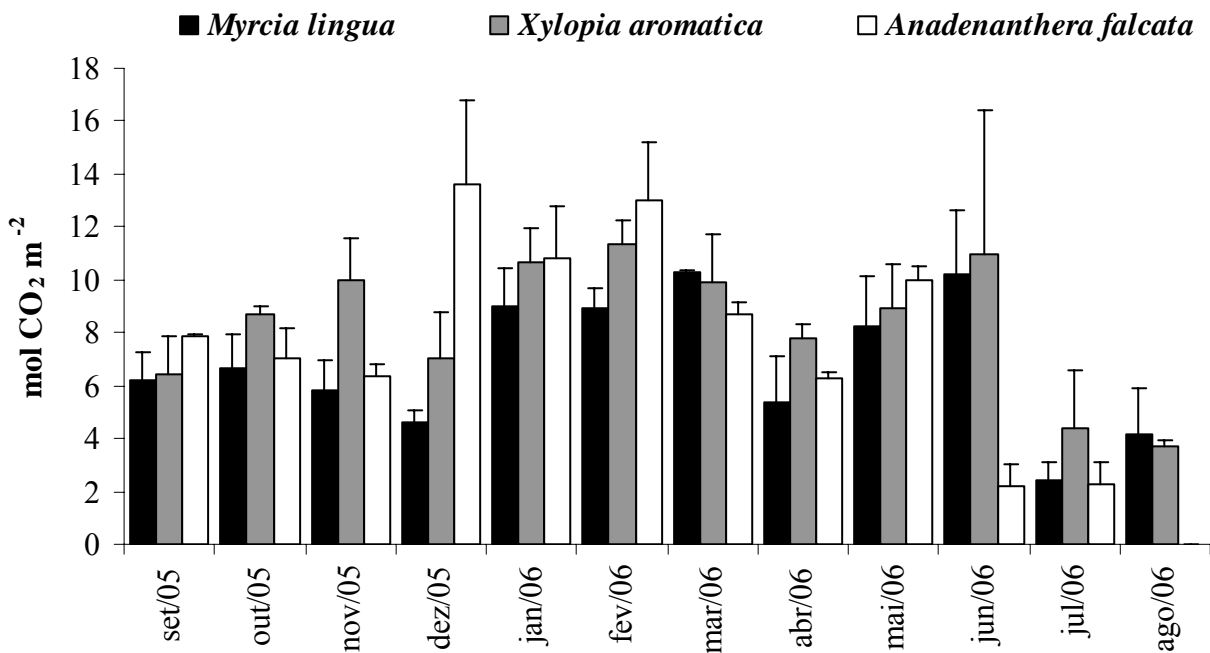


Figura 26 – Assimilação fotossintética potencial mensal de *M. lingua*, *X. aromatica* e *A. falcata* na Gléba Pé-de-Gigante, calculada a partir do andamento diário de cada espécie a cada estação do ano e  $A_{\max}$  de cada mês.

## 5. Discussão

Em todas as espécies estudadas o  $\psi$  foliar mostrou-se sempre menor ao meio dia que na antemanhã, coincidindo com um aumento na temperatura atmosférica, radiação e evaporação com conseqüente decréscimo na umidade relativa do ar. Este padrão de variação diurna foi amplamente descrito na literatura para diferentes plantas de Cerrado (Perez & Moraes 1991a, b, Prado *et al.* 2004, Moraes & Prado 1998) e de outras formações vegetais (Campbell & Campbell 1974, Syvertsen 1982, Forseth *et al.* 1984).

Em termos de comportamento geral, independente das estações do ano, os  $\psi$  médios da antemanhã foram menores para *A. falcata* ( $-0,29 \pm 0,37$  MPa), pouco maiores para *X. aromatica* ( $-0,21 \pm 0,25$  MPa) e bem maiores para *M. lingua* ( $-0,17 \pm 0,19$  MPa), confirmando a melhor recuperação hídrica noturna destas últimas em relação à primeira. Os valores obtidos neste estudo são maiores que aqueles encontrados por Prado *et al.* (2004) para 22 espécies de Cerrado em São Carlos ( $-0,9$  MPa na estação seca). Considerando que segundo este mesmo autor, quando o  $\psi$  é menor que  $-1,0$  MPa indica boa recuperação noturna do estado hídrico da planta, sugerindo que na área de estudo, ao menos em termos médios, as plantas apresentaram boa capacidade de recuperação hídrica noturna, sugerindo que o estresse hídrico local, ainda que tenha se estabelecido nos meses mais secos, não pode ser considerado severo. Este resultado corrobora a afirmação de Durigam *et al.* (2004) que indicam que o período seco no Estado é geralmente menor que o observado no Planalto Central do Brasil.

Além disso, o  $\psi$  da antemanhã se manteve igual ao longo dos meses para *M. lingua* e para *X. aromatica*, caindo apenas em agosto/06 na primeira e em julho e agosto/06 na segunda. O comportamento menos estável de *A. falcata* (menores valores em junho e agosto/06, e em abril e agosto/05) mostra claramente que a espécie decídua é mais sensível aos efeitos do déficit hídrico e não se recupera facilmente quando falta água no solo. Isso pôde ser observado nos meses com déficit hídrico acentuado e precipitação mensal menor que 11 mm, quando a espécie mostrou queda no  $\psi$  da antemanhã, indicando uma estratégia diferente no uso da água, em que associa a



deciduidade a altos valores de E, gs e A. Este comportamento também foi descrito por Myers *et al.* (1997) que encontraram declínio do  $\psi$  na antemanhã com o aumento do déficit hídrico no solo, tanto em espécies decíduas como em sempre-verdes. Entretanto, Medina & Francisco (1994) ao trabalharem com espécies da savana venezuelana encontraram maiores  $\psi$  na antemanhã para a espécie decídua *Godmania macrocarpa* em relação à sempre-verde *Curatella americana*. Segundo Prior *et al.* (1997a) e Sobrado (1986) espécies sempre-verdes tendem a manter um potencial de turgor mais positivo com maior  $\psi$  quando comparadas com espécies decíduas, o que permite a manutenção de melhor função celular em menores  $\psi$  no solo, já que estas espécies têm que manter suas folhas funcionais durante o ano todo.

Meinzer (2003) ao comparar 27 espécies de diversos ambientes encontrou associação com a alta densidade da madeira e maiores flutuações nos valores de  $\psi$  na antemanhã, provavelmente devido às diferenças sazonais no transporte de água e no reabastecimento da água foliar. Esta abordagem poderia justificar o comportamento instável apresentado por *A.falcata* que apresenta alta densidade de madeira (Lorenzi 1992).

Ao meio dia, *M. lingua* e *X. aromatica* apresentaram novamente os maiores valores do  $\psi$  (média de  $-1,54 \pm 0,65$  e  $-1,58 \pm 0,58$  MPa, respectivamente) com poucas diferenças entre elas, e *A. falcata* obteve os menores valores (média anual de  $-2,05 \pm 0,76$  MPa), sendo sempre maiores nos meses que antecederam dezembro/05 para todas as espécies. A partir de então, os valores diminuem até agosto/06, quando o déficit hídrico já estava bem estabelecido. Os valores mínimos ao meio dia ficaram em torno de  $-2,0$  MPa, que são próximos aos números encontrados por Goldstein *et al.* (1982) para espécies arbóreas de savana (de  $-1,5$  a  $-2,5$  MPa), maiores que os encontrados por Perez & Moraes (1991a) para nove espécies de Cerradão em São Carlos, SP (entre  $-3,5$  e  $-4,0$  MPa) e por Perez & Moraes (1991b) para três espécies de Cerrado em São Carlos, SP (de  $-1,98$  a  $-3,99$  MPa) e similares aos encontrados por Sato & Moraes (1992) com plântulas de *A. falcata* ( $-3,0$  MPa).

Os únicos trabalhos encontrados com  $\psi$  em *X. aromatica*, de Perez & Moraes (1991b) e Moraes & Prado (1998) em Cerrados de São Carlos, mostram uma variação do  $\psi$  entre  $-1,2$  e  $-3,0$

MPa tanto na estação úmida como na seca, porém esses trabalhos não expõem números absolutos mensais e em ambos, não foi mensurado o  $\psi$  na antemanhã. Desse modo, os valores máximo (-1,52 MPa em fevereiro) e mínimo (-2,25 MPa em agosto/06) encontrados nesse estudo para essa espécie são similares aos encontrados no Cerrado de São Carlos.

Mancinnis-Ng *et al.* (2004) relaciona esse potencial mínimo com a eficiência no transporte de seiva em diferentes espécies de savanas e outros ambientes na Austrália e Bhaskar & Ackerly (2006) concluem que as variações nesse potencial são fortemente relacionadas às mudanças no conjunto de características relacionadas ao transporte e resistência hidráulica. Além disso, recentes estudos sobre convergência funcional em características hidráulicas com espécies de savana neotropical, têm associado altas densidades de madeira com menores potenciais hídricos, assim como menores conteúdos de água foliar (Meinzer 2003, Bucci *et al.* 2004, Macinnis-Ng *et al.* 2004), resultados que são consistentes com os valores apresentados por *A. falcata*, espécie de maior altura e com madeira muito densa (Lorenzi 1992). Meinzer (2003) sugere que o aumento na densidade da madeira aumenta a resistência à cavitação (conseguido com menores diâmetros dos vasos), entretanto isso tem como consequência uma redução na condutividade hidráulica que reduz a eficiência de reposição de água nas folhas durante o dia. Seguindo o mesmo raciocínio, *M. lingua* e *X. aromatica* apresentaram maiores  $\psi$  e menores AFE, como consequência da menor densidade de madeira e maiores diâmetros dos vasos (Bhaskar & Ackerly 2006) que resultam em menor resistência hidráulica e maior propensão à cavitação.

As diferenças do  $\psi$  mínimo entre espécies não refletem necessariamente o padrão da disponibilidade de água no solo (Bhaskar & Ackerly 2006), pois esse potencial não depende apenas de fatores abióticos (p.e. demanda evaporativa da atmosfera e suprimento de água no solo), mas também da arquitetura hidráulica da planta. Assim as espécies podem diferir na amplitude das diferenças diurnas entre seus  $\psi$  (do meio dia e da antemanhã) simplesmente por diferirem na sua capacitância hidráulica ou no uso da reserva temporária de água.

Reduções no  $\psi$  foliar na época seca em resposta ao estresse hídrico têm sido observadas em

diferentes plantas do Cerrado: em *Stryphnodendron adstringens* (Leguminosae - Mimosoideae, decídua) Rocha & Moraes (1997) registraram valores de até -2,7 MPa, quando a fotossíntese líquida chegou a zero, o mesmo acontecendo com *Dalbergia miscolobium* (Leguminosae - Fabaceae, semi-decídua) quando o potencial chegou a -2,4 MPa (Sasaki *et al.* 1997), Silva *et al.* (2003) encontraram -0,87 MPa para *Mimosa caesalpiniiifolia* (Leguminosae - Mimosoideae, decídua), -0,97 MPa para *Enterolobium contortisiliquum* (Leguminosae - Mimosoideae, decídua) e -0,99 MPa para *Tabebuia aurea* (Bignoniaceae, decidua) no estresse hídrico em condições de casa de vegetação e Perez & Moraes (1991a) obtiveram média de -1,6 MPa para nove espécies arbóreas de Cerrado. Para plântulas de *A. falcata* sob estresse hídrico foi encontrado -3,0 MPa por Sato & Moraes (1992), estando esse valor de acordo com o mínimo encontrado nesse estudo para esta espécie. Nenhum trabalho foi realizado com a espécie *M. lingua* nesse aspecto.

Os maiores valores de  $\psi$  encontrados nos meses de janeiro e fevereiro de 2006, próximos de zero, mostram ótima recuperação noturna das espécies nesses meses, acompanhando as maiores taxas de pluviosidade (298 e 296,5 mm, respectivamente) e baixos déficits hídricos (8 e 0 mm, respectivamente).

Na espécie decídua *A.falcata*, a diferença de  $\psi$  entre os horários foi maior que nas demais espécies, mostrando que durante o ano todo e mesmo nos meses com déficit hídrico, apresentou baixa restrição da abertura estomática, sugerindo que seu estoque hídrico é alto já que possui maior altura. Tem sido demonstrada a grande contribuição do estoque de água no total de perda de água diária por transpiração (Goldstein *et al.* 1998, Stratton *et al.* 2000, Meinzer 2003), e Goldstein *et al.* (1998) encontraram que 9 a 15% dessa perda vêm dos estoques de água (estudo feito com três espécies de Floresta tropical) observando que essa proporção aumenta com a altura da planta. Eles propõe que devido ao aumento da resistência hidráulica com a altura, há uma compensação das grandes diferenças no  $\psi$  (do meio dia e da antemanhã) sem redução na  $g_s$  e no ganho de carbono (A), ou seja, espécies com ótima capacidade de estocar água sustentam altas taxas de E e mantém seus estômatos abertos por mais tempo, sustentando a idéia de que o estoque de água ajuda na

redução da restrição hídrica durante as trocas gasosas.

Independente das diferenças dessas espécies com outras plantas de Cerrado, esses resultados justificam a estratificação das espécies que estruturam a formação vegetal estudada: *M. lingua*, sempre-verde dominante do sub-bosque, recebe menor quantidade de radiação direta e mantém melhor sua hidratação com os maiores  $\psi$ ; *X. aromatica*, semi-decídua dominante do estrato intermediário, se mantém nessa situação na questão hidratação com valores maiores que a espécie decídua e menores que a espécie sempre-verde e por fim, a espécie decídua *A. falcata* que domina o dossel, recebe maior quantidade de radiação solar direta e apresenta os menores  $\psi$ .

Porém, estudos realizados por Choat *et al.* (2005) com plantas de floresta tropical sazonal na Austrália, principalmente espécies do gênero *Eucalyptus*, demonstraram que as espécies decíduas possuem maior  $\psi$  na época seca que espécies sempre-verdes, assim como maior diâmetro nos vasos do xilema e menor densidade da madeira. Estes resultados mostram que a relação entre a arquitetura hidráulica e a fenologia foliar ainda não está claramente compreendida, pois contrariam os dados obtidos em outras florestas secas (Brodribb *et al.* 2002).

Segundo Levitt (1980) a resistência de uma planta à seca deve-se à manutenção de certas características morfológicas e fisiológicas, incluindo aumento de absorção de água do solo através de diminuição do potencial da água (por ajuste osmótico), extensão do sistema radicular, redução da superfície transpirante (na área foliar ou mesmo através da abscisão), armazenamento de água e aumento da capacidade hidráulica (ou de condução pelo xilema). Assim, as características que permitem uma manutenção de um CRA favorável face ao déficit hídrico no solo e baixa umidade atmosférica podem ser decorrentes de muitos fatores de diferentes origens.

Com base em alguns trabalhos ecofisiológicos realizados em plantas de Cerrado, Ferri (1979) concluiu que apesar de muitas características xeromórficas, de um modo geral, as plantas lenhosas não apresentam restrição à transpiração, permanecendo com os estômatos abertos mesmo na estação seca. Entretanto, Perez & Moraes (1991a) estudando nove espécies dos estratos arbóreo, arbustivo e herbáceo de um Cerradão em São Carlos, SP identificaram uma diminuição acentuada

no  $\psi$  e  $g_s$ , mas um aumento no CRA na estação seca. O mesmo padrão foi observado na área de estudo, onde as folhas das espécies sempre-verde e semi-decídua apresentaram maiores CRA apesar da maior restrição estomática na estação seca.

Kaiser (1989) em estudo realizado com espécies xeromórficas norte americanas, observou que o CRA diminui com a queda da capacidade fotossintética ao longo do dia. Entretanto a queda no  $\psi$  não implica necessariamente em diminuição do CRA, pois fatores como a osmolaridade inicial do tecido e a elasticidade da parede celular são processos determinantes do conteúdo de água na célula que podem diferir muito entre espécies, sendo importante considerar essas variáveis na avaliação do CRA. Assim, os maiores valores encontrados nesse estudo para as espécies não decíduas na época seca podem estar associados a esses fatores e também a uma maior capacidade de retenção de água por estas folhas, já que são mais espessas e apresentam características escleromorfas.

Quando comparamos os valores obtidos neste estudo para o CRA (de 70,2 e 93,1%) com valores obtidos para outras plantas de Cerrado, podemos verificar as amplitudes observadas são muito similares: para *Pterodon pubescens* (70 a 96%); e para outras nove plantas de Cerradão (75,02 a 93,20%) (Perez & Moraes 1983, 1991a).

Tanto os valores de CRA quanto os de  $\psi$  para a espécie decídua *A. falcata* foram menores que os encontrados para as demais espécies e apresentaram maior oscilação entre os horários em ambos os parâmetros, confirmando mais uma vez sua estratégia de uso dos recursos: alta E,  $g_s$  e A, menor longevidade foliar, e senescência no período de maior déficit hídrico.

As espécies sempre-verde e semi-decídua tiveram menores CRA nos meses de maior precipitação, passando a apresentar maior controle em  $g_s$  e E nas épocas de déficit hídrico, o que provavelmente contribuiu para uma elevação no CRA, com demonstrado por Perez & Moraes (1991b) para 9 espécies de Cerrado em São Carlos (incluindo *X.aromatica*). Estes resultados também sugerem que *M.lingua* e *X.aromatica* possuem raízes profundas, pois Domec *et al.* (2006) em estudo com espécies de Cerrado em Brasília observaram aumento gradual do CRA com a

profundidade das raízes.

Um trabalho de Prior *et al.* (2004) em savanas Australianas mostrou que as Myrtaceas, geralmente esclerófilas, possuem folhas com maior longevidade, baixas  $A_{\text{mass}}$  e conteúdo de N foliar enquanto que a longevidade foliar de plantas decíduas é consideravelmente menor, cerca de 3 meses (Eamus & Prichard 1998).

Espécies sempre-verdes mantêm a copa cheia de folhas durante o ano todo e na época seca reduzem no máximo 10% de sua folhagem, contrastando com as espécies decíduas que derrubam todas as suas folhas por pelo menos um mês, podendo chegar a quatro meses. Já as espécies semi-decíduas são funcionalmente sempre-verdes, mas que chegam a perder 50% de suas folhas na época seca. Assim, a coexistência de espécies com estratégias tão diferentes é devida principalmente à redução da competição pelos mesmos recursos, de modo que apresentam diferentes fenologias, arquitetura hidráulica, morfologia e tempo de vida foliar, taxas de assimilação, distribuindo diferentemente a demanda por recursos ao longo do ano (Eamus 1999).

A análise do custo-benefício assume que existe um alto custo para a planta manter sua estrutura (construção e manutenção de folhas) e que o benefício da maior manutenção com o tempo, é o ganho com a fixação de carbono (Eamus 1999). Assim, folhas de plantas decíduas normalmente senescem e sofrem abscisão quando a disponibilidade de água ou outro recurso ficam baixos a ponto de o custo de manutenção superar o benefício de mantê-las (Chabot & Hicks 1982, Sobrado 1991, Eamus & Prichard 1998, Eamus 1999, Prior *et al.* 2003).

Em plantas sempre-verdes, o aumento da longevidade foliar aumenta o custo de construção e manutenção destas durante o ano todo, e também aumenta a probabilidade de herbivoria, de modo que essas plantas normalmente desenvolvem estruturas e/ou compostos de defesa (Williams *et al.* 1989), enquanto que folhas de menor longevidade diminuem o custo de construção, pois o tempo disponível para recompensar esse custo através da fixação de carbono é menor.

Corroborando o observado por esses autores, observa-se nesse estudo que a espécie sempre-verde *M. lingua* apresentou menor AFE e maior espessura foliar, mostrando seu maior investimento

em massa durante todo o ano. Além disso, a presença de glândulas evidencia a produção de compostos (potencialmente envolvidos na defesa contra herbivoria, segundo Varanda *et al.* 2005) e tricomas nas duas superfícies foliares (também possivelmente relacionados à defesa contra herbivoria e ao aumento da resistência da camada limítrofe à perda de água, que acaba provocando um aumento da resistência à entrada de CO<sub>2</sub> e consequente limitação de A).

A espécie semi-decídua *X. aromatica*, sendo funcionalmente sempre-verde, mostrou maior AFE que a espécie sempre-verde (investindo pouco menos em massa), porém menor que a decídua. Do mesmo modo, obteve espessura foliar intermediária e sua anatomia mostrou presença de glândulas e epiderme abaxial papilosa, estando relacionadas também a defesa contra herbivoria, de acordo com Varanda *et al.* (2005), que encontraram a menor porcentagem de ataques de insetos nessa espécie em relação a outras duas estudadas no Cerrado Pé-de-Gigante. Esse mesmo trabalho mostrou a presença de alcalóides, óleos essenciais e taninos (eficientes contra a maioria dos insetos mastigadores e concentrados principalmente na epiderme abaxial e no parênquima paliçádico dessa espécie).

A espécie decídua *A. falcata* apresentou as maiores AFE, evidenciando o menor investimento em massa foliar, e mostrando padrão consistente aos descritos na literatura para espécies deste tipo fenológico. Prior *et al.* (2003) em estudo com 21 espécies de savana na Austrália, encontraram maiores AFE e menores longevidade e espessura foliar em espécies decíduas, assim como maior conteúdo de nitrogênio foliar e maiores taxas de  $A_{mass}$ . Este padrão contrapõe-se às espécies sempre-verdes que apresentam menor AFE e maiores longevidade e espessura foliar, com valores significativamente menores de nitrogênio foliar e  $A_{mass}$ . Esse último padrão foi observado em uma gama de espécies arbóreas de diferentes ambientes (Chabot & Hicks 1982, Sobrado 1991, Prado & Moraes 1997, Eamus & Prichard 1998). A relação direta entre AFE, conteúdo de nitrogênio foliar e  $A_{mass}$  e destes parâmetros inversamente com a longevidade foliar tem sido demonstradas em uma enorme amplitude de ambientes e espécies como indicados por Medina (1984), Field & Mooney (1986), Mulkey *et al.* (1995), Diemer (1998), Reich *et al.* (1998),

Bolstad *et al.* (1999), Eamus *et al.* (1999), Niinemets (1999), Reich *et al.* (1999) e Wright *et al.* (2001).

Estas relações apresentam um padrão global, como elegantemente demonstrado por Wright *et al.* (2004) em seu artigo “The worldwide leaf economic spectrum”, que reúne dados sobre características foliares de mais de 2500 espécies em 175 locais no planeta, como por exemplo: ligação entre alta  $A_{\text{mass}}$  com alto nitrogênio por massa é resultado de uma relação causal direta; grande longevidade foliar requer robustez e baixa palatabilidade que estão diretamente associadas à uma baixa AFE; alta  $A_{\text{mass}}$  tende a estar associada à baixa longevidade foliar, porque isto requer alto conteúdo de nitrogênio por massa e/ou alta AFE, a qual eleva a vulnerabilidade da folha à herbivoria, e que devido a alta  $A_{\text{mass}}$ , tem grande crescimento, que rapidamente sombreia as folhas mais velhas levando-as a senescência, uma vez que os recursos são mais valiosos quando transferidos para folhas novas e mais iluminadas.

Os maiores valores de AFE, para todas as espécies, coincidindo com o evento de produção de novas folhas e expansão foliar concomitantemente à floração, pode ser explicado pelo maior investimento apical no início do desenvolvimento desses processos. Esses valores normalmente decaem com o tempo conforme a folha amadurece (Field & Mooney 1983, Simioni *et al.* 2004) assim como a quantidade de nitrogênio por massa foliar (Chapin & Kedrowski 1983, Millard & Nielsen 1989), provavelmente devido à incorporação de nitrogênio estrutural e eventualmente como resultado da translocação deste elemento durante a senescência foliar (Crane & Banks 1992, Norby *et al.* 2000).

O pico de AFE de *A. falcata* no mês de junho é possivelmente devido à senescência foliar mais pronunciada nesse mês associada à frutificação, quando apresentou também as menores taxas de trocas gasosas. Durante a senescência das folhas, proteínas foliares podem ser hidrolisadas e translocadas para o desenvolvimento de frutos e sementes (Aidar *et al.* 2003). É possível indicar então, face aos resultados obtidos, que a alocação de recursos para eventos reprodutivos acaba por induzir a produção de novas folhas que apresentam AFE maior. No caso do evento de frutificação,



que coincide com a senescência foliar, é provável que a elevação da AFE esteja mais associada à translocação de nutrientes que no investimento na produção dos frutos, assim como observado por Jurik (1986) em espécies decíduas temperadas.

Em termos numéricos, os valores de AFE encontrados nesse estudo (de 7,42 a 15 m<sup>2</sup> Kg<sup>-1</sup>) foram similares aos de espécies de savanas australianas (8 a 16 m<sup>2</sup> Kg<sup>-1</sup>, Simoni *et al.* 2004), aos de 20 espécies de Cerrado estudadas por Prado & Moraes (1997), entre 10 e 20 m<sup>2</sup> Kg<sup>-1</sup> em espécies decíduas e de 3 a 10 m<sup>2</sup> Kg<sup>-1</sup> em espécies sempre-verdes e aos encontrados por Prado & Damascos (2001) em arbustos de floresta seca na Argentina, de 10 a 17 m<sup>2</sup> Kg<sup>-1</sup>.

Os resultados do acompanhamento do andamento diário das trocas gasosas mostram um padrão entre as espécies de maiores taxas de A no período da manhã nos meses de setembro e junho, como já mencionado, final e início da estação seca, respectivamente. Mostrando que em meses de estresse hídrico, quando a temperatura da folha passa de 30°C os valores de A caem rapidamente, voltando a subir apenas em *X. aromatica* quando a temperatura abaixa, assim, o fator que modula o comportamento de A nesse período é a temperatura foliar, mais que a luminosidade. Nos meses de dezembro e março, o máximo de A foi no período da tarde e acompanhou as variações na radiação, mostrando que em meses de alta precipitação o comportamento de A é modulado pela radiação. Ao final da estação seca (setembro) as espécies apresentaram baixas taxas de A por mais tempo que nos outros meses, com exceção de *X. aromatica* que apresentou depressão do meio dia e valores maiores.

Um trabalho de Franco & Lüttge (2002) em Cerrado do Planalto Central do Brasil, encontraram maiores taxas de trocas gasosas entre 9 e 11h da manhã nas 5 espécies estudadas no mês de março, diferente do comportamento encontrado nesse estudo para esse mês.

Entretanto, usualmente em espécies de ambientes sazonais, as taxas fotossintéticas são maiores no período da manhã e os efeitos são mais pronunciados na estação seca que na úmida (Eamus & Cole 1997), e as razões desses declínios têm algumas justificativas: devido as temperaturas durante a manhã serem mais amenas que à tarde e devido ao aquecimento do solo ao

longo do dia (Eamus & Cole 1997, Eamus *et al.* 1997, Prior *et al.* 1997a) tanto E quanto gs são reduzidos (Prior *et al.* 1997a, b) e conseqüentemente as taxas de assimilação (Prior *et al.* 1997a); e finalmente porque na época seca a demanda evaporativa da atmosfera é maior, especialmente durante a tarde (Duff *et al.* 1997).

Além disso, os estômatos são mais sensíveis ao aumento do déficit de pressão de vapor da atmosfera, que por sua vez é maior na estação seca e durante a tarde (Eamus & Cole 1997, Myers *et al.* 1997). Ainda, um alto gradiente do potencial de água pode ser gerado entre a folha e a atmosfera quando a transpiração é alta podendo causar redução em A (Sharkey 1984) e finalmente, a sensibilidade estomática ao déficit de pressão de vapor da atmosfera aumenta quando o conteúdo de água no solo é baixo (Thomas *et al.* 1999).

Com o aumento das chuvas esses problemas são compensados pela disponibilidade de água e a assimilação pode ser maior quando as temperaturas aumentam, ou seja, no período da tarde.

Em termos da comparação de metodologias no acompanhamento do andamento diário das trocas gasosas, concluímos que o uso de radiação artificial na saturação da fotossíntese de cada espécie não alterou seus comportamentos ao longo do dia. Assim, sugerimos a utilização dessa metodologia em estudos de campo pela maior facilidade e pela possibilidade de manutenção de dois parâmetros estáveis (radiação e concentração de CO<sub>2</sub>), que acabam conseqüentemente, mantendo a temperatura foliar menor que na avaliação com radiação natural, justificando os valores levemente maiores de A nas medidas com radiação artificial e demonstrando que essa variável modulou o comportamento de A nesse mês. Além disso sob condições de seca, outros fatores ambientais como calor e alta radiação contribuem para a inibição da fotossíntese muito mais que a desidratação em si (Kaiser 1987).

Quanto às trocas gasosas, os menores valores para todos os parâmetros nos meses mais secos coincidindo com os menores potenciais hídricos corroboram o comportamento descrito na literatura para plantas de Cerrado (Perez & Moraes 1991a, b, Prado & Moraes 1997, Moraes & Prado 1998, Lemos-Filho 2000, Bucci *et al.* 2004, Prado *et al.* 2004, Bucci *et al.* 2005) e de outras

savanas (Eamus *et al.* 1999). Kaiser (1987) considera que o déficit hídrico altera as trocas gasosas não apenas devido ao decréscimo na condutância estomática, mas também pela queda na condutância no mesófilo.

As taxas de radiação fotossinteticamente ativa média na saturação da fotossíntese ( $RFA_{sat}$ ) acompanharam as mudanças em  $A_{max}$  para as espécies, sem diferenças significativas entre os meses. O  $RFA_{sat}$  relaciona-se com a posição das espécies na estratificação da formação vegetal, sendo que a espécie dominante do dossel *A. falcata* apresentou a maior  $RFA_{sat}$  (cerca de  $700 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), *X. aromatica* (dominante do estrato intermedi\u00e1rio) apresentou valores similares aos de *A. falcata* e a esp\u00e9cie dominante do sub-bosque *M. lingua* obteve menores valores (pr\u00f3ximo aos  $400 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Esses resultados combinam com as posi\u00e7\u00f5es das esp\u00e9cies nos diferentes estratos da forma\u00e7\u00e3o vegetal estudada.

Em rela\u00e7\u00e3o a menores taxas nas trocas gasosas para a esp\u00e9cie sempre-verde em rela\u00e7\u00e3o \u00e0 dec\u00eddua e \u00e0 semi-dec\u00eddua (que obtiveram valores mais pr\u00f3ximos), outros trabalhos com esp\u00e9cies de Cerrado encontraram esse mesmo padr\u00e3o (Prado & Moraes 1997) e essas diferen\u00e7as ficaram mais evidentes quando expressas por massa ( $A_{mass}$ ), como sugerido por Wright *et al.* (2004).

Como j\u00e1 mencionado anteriormente as esp\u00e9cies dec\u00edduas possuem menos massa por \u00e1rea foliar ou maior AFE (Sobrado 1991, Medina & Francisco 1994, Reich *et al.* 1995, Eamus & Prichard 1998) e investem mais em nitrog\u00eanio foliar (Medina & Francisco 1994, Eamus & Prichard 1998), os quais sustentam suas maiores taxas de  $A$ , j\u00e1 que o nitrog\u00eanio \u00e9 um elemento essencial na composi\u00e7\u00e3o de enzimas fotossint\u00e9ticas. Isso reafirma que essas esp\u00e9cies se utilizam de uma estrat\u00e9gia diferente das esp\u00e9cies sempre-verdes, investindo menos na estrutura foliar (folhas mais finas e maiores AFE), mantendo maiores taxas de  $A$  e perdendo suas folhas na \u00e9poca seca. Esse comportamento corrobora uma gama de estudos com diferentes plantas em diferentes ambientes (Medina 1984, Sarmiento *et al.* 1985, Goldstein *et al.* 1989, Prado & Moraes 1997, Eamus & Prichard 1998, Eamus *et al.* 1999, Wright *et al.* 2004).

N\u00e3o foram encontrados na literatura trabalhos abordando trocas gasosas nas esp\u00e9cies *M.*

*lingua* e *A. falcata*. No estudo de Perez & Moraes (1991b) com a espécie *X. aromatica*, foi encontrado um valor de gs de  $0,454 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  independente da estação do ano (medido com porômetro de difusão). Nesse mesmo estudo, foi encontrado  $0,317 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para a espécie arbórea *Pterodon pubescens*. Perez & Moraes (1991a) encontraram média de  $0,134 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  na gs de três espécies do estrato arbóreo (*Copaifera langsdorfii*, *Rapanea guianensis* e *Ocotea pulchella*), sendo  $0,178 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  na estação chuvosa e  $0,059 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  na estação seca. Podemos dizer que gs de *X. aromatica* nesse estudo na estação chuvosa foi similar ao valor encontrado por estes autores, e também aos valores das outras espécies arbóreas analisadas na estação seca, porém maior na estação chuvosa.

No trabalho de Prado *et al.* (2004), onde foram analisadas 22 espécies arbóreas de Cerrado nas estações seca e chuvosa, foram encontrados valores médios de:  $E = 3,4 \pm 1,0 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ;  $gs = 0,13 \pm 0,08 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  e  $A = 6,7 \pm 3,0 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  na estação seca (considerada para os meses de agosto e setembro de 1997); e  $E = 5,0 \pm 0,96 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ,  $gs = 0,58 \pm 0,28 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  e  $A = 10,3 \pm 2,1 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , na estação chuvosa (considerada no mês de abril de 1996). Ao comparar esses números com os encontrados nesse estudo, verificamos que no mês de setembro, todas as espécies obtiveram valores maiores de A, menores em E e similares em gs. Se considerarmos o mês de agosto de 2006, que foi marcado por um déficit hídrico mais acentuado, os valores encontrados neste estudo são similares (*A. falcata* decídua). Em abril, a média para esses parâmetros nas três espécies é correspondente a  $A = 9,6 \pm 2,2 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ,  $E = 2,17 \pm 0,75 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  e  $gs = 0,22 \pm 0,09 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Sendo assim, estes valores são muito similares em termos de A, porém menores em E e gs. Ao analisar a grande variação entre os valores disponíveis na literatura, podemos afirmar que os valores de trocas gasosas são similares aos de outras plantas que ocorrem nos Cerrados brasileiros.

O mais interessante é comparar as diferentes estratégias dessas espécies em termos de fixação de carbono e uso da água considerando as diferenças fenológicas ao longo do ano, que se caracterizam por maiores valores de A, E e gs na espécie decídua na maior parte dos meses,

principalmente quando consideramos  $A_{\text{mass}}$ , já que a espécie decídua apresenta maiores AFE. Observamos um maior controle estomático na espécie sempre-verde, que mantém suas taxas de  $A$  menores, porém presente em todos os meses do ano. Os valores de TTE mostram que seu maquinário fotossintético não é afetado pelo déficit hídrico. A espécie semi-decídua e a decídua são mais afetadas pelo déficit hídrico, porém a primeira mostra maior sensibilidade apresentando queda nos parâmetros de fluorescência da clorofila  $a$  já no início do inverno, assumindo sua necessidade de restringir a abertura estomática e conseqüentemente as trocas gasosas uma vez que não descarta a maior parte de suas folhas nesses meses de estresse. E a segunda mostra restrição apenas em junho, quando o estresse já está plenamente estabelecido e o processo de senescência foliar está bastante adiantado.

Apesar das diferenças, as espécies mostram de modo geral EUA muito similar, sendo apenas maior em setembro na espécie decídua, quando apresentou expansão foliar após período de deciduidade, e também em maio-junho quando houve uma queda considerável em  $E$ , aumentando assim a EUA. Franco *et al.* (2005) consideram que essas diferenças devem-se provavelmente ao aumento da eficiência de carboxilação, que poderia ser alcançado por produção de folhas novas com maior concentração de nitrogênio.

Os resultados obtidos neste estudo são maiores ( $EUA = 2,04$  em abril e  $15,62 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$  em setembro) que os encontrados por Prado *et al.* (2004) ( $EUA = 2,1 \pm 0,57 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$  em abril e  $2,0 \pm 0,76$  em setembro).

Existem duas concepções sobre o primeiro local afetado pelo déficit hídrico na maquinaria fotossintética: a primeira coloca que o principal alvo são as membranas dos tilacóides onde ocorrem as reações de luz e a segunda propõe que afeta primeiramente as reações do estroma do cloroplasto. Há evidências que suportam ambas as concepções (Kaiser 1987). Aparentemente a combinação do déficit hídrico com altas radiações favorece a inibição da maquinaria fotossintética no nível das reações mediadas pelos tilacóides, como indicado pelos baixos valores de TTE nas medidas de fluorescência da clorofila  $a$ . O que não é ainda claro é se a fotoinibição foi causada pela limitação

do CO<sub>2</sub> causada pelo fechamento estomático ou por efeitos diretos no nível do cloroplasto.

Essas características podem ser interpretadas como parte de uma estratégia de conservação de água em espécies de ambientes fortemente sazonais. Por investir fortemente em enzimas fotossintéticas, uma alta concentração interna de CO<sub>2</sub> é conseguida, e torna possível uma taxa fotossintética em baixa gs. O benefício da estratégia dessas espécies nesses ambientes é a redução da perda de água na estação seca mantendo níveis baixos de A, similares aos de plantas de ambientes úmidos e EUA constantes. Segundo Wright *et al.* (2001) esse comportamento parece ser um padrão nos diferentes continentes e pode ser considerado como uma convergência evolutiva.

Os gráficos de dispersão que representam a interação de todos os dados coletados ao longo do ano entre a assimilação fotossintética líquida (A), radiação fotossinteticamente ativa (RFA), temperatura foliar (T<sub>foliar</sub>) e eficiência do uso da água (EUA), em três eixos (XYZ - 3D), mostram um gradiente em relação à A e T<sub>foliar</sub> entre as espécies de acordo com suas posições verticais na formação vegetal estudada: a espécie do sub-bosque apresenta menores taxas de A e menor tolerância à alta T<sub>foliar</sub>; a espécie dominante do estrato intermediário apresenta alta A e baixa tolerância à T<sub>foliar</sub> similar à espécie sempre-verde; e a espécie do dossel apresenta maiores taxas de A e maior tolerância às altas T<sub>foliar</sub>. Estes aspectos reforçam os resultados encontrados para os demais parâmetros de trocas gasosas assim como o comportamento da EUA, onde as espécies dos extremos do gradiente (*M. lingua* e *A. falcata*) apresentam uma maior amplitude, porém associadas a comportamentos diferentes: menores taxas de E em *M. lingua* e maiores taxas de A em *A. falcata*. A espécie intermediária *X. aromatica* apresenta valores mais estáveis por manter altas A e E.

A superfície potencial de resposta de A para as espécies, modeladas a partir de todos os dados coletados para as variáveis T<sub>foliar</sub> e RFA, indicam maior amplitude de resposta da espécie decídua dominante do dossel *A. falcata* aos fatores RFA e T<sub>foliar</sub>, seguida de *X. aromatica* (semi-decídua) e *M. lingua* (sempre-verde), que respondeu muito menos ao aumento de T<sub>foliar</sub> que de RFA. Esses ensaios de modelagem da superfície de resposta da assimilação em função da temperatura e da radiação, visaram demonstrar uma proposição, ainda que preliminar, no sentido do

desenvolvimento de uma abordagem para contribuir na validação do modelo utilizado nas previsões de fluxos de carbono e água no ecossistema estudado.

O mais interessante é que apesar das diferenças tão nítidas entre a assimilação dessas espécies a cada mês, quando calculamos o balanço anual potencial, obtemos valores muito semelhantes:  $82 \pm 15 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$  para *M. lingua*,  $99 \pm 19 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$  para *X. aromatica* e  $88 \pm 12 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$  para *A. falcata*. Isto indica que cada espécie utiliza estratégias diferentes para resolver o mesmo problema básico, que é como evitar a perda de água durante a estação seca, e ao final atingem praticamente o mesmo balanço potencial anual de carbono: *M. lingua* se mantém sempre-verde e com taxas de assimilação baixa ao longo dos meses quando comparadas às demais espécies, apresentando apenas uma pequena queda nos meses mais secos; *X. aromatica* sendo semi-decídua, mantém altas taxas de assimilação ao longo dos meses, porém com queda considerável nos meses de déficit hídrico quando apresenta grande restrição a condutância estomática e descarta uma parte da copa; e *A. falcata* que não apresenta controle estomático nos meses em que a água no solo está disponível atingindo altas taxas de assimilação e a seguir descartando totalmente suas folhas nos meses mais secos.

## 6. Conclusões

- O potencial hídrico da antemanhã indicou a recuperação noturna do status hídrico da planta e pode indicar comprometimento na assimilação quando muito negativo; é menor na espécie decídua *A. falcata* e auxilia na identificação do início da imposição do estresse hídrico nas espécies;
- O potencial hídrico mínimo (ao meio dia) auxiliou na identificação do posicionamento das espécies na estrutura vertical da formação vegetal, e foi importante para determinação do status hídrico das plantas;
- O potencial hídrico mínimo foi menor na espécie decídua e parece estar associado à sua maior densidade da madeira;
- As maiores diferenças entre os potenciais hídricos e no CRA da antemanhã e do meio dia para a espécie decídua, demonstraram sua maior resistência hidráulica associada à maior altura, que compensa essas diferenças sem redução na  $g_s$  e no ganho de carbono e sua estratégia de uso dos recursos: alta  $E$ ,  $g_s$  e  $A$ , menor longevidade foliar, e senescência no período de maior déficit hídrico;
- O CRA mostrou-se independente do potencial hídrico e importante na caracterização do status hídrico das plantas não decíduas, tendo sido decisivo para indicar a estratégia de economia hídrica dessas espécies quando em estresse hídrico;
- O aumento da AFE é devido ao maior investimento nos ramos apicais associados aos seguintes eventos fenológicos: expansão foliar e floração em todas as espécies; senescência foliar coincidindo com a frutificação na espécie decídua;
- O andamento diário das trocas gasosas indica pico de assimilação de  $CO_2$  matinal para os meses de início e fim da estação seca e no período da tarde na estação úmida;
- O acompanhamento do andamento diário das trocas gasosas pode ser realizado com utilização de radiação artificial controlada, mantendo a RFA de saturação da fotossíntese para o mês avaliado, uma vez que essa metodologia não altera o padrão de comportamento



das espécies ao longo do dia quando comparado ao andamento realizado com luz solar;

- Os parâmetros de fluorescência da clorofila *a* indicaram o início da imposição do estresse hídrico nas espécies;
- A Tabela resumo apresentada a seguir, relaciona todas as diferenças nos parâmetros associados às estratégias fenológicas e fisiológicas observadas nas espécies estudadas caracterizando o gradiente entre elas:

<b>Parâmetros</b>	<b><i>Myrcia lingua</i></b>	<b><i>Xylopia aromatica</i></b>	<b><i>Anadenanthera falcata</i></b>
<b>Fenologia</b>	sempre-verde	semi-decídua	decídua
<b>Estrato</b>	inferior (sub-bosque)	intermediário	superior (dossel)
<b>CRA</b>	alto	alto	baixo
<b><math>\Psi_{\text{mín}}</math></b>	alto	alto	baixo
<b><math>\Psi_{\text{médio}}</math></b>	alto	alto	baixo
<b>Espessura foliar</b>	alta	média	baixa
<b>AFE</b>	baixa	média	alta
<b><math>A_{\text{max}}</math></b>	baixa	alta	alta
<b><math>A_{\text{mass}}</math></b>	baixa	alta	alta
<b>RFA</b>	baixa	alta	alta
<b>EUA</b>	uniforme e alta	uniforme	uniforme e alta

- Apesar das diferenças entre as espécies nas estratégias fenológicas, assimilação de carbono e uso da água ao longo do ano, a simulação do balanço de carbono anual potencial indica valores muito similares;
- Apesar da contribuição potencial das espécies na assimilação de carbono baseada em área foliar serem equivalentes, é necessária a determinação do índice de área foliar (IAF) para a estimativa da real contribuição potencial de cada espécie no balanço de carbono do ecossistema estudado.

## 7. Referências Bibliográficas

- Aidar, M. P. M.; Schmidt, S.; Moss, G.; Stewart, G. R. & Joly, C. A.** 2003. Nitrogen use strategies of neotropical rainforest trees in threatened Atlantic Forest. *Plant, Cell and Environment* 26: 389 – 399.
- Almeida, F. F. M.; Hasui, Y.; Ponçano, W. L.; Dantas, A. S. L.; Carneiro, C. D. R.; Melo, M. S. & Bistrichi, C. A.** 1981. Mapa Geológico do Estado de São Paulo. I.P.T.- Divisão de Minas e Geologia Aplicada, São Paulo. Série Monografias 6: 1.
- Archer, S; Boutton T. W. & Kibbard, K. A.** 2001. Trees in grasslands: biogeochemical consequences of woody plant expansion. *In: E. D. Schulze, M. Heimann, S. Harrison, E. Holland, J. Lloyd, I. C. Prentice & D. Schimel (eds.). Global Biogeochemical Cycles in the Climate System, Academic Press, San Diego, pp. 115 – 137.*
- Arens, K.** 1958. O cerrado como vegetação oligotrófica. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da USP* 224. *Botânica* 15: 59 – 77.
- Baker, N. R.** 1993. Light-use efficiency and photonhibition of photosynthesis in plants under environmental stress. *In: J.A.C. Smith & H. Griffiths (eds.). Water deficit plant responses from cell to community. Bioscience Scientific Publication, Oxford, pp. 221 – 235.*
- Ball, M. C.; Butterworth, J. A.; Roden, J. S.; Christian, R. & Egerton, J. J. G.** 1994. Applications of chlorophyll fluorescence to forest ecology. *Australian Journal of Plant Physiology* 22: 311 – 319.
- Barber, J. & Anderson, B.** 1992. Too much of a good thing: light can be bad for photosynthesis. *Trends in Biochemical Science* 17: 61 – 66.
- Batalha, M. A.** 1997. Análise da vegetação da ARIE – Cerrado Pé-de-Gigante (Santa Rita do Passa Quatro, SP). Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo, 179 p.
- Batalha, M. A. & Mantovani, W.** 1999. Chaves de identificação das espécies vegetais vasculares baseada em caracteres vegetativos para a Arie Cerrado Pé-de-Gigante (Santa Rita do Passa-Quatro, SP). *Revista do Instituto Florestal* 11: 137 – 158.

- 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, Brasil): a comparison between the herbaceous and woody flora. *Revista Brasileira de Biologia* 60(1): 129 – 145.
- Batalha, M. A. & Mantovani, W.** 2001. Florist composition of the Cerrado in the Pé-de-Gigante reserve (Santa Rita do Passa Quatro, southeastern Brazil). *Acta Botânica Brasilica* 15 (3): 289 – 304.
- Batalha, M. A.; Mantovani, W. & Mesquita Júnior, H. N.** 2001. Vegetation structure in cerrado physiognomies in south-eastern Brazil. *Brasilian Journal of Biology* 61 (3): 475 – 483.
- Beadle, C. L.; Ludlow, M. M. & Honeysett, J. L.** 1993. Water relations. *In:* D.O. Hall; J. M. O. Schurlock, H. R. Bolhar-nordenkampf; R. C. Leggod & S. P. Long (eds.). *Photosynthesis and production in a changing environment: a field and laboratory manual*. Chapman & Hall, London, pp. 113 – 128.
- Bertoni, J. E. A.** 1984. A composição florística e estrutura fitossociológica de uma floresta do interior do Estado de São Paulo: Reserva Estadual de Porto Ferreira. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 200 p.
- Bhraskar, R. & Ackerly, D. D.** 2006. Ecological relevance of minimum seasonal water potentials. *Physiologia Plantarum* 127: 353 – 359.
- Bitencourt, M. D.** 2004. Diagnóstico Cartográfico de Cerrado em São Paulo. *In:* M. D. Bitencourt, R. R. Medonça, (eds.). *Viabilidade de Conservação dos remanescentes de Cerrado no Estado de São Paulo*. 1 ed. Annablume/Fapesp, 169 p.
- Bitencourt, M. D. & Mendonça, R. R.** 2004. Introdução. *In:* M. D. Bitencourt, R. R. Medonça, (eds.). *Viabilidade de Conservação dos remanescentes de Cerrado no Estado de São Paulo*. 1 ed. Annablume/Fapesp, 169 p.
- Bitencourt, M. D. & Pivello, V. R.** 1998. SIG e Sensoriamento Remoto orbital auxiliando o zoneamento ecológico. *Investigaciones Geograficas Boletín* 36: 35 – 43.

- Björkmann, O. & Demming-Adams, B.** 1995. Regulation of photosynthetic light energy capture, conservation, and dissipation in leaves of higher plants. *In*: E. D. Schulze & M. M. Caldwell (eds.). *Ecophysiology of Photosynthesis*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 17 – 47.
- Bolhàr-Nordenkamp, H. R. & Öquist, G. O.** 1993. Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research. *In*: D. O. Hall, J. M. O. Scurlock, H. R. Bolhàr-Nordenkamp, R. C. Leegood & S. P. Long. *Photosynthesis and production in a changing environment: a field and laboratory manual*. Chapman & Hall, London, pp. 193 – 206.
- Bolstad, P. V.; Mitchell, K. & Vose, J. M.** 1999. Foliar temperature-respiration response functions for broad-leaved tree species in the southern Appalachians. *Tree Physiology* 19: 871 – 878.
- Borgonovi, M. & Chiarini, J. V.** 1965. Cobertura vegetal do Estado de São Paulo. I – Levantamento por fotointerpretação das áreas cobertas com cerrado, cerradão e campo, em 1962. *Bragantia* 24: 159 – 172.
- Brodribb, T. J.; Holbrook, N. M.; Gutierrez, M. V.** 2002. Hydraulic and photosynthetic coordination in seasonally dry tropical forest trees. *Plant Cell and Environment* 25: 1435 – 1444.
- Bucci, S. J.; Scholz, F. G.; Goldstein, G.; Meinzer, F. C.; Hinojosa, J. A.; Hoffmann, W. A. & Franco, A. C.** 2004. Processes preventing nocturnal equilibration between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species. *Tree Physiology* 24: 1119 – 1127.
- Bucci, S. J.; Goldstein, G.; Meinzer, F. C.; Franco, A. C.; Campanello, P. & Scholz, F. G.** 2005. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. *Trees* 19: 296 – 304.
- Buchmann, M.** 2002. Plant ecophysiology and forest response to global change. *Tree Physiology* 22: 1177 – 1184.
- Burkart, S.** 1994. Investigations on the relaxation kinetics of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence of leaves under photoinhibitory conditions. *Plant Physiology* 7: 1 – 136.

- Calbo, A. G. & Martins, E. S.** 1979. Técnica potenciométrica para medidas rápidas de CO<sub>2</sub>. Pesquisa Agropecuária Brasileira 14: 315 – 316.
- Campbell, G. S. & Campbell, M. D.** 1974. Evaluation and thermocouple hygrometer for measuring leaf water potential “in situ”. Agronomical Journal 66: 24 – 27.
- Castro, A. A. J. F.; Martins, F. R.; Tamashiro, J. Y. & Shepherd, G. J.** 1999. How rich is the flora of Brazilian cerrados?. Annals of Missouri Botanical Garden 86: 192 – 224.
- Cavalcanti, R. B. & Joly, C. A.** 2002. Biodiversity and Conservation Priorities in Cerrado Region. In: P. S. Oliveira & R. J. Marquis (eds.). The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna, Columbia University Press, New York, pp. 351 – 367.
- Chabot, B. F. & Hicks, D. J.** 1982. The ecology of leaf life spans. Annual Review of Ecology and Systematics 13: 229 – 259.
- Chapin, F. S., & Kedrowski, R. A.** 1983. Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees. Ecology 64: 376 – 391.
- Choat, B.; Ball, M. C.; Luly, J. G. & Holtum, J. A. M.** 2005. Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. Trees 19: 305 – 311.
- Colli, A. M. T.; Salino, A.; Souza, S. A.; Lucca, A. L. T. & Silva, R. T.** 2004. Pteridófitas do Parque Estadual da Vassununga, Santa Rita do Passa Quatro (SP), Brasil. Glebas Capetinga Lesta e Capetinga Oeste. Revista do Instituto Florestal 16 (1): 25 – 30.
- Conceição, P. N.** 1977. Alguns aspectos ecofisiológicos de floresta tropical úmida de terra firme. Acta Amazônica 7: 157 – 178.
- Coutinho, L. M.** 1978. O Conceito de Cerrado. Revista Brasileira de Botânica 1 (1): 17 – 23.
- Crane, W. S. B. & Banks, J. C. G.** 1992. Accumulation and retranslocation of foliar nitrogen in fertilised and irrigated *Pinus radiata*. Forest Ecology Management. 52: 201 – 223.
- Dawson, T. E.** 1993. Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. Oecologia Brasiliensis 95: 565 – 574.

- Diemer, M.** 1998. Life span and dynamics of leaves of herbaceous perennials in high-elevation environments – news from the elephant’s leg. *Functional Ecology* 12: 413 – 425.
- Domec, J. C.; Scholz, F. G.; Bucci, S. J.; Meinzer, F. C.; Goldstein, G. & Villalobos-Vega, R.** 2006. Diurnal and seasonal variation in root xylem embolism in neotropical savanna woody species: impact on stomatal control of plant water status. *Plant, Cell and Environment* 29: 26 – 35.
- Domingues, T. F.** 2005. Photosynthetic gas exchange in eastern Amazonian primary rain forest and pasture ecosystems. Dissertation for degree of Doctor, University of Utah, Department of Biology, Utah, 111 p.
- Duff, G. A.; Myers, B. A.; Williams, R. J.; Eamus, D.; O’Grady, A. & Fordyce, I. R.** 1997. Seasonal patterns in soil moisture, vapour pressure deficit, tree canopy cover and predawn water potential in a northern Australian savanna. *Australian Journal of Botany* 45: 211 – 224.
- Durigan, G.; Baitello, J. B.; Franco, G. A. D. C. & Siqueira, M. F.** 2004b. Plantas do Cerrado Paulista: Imagens de uma paisagem ameaçada. 1 ed. , Páginas & Letras Editora e Gráfica, São Paulo, 475 p.
- Durigan, G.; Franco, G. A. D. & Siqueira, M. F.** 2004a. A vegetação dos remanescentes de cerrado no Estado de São Paulo. *In*: M. D. Bitencourt & R. R. Medonça, (eds.). Viabilidade de Conservação dos remanescentes de Cerrado no Estado de São Paulo. 1 ed. Annablume/Fapesp, 169 p.
- Durigan, G.; Nishikawa, D. L. L.; Rocha, E.; Silveira, E. R.; Pulitano, F. M.; Regalado, R. B.; Carvalhaes, M. A.; Paranaguá, P. A. & Ranieri, V. E. L.** 2002. Caracterização de dois estratos da vegetação em uma área de cerrado no município de Brotas, SP, Brasil. *Acta Botânica Brasílica* 16 (3): 251 – 262.
- Eamus, D.** 1999. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Tree* 14 (1): 11 – 16.

- Eamus, D. & Cole, S. C.** 1997. Diurnal and seasonal comparisons of assimilation, phyllode conductance and water potential of three *Acacia* and one Eucalypt species in the wet-dry tropics of Australia. *Australian Journal of Botany* 45: 275 – 290.
- Eamus, D. & Prichard, H.** 1998. A cost-benefit analysis of leaves of four Australian savanna species. *Tree Physiology* 18: 537 – 535.
- Eamus, D.; Myers, B.; Duff, G. & Williams, D.** 1999. Seasonal changes in photosynthesis of eight savanna tree species. *Tree Physiology* 19: 665 – 671.
- Ehleringer, J.R. & Pearcy, R.W.** 1983. Variation in quantum yield for CO<sub>2</sub> uptake among C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. *Plant Physiology* 73: 555 – 559.
- Eiten, G.** 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38: 201 – 341.
- Felfili, J. M.; Filgueiras, T. S.; Haridassan, M.; Silva Júnior, M. C.; Mendonça, R. C. & Rezende, A. V.** 1994. Projeto biogeografia do bioma cerrado: vegetação e solos. *Cadernos de Geociências* 12: 75 – 166.
- Felfili, J. M.; Rezende, A. V.; Silva Júnior, M. C. & Silva, M. A.** 2000. Changes in the floristic composition of cerrado *sensu stricto* in Brazil over a nine-year period. *Journal of Tropical Ecology* 16: 579 – 590.
- Ferri, M. G. & Coutinho, L. M.** 1958. Contribuição ao conhecimento da ecologia do cerrado. Estrudo comparativo da economia d'água de sua vegetação em Emas, Campo Grande e Goiânia. *Botânica* 15: 102 – 150.
- Ferri, M. G.** 1977. Ecologia dos cerrados. *In*: M. G. Ferri (ed.). IV Simpósio sobre o Cerrado. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo, pp. 15 – 36.
- Ferri, M. G.** 1979. Transpiração nos principais ecossistemas brasileiros e em espécies cultivadas no Brasil. *In*: M. G. Ferri (ed.). *Fisiologia Vegetal*, EDUSP/EPU, São Paulo, pp. 25 – 73.
- Fidelis, A. T. & Godoy, S. A. P.** 2003. Estrutura de um cerrado *strico sensu* na gleba cerrado pé-de-gigante, Santa Rita do Passa Quatro, SP. *Acta Botânica Brasílica* 17 (4): 531 – 539.

- Field, C. B. & Mooney, H. A.** 1983. Leaf age and seasonal effects of light, water, and nitrogen use efficiency in a California shrub. *Oecologia* 56: 348 – 355.
- Field, C. B. & Mooney, H. A.** 1986. The photosynthesis–nitrogen relationship in wild plants. *In*: On the Economy of Plant Form and Function. T. J. Givnish (ed.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 25 – 55.
- Forseth, I. N.; Ehleringer, J. R.; Werk, K. S. & Cook, C. S.** 1984. Field water relations of Sonoran desert annuals. *Ecology* 65: 1436 – 1444.
- Franco, A. C.** 1998. Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, an evergreen savanna species. *Plant Ecology* 136: 69 – 76.
- Franco, A. C.** 2002. Ecophysiology of woody plants. *In*: P. S. Oliveira & R. J. Marquis (eds.). The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna. Columbia University Press, Irvington, USA, pp. 178 – 197.
- Franco, A. C.** 2005. Biodiversidade de forma e função: implicações ecofisiológicas das estratégias de utilização de água e luz em plantas lenhosas do cerrado. *In*: A. Scariot, J. M. Felfili & J. C. Sousa-Silva (eds.). Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação. 1 ed. Brasília: Ministério de Meio Ambiente, pp. 179 – 196.
- Franco, A.C. & U. Lüttge.** 2002. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical, efficiency, photorespiration, CO<sub>2</sub> assimilation and water use efficiency. *Oecologia Brasiliensis* 131: 356 - 365.
- Goldstein, G.; Andrade, J. L.; Meinzer, F. C.; Holbrook, N. M.; Cavelier, J.; Jackson, P. & Celis, A.** 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant Cell and Environment* 21: 397 – 406.
- Goldstein, G.; Rada, f.; Rundell, P.; Azocar, A. & Orozco, A.** 1989. Gas exchange and water relations of evergreen and deciduous tropical savanna trees. *Annales des Sciences Forestieres* 46: 448 – 453.



- Goldstein, G.; Sarmiento, G. & Meinzer, F.** 1982. Un análisis de la economía hídrica em espécies de la Sabana estacional y su interpretación ecologica y fisiológica. *Acta Científica Venezolana* 33: 114 – 120.
- Goodland, R. J. A. & Ferri, M.G.** 1979. *Ecologia do cerrado*. 1 ed. Ed. Itatiaia, Belo Horizonte, 1963 p.
- Govindjee.** 1995. Sixty-three years since Kautsky: chlorophylla fluorescence. *Australian Journal of Plant Physiology* 22: 131 – 160.
- Grace, J.; Jose, J.S.; Meir, P.; Miranda, H.S. & Montes, R.A.** 2006. Productivity and carbon fluxes of tropical savannas. *Journal of Biogeography* 33: 387 – 400.
- Hay, J. D.** 2002. Aspectos da ecologia de populações de plantas nativas no cerrado do Brasil. *In:* Araújo E. L., A.N. Moura, E.V.S.B. Sampaio, L.M.S. Gestrinari & J.T.M. Carneiro (eds.). *Biodiversidade, conservação e uso sustentável da flora do Brasil*. Imprensa Universitária UFRPE, Recife.
- Jackson, P. C.; Meinzer, F. C.; Bustamante, M.; Goldstein, G.; Franco, A. Rundel, P. W.; Caldas, L.; Iglar, E. & Causin, F.** 1999. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiology* 19: 717 – 724.
- Johnson, C.; Franco, A. C. & Caldas, L. S.** 1983. Fotossíntese e resistência foliar em espécies nativas do cerrado: metodologia e resultados preliminares. *Revista Brasileira de Botânica* 6 (2): 91 – 97.
- Joly, C. A.; Aidar, M. P. M.; Klink, C. A.; Mcgrath, D. G.; Moreira, A. G.; Moutinho, P.; Nepstad, D. C.; Oliveira, A. A.; Pott, A.; Rodal, M. J. N. & Sampaio, E. V. S. B.** 1999. Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. *Ciência e Cultura* 51: 331 – 348.
- Jurik, T. W.** 1986. Temporal and Spatial Patterns of Specific Leaf Weight in Successional Northern Hardwood Tree Species. *American Journal of Botany* 73: 1083 – 1092.

- Kaiser, M. W.** 1987. Effects of water deficit on photosynthetic capacity. *Physiologia Plantarum* 71: 142 – 149.
- Kanegae, M. F.; Braz, V. S. & Franco, A. C.** 2000. Efeitos da disponibilidade sazonal de água e luz na sobrevivência e crescimento de *Bowdichia virgilioides* em duas fitofisionomias típicas dos cerrados do Brasil Central. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 457 – 466.
- Kanno, S. S.** 1993. Curso diário sazonal das trocas gasosas e potencial hídrico foliar em três espécies lenhosas do cerrado: *Anacardium nanum* S. T. Hill, *Andira humilis* Marth ex. Benth e *Eriotheca gracilipes* M. Sc. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP, 102 p.
- Klink, C. A.** 1996. Relação entre o desenvolvimento agrícola e a biodiversidade. *In:* R. C. Pereira & L. C. B. Nasser (eds.). Anais VIII Simpósio sobre Cerrado, 1<sup>st</sup> International Symposium on Tropical Savanas – Biodiversidade e Produção Sustentável de Alimentos e fibras nos Cerrados, Embrapa CPAC, Brasília, pp. 25 – 27.
- Köppen, W.** 1948. Climatologia. 1 ed. Editora Fondo de Cultura Económica, México.
- Krause, G. H. & Weiss, E.** 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis. *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 42: 313 – 359.
- Kronka, F. J. N.; Nalon, M.A.; Matsukuma, C. K.; Pavão, M.; Guillaumon, J. R.; Cavalli, A. C.; Giannotti, E.; Iwane, M. S. S.; Lima, L. M. P. R.; Montes, J.; Del Cali, I. H. & Haack, P.G.** 1998. Áreas de domínio do cerrado no Estado de São Paulo. São Paulo: Secretaria de Estado do Meio Ambiente, Instituto Florestal, 84 p.
- Labouriau, L. G.** 1966. Revisão da Situação da Ecologia Vegetal nos Cerrados. *In:* Anais da Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro – RJ, 38: 6 – 38.
- Latansio, S. C. R.; Oliveira, A. C. P.; Rocha, H. R. & Aidar, M. P. M.** 2007. Estrutura fitossociológica no “footprint” da torre de fluxo de carbono no Cerrado Denso *sensu stricto*, Pé-de-Gigante, Parque Estadual de Vassununga, SP. *Revista Biota Neotropica* (submetido em janeiro 2007).

- Lawlor, D. W.** 1995. The effects of water deficit on photosynthesis. *In*: N. Smirnoff (ed.). Environmental and Plant Metabolism: flexibility and acclimation. Bios Scientific, Oxford, pp. 129 – 160.
- Leitão-Filho, H. F.** 1992. A Flora arbórea dos cerrados do estado de São Paulo. *Hoehnea* 19: 151 – 63.
- Lemos-Filho, J. P.** 2000. Fotoinibição em três espécies do cerrado (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantium*) na estação seca e na chuvosa. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 45 – 50.
- Levitt, J.** 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses: Vol.1 – Chilling, Freezing and High Temperature Stresses. Academic Press, New York, 497 p.
- Lloyd, J.** 1999. The CO<sub>2</sub> dependence of photosynthesis, plant growth responses to elevated CO<sub>2</sub> concentrations and their interaction with soil nutrient status, II. Temperate and boreal Forest productivity and the combined effects of increasing CO<sub>2</sub> concentrations and increasec nitrogen deposition at a global scale. *Functional Ecology* 13: 439 – 459.
- Lorenzi, H.** 1992. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. 1 ed. Editora Plantarum, Nova Odessa, São Paulo, 368 p.
- Macinnis-Ng, C.; McClenahan, K & Eamus, D.** 2004. Convergence in hydraulic architecture, water relations and primary productivity amongst habitats and across seasons in Sydney. *Functional Plant Biology* 31: 429 – 439.
- Massoli, M.** 1981. Geologia do município de Santa Rita do Passa Quatro, S.P. *Revista do Instituto Geológico* 2 (2): 35 – 45.
- Mattos, E. A.** 1992. Trocas gasosas em folhas de três espécies arbóreas do cerrado da Fazenda Canchin, São Carlos (SP): a disponibilidade hídrica durante a estiagem de inverno limita a abertura estomática? Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP. 110 p.

- Mattos, E. A.** 1996. Ecofisiologia comparativa de espécies arbóreas de um cerrado “sensu stricto” durante estação seca e chuvosa em São Carlos (SP): Trocas gasosas, potencial hídrico, peso específico foliar e discriminação isotópica do carbono. Tese de Doutorado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP. 162 p.
- Mattos, E. A.** 1998. Perspectives in comparative ecophysiology of some brazilian vegetation types: leaf CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O gas exchange, chlorophyll *a* fluorescence and carbon isotope discrimination. *Oecologia Brasiliensis* 4: 1 – 22.
- Mattos, E. A.; Lobo, P. C. & Joly, C. A.** 2002. Overnight rainfall inducing rapid changes in photosynthetic behaviour in a cerrado woody species during a dry spell amidst the rainy season. *Australian Journal of Botany* 50: 1 – 6.
- Medina, E. & Francisco, M.** 1994. Photosynthesis and water relations of savanna tree species differing in leaf phenology. *Tree Physiology* 14: 1367 – 1382.
- Medina, E.** 1967. Intercambio gaseoso de arboles de las sabanas de Trachypogon en Venezuela. *Boletin de la Sociedad Venezuelana de Ciencias Naturales* 27: 56 – 59.
- Medina, E.** 1984. Nutrient balance and physiological processes at the leaf level. *In: Physiological Ecology of the Wet Tropics*. E. Medina, H.A. Mooney & C. Vásquez-Yánes (eds.). Dr W. Junk Publishers, The Hague, pp. 139 – 154.
- Medina, E.; Silva, J. & Castellano, E.** 1969. variaciones estacionales del crecimiento y la respiración foliar de algunas plantas leñosas de las sabanas de Trachypogon. *Boletin de la Sociedad Venezuelana de Ciencias Naturales* 28: 67 – 82.
- Meinzer F.C.** 2003. Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia* 134: 1 – 11.
- Meinzer, F. C.; Goldstein, G.; Franco, A. C.; Bustamante, M.; Iglar, E.; Jackson, P.; Caldas, L. & Rundel, P. W.** 1999. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Functional Ecology* 13: 273 – 282.

- Mendonça R. C.; Felfili, J. M.; Walter, B. M. T.; Silva-Júnior, M. C.; Rezende, A. V.; Filgueiras, T. & Nogueira, P. E.** 1998. Flora vascular do cerrado. *In*: S. M. Sano & S. P. Almeida (eds.). Cerrado: Ambiente e Flora. Planaltina, EMBRAPA. pp. 289 – 556.
- Millard, P. & Nielsen, G. H.** 1989. The influence of nitrogen supply on the uptake and remobilization of stored N for the seasonal growth of apple trees. *Annals of Botany* 63: 301 – 309.
- Miranda, A. C., Miranda, H. S.; Lloyd, J.; Grace, J.; Francey, J. A.; McIntyre, J. R.; Meir, P.; Riggan, P.; Lockwood, R. & Brass, J.** 1997. Fluxes of carbon, water and energy over Brazilian cerrado: an analysis using eddy covariance and stable isotopes. *Plant, Cell and Environment* 20: 315 – 328.
- Moraes, J. A. P. V. & Prado, C. H. B. A.** 1998. Photosynthesis and water relations in cerrado vegetation. *In*: F. R. Scarano & A. C. Franco (eds.). *Ecophysiological Strategies of Xerophytic and Amphibious Plants in the Neotropics*. Programa de Pós-graduação em Ecologia- Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil, Series Oecologia Brasiliensis 4: 45 – 63.
- Moraes, J. A. P. V.; Perez, S. C. J. G. A. & Carvalho Jr, L. F.** 1989. Curso diário e sazonal do potencial da água e da resistência estomática em plantas de um cerradão. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 27: 13 – 23.
- Moreira, M. Z.; Scholz, F. J.; Bucci, S. J.; Sternberg, L. S.; Goldstein, G.; Meinzer, F. C. & Franco, A. C.** 2003. Hydraulic lift in a neotropical savanna. *Functional Ecology* 17: 573 – 581.
- Mulkey, S. S.; Kitajima, K. & Wright, S. J.** 1995. Photosynthetic capacity and leaf longevity in the canopy of a dry tropical forest. *Selbyana* 16: 169 – 173.
- Myers B. A.; Duff G. A.; Eamus D.; Fordyce I. R.; O’Grady A. & Williams R. J.** 1997. Seasonal variation in water relations of trees of differing leaf phenology in a wet-dry tropical savanna near Darwin, northern Australia. *Australian Journal of Botany* 45: 225 – 240.

- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Fonseca, G.A.B. & Kent, J.** 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853 – 858.
- Naves-Barbiero, C. C.; Franco, A. C.; Bucci, S. J. & Goldstein, G.** 2000. Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre-verdes no campo sujo e cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 12: 119 – 134.
- Netto, A. B. P. & Hay, J. D.** 1986. Fotossíntese em *Caryocar brasiliensis* no cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 9: 259 – 262.
- Niinemets, U.** 1999. Components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist* 144: 35 – 47.
- Norby, R. J.; Long, T. M.; Hartz-Rubin, J. S. & O'Neill, G.** 2000. Nitrogen reabsorption in senescing tree leaves in a warmer, CO<sub>2</sub>-enriched atmosphere. *Plant Soil* 224: 15 – 29.
- Oliveira Filho, A. T. & Ratter, J. A.** 2002. Vegetation Physiognomies and Woody Flora of the Cerrado Biome. *In: P. S. Oliveira & R. J. Marquis (eds.). The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*, Columbia University Press, New York, pp. 91 – 120.
- Oliveira Filho, A. T. & Ratter, J. A.** 1995. A study of the origin of central brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany* 52: 141 – 194.
- Oliveira, P. S. & Marquis, R. J.** 2002. Introduction: Development of Research in the Cerrados. *In: P. S. Oliveira & R. J. Marquis (eds.). The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*, Columbia University Press, Irvington, USA, pp. 1 - 10.
- Oliveira-Filho, A. T.; Shepherd, G. J.; Martins, F. R. & Stubbenby, W. H.** 1989. Environmental factors affecting physiognomic and floristic variation in an area of cerrado in Central Brazil. *Journal Tropical Ecology* 5: 413 – 431.
- Osmond, C. B.** 1994. What is photoinhibition? Some insights from comparison of shade and sun plants. *In: N. R. Baker & J. R. Bowyer (eds.). Photoinhibition of Photosynthesis: from mechanisms to the field*. Bioscience Scientific, Oxford, pp. 1 – 24.

- Pagano, S.; César, O. & Leitão Filho, H. F.** 1989. Composição florística do estrato arbustivo arbóreo da vegetação de cerrado da Área de Proteção Ambiental (APA) de Corumbataí, estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Biologia* 49: 37 – 48.
- Paula, N. F. de.** 2002. Capacidade fotossintética, deciduidade e teor de nitrogênio e fósforo em espécies lenhosas do cerrado. Tese de Doutorado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, Brasil, 121 p.
- Perez, S. C. J. G. A. & Moraes, J. A. P. V.** 1983. Efeito da geada sobre as relações hídricas em plantas do cerrado. *Anais do Seminário Regional de Ecologia III, São Carlos, SP* 277 – 283.
- Perez, S. C. J. G. A. & Moraes, J. A. P. V.** 1991a. Determinações de potencial hídrico, condutância estomática e potencial osmótico em espécies dos estratos arbóreo, arbustivo e herbáceo de um cerradão. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 3 (1): 27 – 37.
- Perez, S. C. J. G. A. & Moraes, J. A. P. V.** 1991b. Curso diário e sazonal do potencial da água e da condutância estomática em espécies de cerradão. *Revista Brasileira de Biologia* 51 (4): 805 – 811.
- Pires Neto, A. G., Rocha, H. R., Cooper, M. & Shida, C. N.** 2005. Caracterização física do Cerrado Pé-de-Gigante e uso das terras na região: 1. Fisiografia da região. *In: V. R. Pivello & E. M. Varanda (eds.). O cerrado do Pé-de-Gigante: Ecologia e Conservação – Parque Estadual de Vassununga. Imprensa Oficial do Estado de São Paulo, Secretaria do Meio Ambiente (SMA), São Paulo, pp. 15 – 28.*
- Pivello, V. R.; Bitencourt, M. D.; Mantovani, W.; Mesquita Jr., H. N.; Batalha, M. A. & Shida, C.** 1998. Proposta de zoneamento ecológico para a reserva de cerrado Pé-de-Gigante (Santa Rita do Passa Quatro, SP). *Revista Brasileira de Ecologia* 2: 108 – 118.
- Pivello, V. R.; Bitencourt, M. D.; Mesquita Jr., H. N. & Batalha, M. A.** 1999. Banco de dados em SIG para Ecologia aplicada: Exemplo do Cerrado Pé-de-Gigante, S.P. *Caderno de Informações Georreferenciadas (CIG)*, [http:// www.cpa.unicamp.br/revista/cigv1n3a4.html](http://www.cpa.unicamp.br/revista/cigv1n3a4.html). 1 (3): 1 – 15.

- Pivello, V.R. & Varanda, E.M.** 2005. O Cerrado Pé-de-Gigante: ecologia e conservação – Parque Estadual de Vassununga. 1 ed. São Paulo, SMA. 312 p.
- Prado, C. H. B. A. & Damascos, M. A.** 2001. Gas exchange and leaf specific mass of different foliar cohorts of the wintergreen shrub *Aristotelia chilensis* (Mol.) Stuntz (Eleocarpaceae) fifteen days before the flowering and the fall of the old cohort. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 44 (3): 277 – 282.
- Prado, C. H. B. A.; Moraes, J. A. P. V. & Mattos, E. A.** 1994. Gas exchange and leaf water status in potted plants of *Copaifera langsdorffii*. 1. Responses to water stress. *Photosynthetica* 30 (2): 207 – 213.
- Prado, C. H. B. A.; Moraes, J. A. P. V. & Mattos, E. A.** 1995. Gas exchange and leaf water status in potted plants of *Copaifera langsdorffii*. 2. Probable influence of low air humidity. *Photosynthetica* 31 (1): 31 – 36.
- Prado, C. H. G. 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 (1): 103 – 112.
- Prado, C. H. G. A.; Wenhui, Z.; Rojas, M. H. C. & Souza, G. M.** 2004. Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 16 (1): 7 – 16.
- Prior, L. D.; Eamus, D. & Bowman, D. M. J. S.** 2003. Leaf attributes in the seasonally dry tropics: a comparison of four habits in northern Australia. *Functional Ecology* 17: 504 – 515.
- Prior, L. D.; Eamus, D. & Bowman, D. M. J. S.** 2004. Tree growth rates in north Australian savanna habitats: seasonal patterns and correlations with leaf attributes. *Australian Journal of Botany* 52: 303 – 314.
- Prior, L.; Eamus, D & Duff, G. A.** 1997a. Seasonal and diurnal patterns of carbon assimilation, stomatal conductance and leaf water potential and growth in *Eucalyptus tetrodonta* saplings in a wet-dry savanna in Northern Australia. *Australian Journal of Botany* 45: 241 – 158.



- Prior, L.; Eamus, D. & Duff, G. A.** 1997b. Seasonal trends in carbon assimilation, stomatal conductance, predawn leaf water potential and growth of *Terminalia ferdinandiana*, a deciduous tree of northern Australia. *Australian Journal of Botany* 45: 53 – 69.
- Ratter, J. A. & Dargie, T. C. D.** 1992. An analysis of the floristic composition of 26 cerrado areas in Brazil. *Edinburg Journal of Botany*. 49 (2): 235 – 250.
- Ratter, J. A.; Bridgewater, S. & Ribeiro, J. F.** 2003. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: Comparison of woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh Journal of Botany* 60: 57 – 109.
- Ratter, J. A.; Ribeiro, J. F. L. & Bridgewater, S.** 1997. Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* 80: 223 – 230.
- Reich, P. B.; Kloeppel, B. D.; Ellsworth, D. S & Walters, M. B.** 1995. Different photosynthesis--nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. *Oecologia* 104: 24 – 30.
- Reich, P. B.; Walters, M. B.; Ellsworth, D. S.; Vose, J. M.; Volin, J. C.; Gresham, C. & Bowman, W. D.** 1998. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span – a test across biomes and functional groups. *Oecologia* 114: 471 – 482.
- Reich, P.B.; Ellsworth, D. S.; Walters, M. B.; Vose, J. M.; Gresham, C.; Volin, J. C. & Bowman, W.D.** 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80: 1955 – 1969.
- Ribeiro, J. F. & Walter, B. M. T.** 1998. Fitofisionomias do Bioma Cerrado. 1998. *In*: S. M. Sano & S. P. Almeida (eds.). *Cerrado: ambiente e flora*. Planaltina, EMBRAPA, pp. 89 – 168.
- Rocha, A. M. S. R. & Moraes, J. A. P. V.** 1997. Influência do estresse hídrico sobre as trocas gasosas em plantas jovens envasadas de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* (1): 43 – 48.

- Rocha, H. F.; Rosolem, R.; Juarez, R. N.; Tannus, M. V.; Ligo, O. M. R. C. & Dias, M. A. F. S.** 2002. Measurements of CO<sub>2</sub> exchange over a woodland savanna (Cerrado *sensu stricto*) in southeast Brasil. *Biota Neotropica* 2 (1).
- Ruggiero, P. G. C.; Batalha, M. A.; Pivello, V. R. & Meirelles, S. T.** 2002. Soil-vegetation relationships in cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, Southeastern Brazil. *Plant Ecology* 160: 1 – 16.
- San José, J. J.** 1977. Potencial hídrico y intercambio gaseoso de *Curatella americana* en la temporada seca de las sabanas de Trachypogon. *Acta Científica Venezolana* 28: 373 – 379.
- São Paulo.** 1997. Secretaria de Estado e Meio Ambiente. Cerrado: bases para a conservação e uso sustentável das áreas de cerrado do Estado de São Paulo. São Paulo (Série PROBIO). 113 p.
- Sarmiento, G.; Goldstein, G. & Meinzer, F.** 1985. Adaptive strategies of woody species in neotropical Savannas. *Biological Review* 60: 315 – 355.
- Sasaki, R. M.; Machado, E. C.; Lagôa, A. M. M. A. & Felipe, G. M.** 1997. Effect of water deficiency on photosynthesis of *Dalbergia miscolobium* Benth., a cerrado tree species. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* (2): 83 – 87.
- Sato, M. N. & Miranda, H. S.** 1996. Mortalidade de plantas lenhosas do cerrado *sensu stricto* submetidos a diferentes regimes de queima. *In*: H. S. Miranda, C. H. Saito & B. F. D. S. Dias (eds.). *Impactos de Queimadas Em Áreas de Cerrado e Restinga*. Universidade de Brasília, Brasília, pp. 102 – 111.
- Sato, M. N. & Moraes, J. A. P. V.** 1992. Efeito do estresse hídrico sobre as trocas do CO<sub>2</sub> gasoso em plantas jovens de espécies de cerrado. *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 35 (4): 763 – 775.
- Schindler, C. & Lichtenthaler, H. K.** 1996. Photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation, chlorophyll fluorescence and zeaxanthin accumulation in field-grown maple trees in the course of a sunny and a cloudy day. *Journal of Plant Physiology* 148: 399 – 412.
- Scholz, F. G.; Bucci, S. J.; Goldstein, G.; Meinzer, F. C. & Franco, A. C.** 2002. Hydraulic redistribution of soil water by savanna trees. *Tree Physiology* 22: 603 – 612.

- Schreiber, U.; Schliwa, U. & Biber, W.** 1986. Continuous recording of photochemical and nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynthetic Research* 10: 51 – 62.
- Serra Filho, R.; Cavalli, A. C.; Guillaumon, J. R.; Chiarini, J. V.; Nogueira, F. P.; Ivancko, C. M. A. M.; Barbieri, J. L.; Donizeli, P. L.; Coelho, A. G. S. & Bittencourt, I.** 1975. Levantamento da cobertura natural e do reflorestamento no Estado de São Paulo. *Boletim Técnico do Instituto Florestal* 11: 1 – 56.
- Shida, C. N.** 2000. Levantamento da distribuição espacial e temporal dos elementos da paisagem e de seus determinantes, na região dos municípios de Luiz Antônio e Santa Rita do Passa Quatro (SP), como subsídio ao planejamento ambiental. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo, 114 p.
- Shida, C. N.** 2005. Caracterização física do Cerrado Pé-de-Gigante e uso das terras na região: 2. Evolução do uso das terras na região. *In: V. R. Pivello & E. M. Varanda (eds.). O Cerrado Pé-de-Gigante: Ecologia & Conservação – Parque Estadual de Vassununga.* Imprensa Oficial do Estado de São Paulo, Secretaria do Meio Ambiente (SMA), São Paulo, pp. 29 – 42.
- Silberbauer-Gottsberger, I. & Eiten, G.** 1987. A hectare of cerrado. I. General aspects of the trees and thick-stemmed shrubs. *Pitón* 27: 55 – 91.
- Silva, E. C.; Nogueira, R. J. M. C.; Neto, A. D. A. & Santos, V. F.** 2003. Comportamento estomático e potencial da água da folha em três espécies lenhosas cultivadas sob estresse hídrico. *Acta Botânica Brasílica* 17 (2): 231 – 246.
- Simioni, G.; Gignoux, J.; Le Roux, X.; Appe, R. & Benest, D.** 2004. Spatial and temporal variations in leaf area index, specific leaf area and leaf nitrogen of two co-occurring savanna tree species. *Tree Physiology* 24: 205 – 216.
- Sobrado, M. A.** 1986. Aspects of tissue water relations and seasonal changes of leaf water potential components of evergreen and deciduous species coexisting in tropical dry forests. *Oecologia* 68: 413 – 416.

- Sobrado, M. A.** 1991. Cost–benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species. *Functional Ecology* 5: 608 – 616.
- Sondahl, M. R.; Crocomo, O. J. & Sodek, L.** 1976. Measurements of  $^{14}\text{C}$  incorporation by illuminated intact leaves of coffee plants from gas mixtures containing  $^{14}\text{CO}_2$ . *Journal Experimental of Botany* 27: 1187 – 1195.
- Stratton, L.; Goldstein, G. & Meinzer, F. C.** 2000. Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant Cell and Environment* 23: 99 – 106.
- Syvertsen, J. P.** 1982. Minimum leaf water potential and stomatal closure in citrus leaf of different ages. *Annals of Botany* 49: 827 – 834.
- Tannus, R. N.** 2004. Funcionalidade e sazonalidade sobre Cerrado e sobre ecótono Floresta-Cerrado: uma investigação com dados micrometeorológicos de energia e  $\text{CO}_2$ . Dissertação Mestrado, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo. Piracicaba, 187 p.
- Taylor, J. A. & Lloyd, J.** 1992. Sources and sinks of atmospheric  $\text{CO}_2$ . *Australian Journal of Botany* 40: 407 – 418.
- Thomas, D. S.; Eamus, D. & Shanahan, S.** 1999. Studies on the influence of season, drought and xylem ABA on stomatal responses to leaf-to-air vapour pressure difference of trees of the Australian wet--dry tropics. *Australian Journal of Botany* 47: 540 – 547.
- Thornthwaite, C. W. & Mather, J. R.** 1955. The balance water. 1 ed. Laboratory of climatology, publications in climatology, Certeerton, New Jersey, 104 p.
- Thornley, J. H. M.** 1973. Mathematical models in plant physiology. A quantative approach to problems in plant and crop physiology. Academic Press, New York.
- Toledo Filho, D. V.; Leitão Filho, H. F. & Shepherd, G. J.** 1989. Estrutura fitossociológica da vegetação de cerrado em Moji-Mirim (SP). *Revista do Instituto Florestal* 1: 1 – 11.

- Torres, C. M. & Repke, D.** 2005. *Anadenanthera*: visionary plant of ancient South America. 1 ed. The Haworth Herbal Press, New York, 256 p.
- Valentini, R.; Matteucci, G.; Dolman, A. J.; Schulze, E. D.; Rebmann, C.; Moors, E. J.; Granier, A.; Gross, P.; Jensen, N. O.; Pilegaard, K.; Lindroth, A.; Grelle, A.; Bernhofer, C.; GrÅ¼nwald, T.; Aubinet, M.; Ceulemans, R.; Kowalski, A. S.; Vesala, T.; Rannik, Å.;** **Berbigier, P.; Loustau, D.; Guamundsson, J.; Thorgeirsson, H.; Ibrom, A.; Morgenstern, K.; Clement, R.; Moncrieff, J.; Montagnani, L.; Minerbi, S. & Jarvis, P. G.** 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature* 404: 861 – 865.
- Van Kooten, O. & Snel, J. S.** 1991. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthetic Research* 25: 147 – 150.
- Van Vegten, J.** 1983. Thornbush invasion in a savanna ecosystem in Eastern Botswana. *Vegetation* 56: 3 – 7.
- Varanda, E. M.; Barosela, J. R.; Oki, Y.; Pais, M. P. & Cerri, A.** 2005. Relações entre plantas e insetos no Cerrado Pé-de-Gigante: 15. Defesas vegetais contra insetos folívoros. *In*: V. R. Pivello & E. M. Varanda (eds.). *O cerrado do Pé-de-Gigante: Ecologia e Conservação – Parque Estadual de Vassununga*. Imprensa Oficial do Estado de São Paulo, Secretaria do Meio Ambiente (SMA), São Paulo, pp. 197 – 208.
- Vargas, M. A. T. & Hungria, M.** 1997. *Biologia dos solos dos Cerrados*. 1 ed. EMBRAPA-CPAC, Planaltina, Distrito Federal, 524 p.
- Veenendall, E. M.; Kollew, O. L. O. F.; & LLOYD, J.** 2004. Seasonal variation in energy fluxes and carbon dioxide exchange for a broad-leaved semi-arid savanna (Mopane woodland) in Southern Africa. *Global Change Biology* 10: 318 – 328.
- Vourlitis, G. L.; Priante-Filho, N.; Hayashi, M. M. S.; Sousa Nogueira, J.; Caseiro, F. T. & Campelo Jr., J. H.** 2001. Seasonal variations in the net ecosystem CO<sub>2</sub> exchange of a mature Amazonian tropical transitional forest (Cerradão). *Functional Ecology* 15: 388 – 395.

- Weiser, V. L. & Godoy, S. A. P.** 2001. Florística em um hectare de cerrado *stricto sensu* na ARIE – Cerrado Pé-de-gigante, Santa Rita do Passa Quatro, SP. *Acta Botânica Brasílica* 15 (2): 201 – 212.
- Williams, K.; Field, C. B. & Mooney, H. A.** 1989. Relationships among leaf construction cost, leaf longevity and light environment in rainforest plants of the genus *Piper*. *American Naturalist* 133: 198 – 211.
- Wright, I. L.; Reich, P. B.; Westoby, M.; Ackerly, D. D.; Baruch, Z.; Bongers, F.; Cavender-Bares, J.; Chapin, T.; Cornelissen, J. H. C.; Diemer, M.; Flexas, J.; Garnier, E.; Groom, P. K.; Gulias, J.; Hikosaka, K.; Lamont, B. B.; Lee, T.; Lee, W.; Lusk, C.; Midgley, J. J.; Navas, M. L.; Niinemets, Ü.; Olekysyn, J.; Osada, N.; Poorter, H.; Poot, P.; Prior, L.; Pyankov, V. I.; Roumet, C.; Thomas, S. C.; Tjoelker, M. G.; Veneklaas, E. J. & Villar, R.** 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821 – 827.
- Wright, I. L.; Reich, P. B. & Westoby, M.** 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology* 15: 423 – 434.
- Zar, J. H.** 1996. *Biostatistical Analysis*. 3 ed. Prentice Hall, New Jersey, 918 p.

**Anexo I****Trabalho submetido à Revista Biota Neotropica**

**Estrutura fitossociológica no “footprint” da torre de fluxo de carbono no Cerrado Denso  
*sensu stricto*, Pé-de-Gigante, Parque Estadual de Vassununga, SP.**

**Phytossociological structure on the footprint of carbon flux tower over Cerrado Denso *sensu  
stricto*, Pé-de-Gigante, Vassununga State Park, SP.**

**Sabrina Costa Ribeiro Latansio<sup>1</sup>, Ana Claudia Pereira de Oliveira<sup>2</sup>, Humberto Ribeiro da Rocha<sup>3</sup> & Marcos Pereira Marinho Aidar<sup>4,\*</sup>.**

<sup>1</sup>Mestranda do Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Meio Ambiente (IBt/SMA); Caixa Postal 4005 - CEP 01061-970 - São Paulo/SP. <http://www.ibot.sp.gov.br/>

<sup>2</sup>Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal, Departamento de Ciências Biológicas – ESALQ/USP; Av. Pádua Dias, 11 - Caixa Postal 9 - CEP: 13418-900 - Piracicaba/SP. <http://www.lerf.esalq.usp.br/>

<sup>3</sup>Instituto de Astronomia, Geofísica e Ciências Atmosféricas IAG/USP; Rua do Matão, 1226, Cidade Universitária - CEP 05508-090 - São Paulo/SP.  
<http://www.dca.iag.usp.br/www/material/humberto/index.htm>

<sup>4,\*</sup>PqC IV, Seção de Fisiologia e Bioquímica de Plantas, Instituto de Botânica/SMA; Caixa Postal 4005 - CEP 01061-970 – São Paulo/SP. <http://www.ibot.sp.gov.br/>; autor para correspondência [maidar@uol.com.br](mailto:maidar@uol.com.br)

## **RESUMO**

A região de domínio do Cerrado compreende uma extensa área contínua nos Estados de Goiás, Bahia, Minas Gerais, Mato Grosso e Piauí e áreas disjuntas em outros Estados, incluindo São Paulo, e ocupava cerca de 23 % da área territorial do Brasil, onde restam atualmente apenas 21,6% de sua extensão original. A área recoberta por essa vegetação em São Paulo correspondia originalmente a 14% da área total. Atualmente, os remanescentes recobrem menos de 1% de sua área original. O Cerrado é complexo estrutural e funcionalmente, apresentando espécies com diferentes estratégias de utilização espacial e temporal dos recursos hídricos, com efeitos marcantes da sazonalidade no balanço de carbono e no crescimento. Estudos recentes indicam que o valor da Produtividade Líquida no Cerrado do Pé-de-Gigante constitui um pequeno dreno de carbono e indicou que a sazonalidade foi o principal fator determinante do valor obtido. Os estudos dos fluxos de carbono em ecossistemas terrestres têm sido raramente acompanhados de abordagens ecofisiológicas de modo a explorar a relação funcional das espécies que compõem o ecossistema e os valores líquidos obtidos para o mesmo. Assim, o objetivo deste trabalho foi o da caracterização estrutural da vegetação presente na área do “footprint” da torre de fluxo instalada no Cerrado Pé-de-Gigante, visando subsidiar os estudos relacionados à quantificação a longo prazo da dinâmica dos fluxos de água, energia e CO<sub>2</sub> em vegetação de Cerrado. A vegetação da área de estudo foi classificada como Cerrado Denso *sensu stricto* como o predomínio de *Anadenanthera falcata*, cuja ocorrência no Estado foi apenas relatada em locais com solos mais ricos na região das Cuestas Basálticas. O estudo fitossociológico indicou as seguintes espécies como as mais importantes: *Myrcia lingua* Berg., Myrtaceae;



*Xylopia aromatica* (Lm.) Mart., Annonaceae; e *Anadenanthera falcata* (Benth.) Altschul, Leguminosae.

Palavras chave: Cerrado Denso *sensu stricto*, Pé-de-Gigante, Parque Estadual de Vassununga, Fitossociologia, *Anadenanthera falcata*.

## ABSTRACT

The Cerrado vegetation covers the Brazilian Central Highlands (core area) which includes extensive and continuous areas in the Goiás, Bahia, Minas Gerais, Mato Grosso e Piauí, states and some marginal areas in others states, including São Paulo, accounting originally for 23% of Brazilian territory. Today the remnants are less than 22 % of its original coverage. About of 14 % of the São Paulo state territory was originally covered with Cerrado vegetation, but today remnants account for less than 1 % of the original distribution. The Cerrado is structurally and functionally complex, with species showing different water use strategies, where the seasonality affects the carbon balance and growth. Recent studies indicate that net productivity in the Pé-de-Gigante Cerrado constitute a small carbon sink, with seasonality playing a major role. The carbon flux studies in terrestrial ecosystems hardly have been accompanied by ecophysiological studies in order to explore the functional relationships between species and the ecosystem and the values achieved. The main objective of this work was the vegetation structural characterization in the footprint of meteorological and flux tower installed in the study area. The vegetation was classified as a Cerrado Denso *sensu stricto* where *Anadenanthera falcate* predominates. This kind of physiognomy was relate only in few areas with richer soils in the Cuesta Basáltica area. The phytossociological study indicates the following species as the most important: *Myrcia lingua* Berg., Myrtaceae; *Xylopia aromatica* (Lm.) Mart., Annonaceae; e *Anadenanthera falcata* (Benth.) Altschul, Leguminosae.

Key words: Cerrado Denso *sensu stricto*, Pé-de-Gigante, Vassununga State Park, Phytossociology, *Anadenanthera falcata*.

## 1. Introdução

O Brasil é um dos países mais ricos do mundo em diversidade, onde são encontrados quatro grandes biomas: Floresta Amazônica, Floresta Atlântica (incluindo as suas diferentes fisionomias vegetais), Caatinga e Campos (estepe), Cerrado e Pantanal (savanas) (Joly et al. 1999). A localização geográfica dos diferentes domínios vegetacionais é condicionada por fatores climáticos, tais como temperatura, precipitação, umidade do ar e tipo de substrato (Ribeiro & Walter 1998).

A região de domínio de Cerrado, correspondente as “Oréades” no sistema de Martius (Joly et al. 1999), e compreende uma extensa área contínua nos Estados de Goiás, Tocantins, Bahia, Minas Gerais, Mato Grosso, Mato

Grosso do Sul e algumas áreas marginais, como nos Estados nordestinos e Amazonas e também em áreas disjuntas em São Paulo e Paraná (Ratter et al. 1997). O Cerrado ocupava aproximadamente 23 % da área territorial do Brasil (mais de 2 milhões de km<sup>2</sup>), constituindo-se no segundo maior Bioma do país, superado apenas pela Floresta Amazônica (Ribeiro & Walter 1998). Atualmente restam apenas menos de 22 % de sua extensão original (<http://www.biodiversityhotspots.org/xp/Hotspots/cerrado/>). No Estado de São Paulo apresenta-se na forma de manchas dispersas, associadas a solos de baixa fertilidade, especialmente na Depressão Periférica e no Planalto Ocidental Paulista, além de algumas pequenas manchas situadas no Vale do Paraíba (Ratter et al. 1997). A área recoberta por essa vegetação no Estado correspondia, originalmente cerca de 14% da área total (São Paulo 1997), tendo sido reduzido para 13,7% em 1962 (Borgonovi & Chiarini 1965). Em 1973, Serra Filho et al. (1975) estimaram a redução desta cobertura para apenas cerca de 4,2% do Estado e Kronka et al. (1998) indicam uma área total remanescente de cerca de 0,96%.

O Bioma Cerrado é uma das mais ricas savanas do planeta, provavelmente consequência da sua enorme antiguidade cuja origem remonta o período Cretáceo (145 a 65 milhões de anos). A partir de então experimentou uma longa evolução através do período Terciário e grande especiação durante os períodos glaciais e inter-glaciais do Quaternário (Oliveira Filho & Ratter 2002). As comunidades de Cerrado são extremamente complexas em termos estruturais (Oliveira-Filho et al. 1989) e ricas em espécies lenhosas endêmicas, perenifólias, brevidecíduas e decíduas (Franco 2002; Paula 2002; Moraes & Prado 1998).

Estes dois aspectos, principalmente, levaram à inclusão do Cerrado Brasileiro como um dos “hotspots” para a conservação da biodiversidade (Myers et al. 2000). Norman Mayer em 1988 definiu o conceito de modo a abordar o dilema que os conservacionistas enfrentavam: quais áreas são mais importantes para a conservação da biodiversidade? Assim, Myers propôs um critério para indicação das áreas prioritárias para a conservação da biodiversidade ou “Biodiversity hotspots” que são então classificados como aqueles Biomas que enfrentam graves ameaças sobre seus recursos naturais, possuam espécies endêmicas e que já tenham perdido pelo menos 70% da sua distribuição original (<http://www.biodiversityhotspots.org/xp/Hotspots/>).

Durante muitos anos, o estresse hídrico dos solos foi considerado como o fator determinante do aspecto aparentemente xeromórfico da vegetação do Cerrado, evidenciado tanto pelo porte reduzido do estrato arbóreo e seu baixo índice de desenvolvimento, quanto pelo aspecto tortuoso das árvores, folhas coriáceas, brilhantes e revestidas por tricomas (Goodland & Ferri 1979) e os troncos cuja casca pode apresentar súber bastante desenvolvido. Franco (2002) indica que apesar das espécies arbóreas do Cerrado apresentarem geralmente folhas escleromorfas e pobres em nutrientes, são capazes de manter taxas fotossintéticas relativamente altas sendo os assimilados estocados em estruturas subterrâneas ou dirigidas para componentes estruturais nas folhas que geralmente apresentam longevidade menores que um ano.

Os estudos sobre a florística da vegetação de Cerrado no Estado de São Paulo permaneceram por muitos anos estagnados, uma vez que a maioria dos trabalhos concentrava-se na região central do Brasil (Leitão-Filho 1992). Foi a partir do trabalho de Eiten (1963), que ao realçar as peculiaridades da flora no Estado evidenciando uma diversidade considerável e associado ao crescente processo de devastação, induziram esforços no estudo da porção meridional de ocorrência da vegetação. Muitos estudos foram realizados sobre aspectos fitogeográficos, fisionômicos, florísticos e fitossociológicos da vegetação do Cerrado *sensu stricto* (Ratter & Dargie 1992, Felfili et al. 1997, Ratter et al. 1997, 2003, Mendonça et al. 1998, Castro et al. 1999). Entretanto Felfili et al. (2000) indicam que há pouca informação disponível sobre alterações estruturais na vegetação, sendo os estudos restritos a poucas áreas em São Paulo (Silberbauer-Gottsberger & Eiten 1983) e Brasília (Felfili et al. 2000 e Henriques & Hay 2002).

Foram realizados levantamentos fitossociológicos em várias localidades do Estado de São Paulo (Pagano et al. 1989, Toledo Filho et al. 1989, Batalha et al. 2001, Durigan et al. 2002, Fidelis & Godoy 2003, entre outros). No entanto, ainda existem lacunas a serem preenchidas, tal como estudos relacionados à avaliação da biomassa, aspecto que levará a um maior conhecimento sobre a composição, dinâmica e estrutura da flora arbórea das regiões de Cerrado, integrando-se ao conhecimento de sua funcionalidade, o clima e as mudanças de uso da terra (Rocha et al. 2002).

Nos últimos anos, muita atenção vem sendo dada à contribuição potencial dos ecossistemas temperados e tropicais na incorporação líquida na biosfera terrestre do CO<sub>2</sub> de origem antropogênica (Lloyd 1999; Malhi et al. 1999; Schulze et al. 1999). Fluxos de energia, água e carbono, como medidos através de técnicas de “eddy covariance” (covariação de vórtices turbulentos - ferramenta estatística utilizada para analisar vento em alta frequência e séries de dados atmosféricos que resultam em valores de fluxos das variáveis analisadas, p.e. CO<sub>2</sub> e água) podem ser utilizados para a estimativa das respostas fotossintéticas líquidas do ecossistema em resposta às variações nas condições ambientais e também o balanço anual de carbono. Entretanto, em ambientes savânicos estas avaliações têm sido até hoje ainda muito limitadas, apesar de cobrirem cerca de um quinto da superfície terrestre (Miranda et al. 1997, Vourlitis et al. 2001, Veenendall et al. 2004.). Segundo Grace et al. (2006) as savanas tropicais podem ser bastante produtivas, com uma produtividade primária líquida variando de 1 a 12 t C ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup> e contribuindo com cerca de 30% da produtividade primária bruta terrestre. Os menores valores de produtividade primária foram encontrados nas savanas áridas e semi-áridas da África, Austrália e América do Sul, sendo a estimativa da média global em torno de 7.2 t C ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup> e o potencial para a taxa de seqüestro de carbono de 0.14 a 0.39 Gt C ano<sup>-1</sup>. As savanas encontram-se sob intensa pressão antrópica, e a taxa de perda pode exceder 1% ao ano, aproximadamente o dobro da taxa estimada para as florestas tropicais, e desse modo, constituindo um fluxo para atmosfera potencialmente tão grande quanto o que é originado do desflorestamento da floresta tropical.

Rocha et al. (2002) indicam que o valor da Produtividade Líquida no Cerrado do Pé-de-Gigante constitui um pequeno dreno de carbono ( $0.1 \pm 0.3 \text{ tC ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ ) (Figura 1), similar ao valor encontrado para um Cerrado no Planalto

Central do Brasil (Miranda et al. 1997), sugerindo que a sazonalidade foi fator determinante na resposta observada, pois induziu senescência foliar e redução na atividade fotossintética e conseqüentemente, queda da produtividade durante a estação seca.

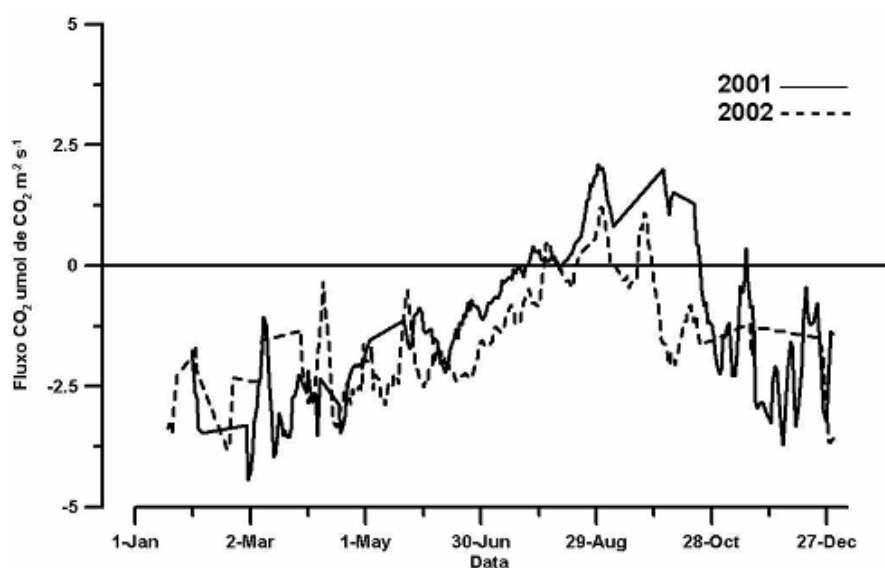


Figura 1 – Fluxos de CO<sub>2</sub> médio diário sobre o Cerrado *sensu stricto* Pé-de-Gigante para os anos de 2001 e 2002 (Adaptado de Tannus 2004).

Os estudos dos fluxos de carbono em ecossistemas terrestres têm sido raramente acompanhados de abordagens ecofisiológicas de modo a explorar a relação funcional das espécies que compõem o ecossistema e os valores líquidos obtidos para o mesmo. Segundo Buchmann (2002) apenas 14% de todos os estudos de fluxo de vórtices turbulentos em florestas incluem avaliações ecofisiológicas das plantas ou estimativas de biomassa. Desse modo, a combinação de estudos micrometeorológicos, ecológicos e ecofisiológicos é fortemente recomendada para uma melhor compreensão das dinâmicas dos fluxos associados ao funcionamento do ecossistema.

Com a evolução da tecnologia da instrumentação micro-meteorológica, a técnica de “eddy-covariance” tem sido aplicada para avaliar a troca de massa (água e carbono) e energia em ecossistemas, aumentando nosso conhecimento sobre a troca de carbono no sistema solo – vegetação – atmosfera que integra os fluxos no solo e vegetação. No Brasil estes estudos têm sido até o momento, concentrados principalmente na Floresta Amazônia (Projeto LBA; <http://lba.cptec.inpe.br/lba/site/>) e no Cerrado em São Paulo (Projeto Biota/Fapesp; <http://www.dca.iag.usp.br/www/material/humberto/index.htm>). No ano de 2006, foi iniciada a instalação de um estudo na Mata Atlântica, Parque Estadual da Serra do Mar, Estado de São Paulo, através do um projeto temático Biota/Fapesp coordenado pelo Departamento de Botânica UNICAMP (<http://www.ib.unicamp.br/profs/cjoly/TEMATICO/>).

A quantificação do acúmulo líquido de carbono nos ecossistemas é um passo necessário na validação das

estimativas de seqüestro de carbono e na avaliação da sua funcionalidade e do papel potencial na mitigação das emissões atmosféricas de gás carbônico. A definição do “footprint” (região da superfície do solo que determina o “eddy flux” vertical médio da torre micrometeorológica) é reconhecida como parte fundamental do estabelecimento e localização da torre de fluxo e das análises dos produtos gerados por ela. Nas palavras de Schmid (2002) o “footprint” define o “campo de visão” dos instrumentos localizados na torre. O conhecimento da área de solo e vegetação que influencia as medidas de concentração e fluxo é de fundamental importância tanto para o planejamento da configuração do local de estudo quanto no entendimento dos dados que são coletados. Em resumo, o “footprint” define a área de superfície do solo que as avaliações representam (Finningan 2004) (Figura 2).

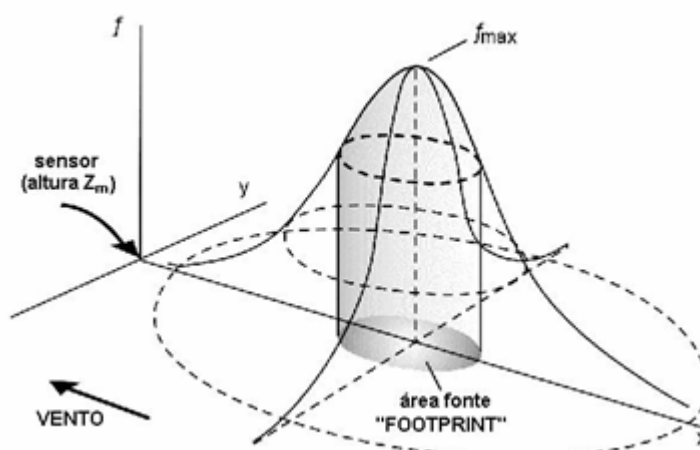


Figura 2 – Ilustração do conceito de “footprint” - região da superfície do solo que determina o “eddy flux” vertical médio avaliado na torre micrometeorológica e de fluxo (sensor – altura  $Z_m$ );  $f$  – Altura da torre;  $f_{max}$  – fluxo máximo medido pela torre segundo intensidade e direção do vento predominante;  $X$  – distância da torre que define sua área de influência (Adaptado de Finningan 2004).

O principal objetivo deste trabalho refere-se à caracterização estrutural da vegetação presente na área do “footprint” da torre de fluxo instalada no Cerrado Pé-de-Gigante através do Projeto Temático Biota/FAPESP “Interação Biosfera-Atmosfera Fase 2: Cerrados e Mudanças de Uso da Terra” (Processo nº. 02/09289-9, coordenação Dr. Humberto R. da Rocha IAG/USP) que tem como principal objetivo a quantificação a longo prazo da dinâmica dos fluxos de água, energia e  $CO_2$  em vegetação de Cerrado no sudeste e centro do Brasil. Partindo-se de processos locais (solo, folha e indivíduo – Ecofisiologia e Estudos isotópicos), movendo-se para a comunidade (Fluxos de água e  $CO_2$ , Fitossociologia), para a escala de microbacia (Hidrologia e Hidroquímica) e finalmente integrando-se na meso-escala (Acoplamento biosfera-atmosfera). De forma simplificada, as trocas de água e  $CO_2$  no sistema solo-planta-atmosfera serão abordadas através do estudo da fotossíntese, evapotranspiração e produtividade da comunidade. Desse modo, este trabalho estabelece um melhor conhecimento sobre a vegetação da área de estudo, visando subsidiar os estudos sobre a

ecofisiologia da fotossíntese e aspectos isotópicos das espécies vegetais, dinâmica das populações e da comunidade e a avaliação de biomassa da vegetação que influencia o sinal observado pela torre de fluxo. Estes aspectos integrados deverão auxiliar na avaliação do balanço de carbono na área de estudo, integrando-se ao conhecimento de sua funcionalidade, do clima e as mudanças de uso da terra no Cerrado paulista.

## **2. Material e Métodos**

### **2.1. Área de Estudo**

A área de estudo (Gleba Pé-de-Gigante) localiza-se no Parque Estadual de Vassununga (entre 21°36-38'S e 47°36-39'W), Santa Rita do Passa Quatro, Estado de São Paulo, com área de 1225 ha. e altitude de 590 - 740m (Batalha et al. 2001). O clima da região enquadra-se na categoria Cwag (Köppen 1948), ou seja, temperado, macrotérmico, moderadamente chuvoso e com inverno seco não rigoroso. A estação seca dura de maio a agosto e a estação úmida de setembro a abril, com precipitação média anual de 1499 mm e temperatura média anual de 21.5°C (Batalha & Mantovani, 2000). Os dados normais (1941 – 1970) calculados para a Estação climatológica do DAEE em Santa Rita do Passa Quatro indicam déficit hídrico para os meses de abril (3,2 mm), maio (4,8 mm), junho (5,7 mm), julho (14,3 mm), agosto (26,7 mm) e setembro (18,8 mm) (Pires Neto et al. 2005). Predominam na área solo do tipo latossolo vermelho-amarelo (Neossolo Quartzarênico órtico típico álico) (Pivello et al., 1998; Cooper et al. 2005). Uma caracterização mais detalhada da área pode ser encontrada em Pivello & Varanda (2005).

A estrutura, a composição e a diversidade de espécies que compõem o Cerrado *sensu lato* da área de estudo já foram estudadas por vários autores (Weiser & Godoy 2001, Batalha et al. 2001, Batalha & Mantovani 2001, Fidelis & Godoy 2003) sendo definido que o Cerrado *sensu stricto* ocorre em cerca de 80 % da área.

### **2.2. Definição do “footprint” da torre de fluxo na área de estudo e levantamento fitossociológico**

Os cálculos para a definição do “footprint” da torre de fluxos foram baseados em Rocha et al. (2002) como função da direção e intensidade do vento (Figura 4) e indicam que a área de trabalho foi definida entre 300 – 400 m da torre em direção leste (110° geográficos) (Figura 5).

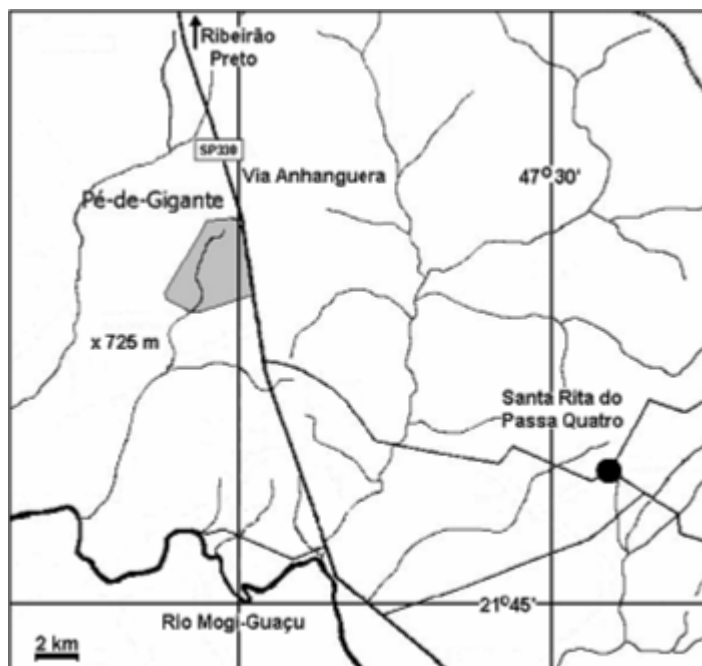


Figura 3 – Mapa de localização da Gleba Pé-de-Gigante no município de Santa Rita do Passa Quatro (entre 21°36-38'S e 47°36-39'W).

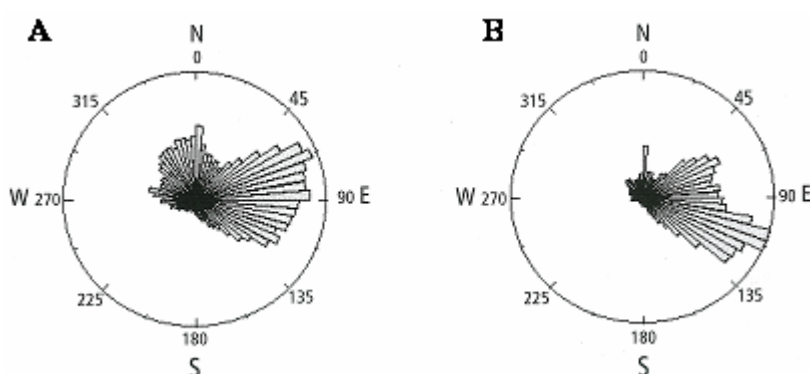


Figura 4 – Direção média do vento na torre de fluxo a 22 m acima do nível do solo, baseadas em medidas a cada 10 minutos no Cerrado Pé-de-Gigante nos anos de 2001 e 2002. A. Período diurno (entre 6 e 18 h) e B. Período noturno. (Adaptado de Rocha et al. 2005).

Todos os indivíduos com perímetro no nível do solo (avaliados a 10 cm acima do solo) maiores ou igual a 6 cm encontrados na área de levantamento composta por 20 parcelas (10 x 10 m) configurando transecto de 20 x 100 m (0,2 ha) e demarcadas com estacas de alumínio e cordas de nylon, foram numerados e mapeados e tiveram sua altura estimada com auxílio de objeto de altura conhecida. A área de levantamento corresponde ao dobro da unidade amostral mínima recomendada para parcelas de cerrado, proposta por Felfili et al. (2005). A identificação das espécies foi realizada em campo, quando possível, e por meio de coletas de material botânico para posterior herborização e identificação por comparação em herbário ou envio a especialistas. As amostras botânicas coletadas foram depositadas no herbário da Esalq/USP na forma de exsicatas. Os nomes botânicos apresentados foram conferidos com a

nomenclatura adotada pelo Missouri Botanical Garden (<http://mobot.mobot.org/W3T/Search/vast.html>). Com os dados da amostragem foram calculados e analisados os parâmetros usuais em fitossociologia: densidades, freqüências e dominâncias absolutas e relativas e, a partir destas, o valor de importância (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974). Para avaliação da diversidade florística da comunidade foi utilizado o Índice de diversidade de Shannon-Weaver ( $H'$ ) (Pielou 1975), que pode variar de 0 a valores positivos, estando de modo geral entre 1,5 e 3,5, raramente ultrapassando 5,0 (Margurran 1988). Foi calculado, ainda, o índice equabilidade de Pielou ( $J$ ) (Pielou 1975). Os parâmetros fitossociológicos foram calculados com uso do software FITOPAC desenvolvido pelo Dr. George Shepherd, Departamento de Botânica da Universidade de Campinas - UNICAMP (Shepherd 1995), utilizando-se as seguintes equações:

$$\begin{array}{lllll} DA_i = N_i/A & P_i = N_i/N & DR_i = 100.N_i/N & FA_i = U_i/UA & FR_i = 100.FA_i/\Sigma FA_t \\ DoA_i = AB_i/A & AB_i = \Sigma AB_n & AB_n = \pi.R^2/2 & DoR_i = 100.AB_i/\Sigma AB_i & \\ IVI_i = DR_i + FR_i + DoR_i & H' = -\Sigma P_i \cdot \ln P_i & H'_{max} = \log n & J = H'/H'_{max} & \end{array}$$

Onde:  $DA_i$  = Densidade absoluta da espécie  $i$ ;  $N_i$  = Número de indivíduos da espécie  $i$ ;  $A$  = Área amostrada;  $DR_i$  = Densidade relativa da espécie  $i$ ;  $N$  = Número total de indivíduos amostrados;  $n$  = Número de espécies amostradas;  $FA_i$  = Freqüência absoluta da espécie  $i$ ;  $U_i$  = Número de unidades amostrais de ocorrência da espécie  $i$ ;  $UA$  = Número total de unidades amostrais;  $FR_i$  = Freqüência relativa da espécie  $i$ ;  $DoA_i$  = Dominância absoluta da espécie  $i$ ;  $DoR_i$  = Dominância relativa da espécie  $i$ ;  $AB_n$  = Área basal do indivíduo  $n$ ;  $AB_i$  = Área basal da espécie  $i$ ;  $IVI_i$  = Índice de valor de importância da espécie  $i$ ;  $R$  = Raio da circunferência do tronco à altura de 1,30m do solo;  $H'$  = Índice de diversidade de Shannon-Weaver;  $H'_{max}$  = Valor máximo de diversidade;  $J$  = Equabilidade de Pielou.

A fim de obter um melhor entendimento da estrutura da vegetação na área de estudo, foram elaborados histogramas de freqüência de classes de diâmetro (com intervalo de 5 cm) e altura (com intervalo de 2 m) para as espécies dominantes. De modo a comparar com o levantamento realizado por Fidelis & Godoy (2003) foi elaborado histograma de freqüência em classes de diâmetro (com intervalo de 4,5 cm) da comunidade, e também foi calculada a razão "q" de Liocourt (Meyer 1952), obtida através da divisão do número de indivíduos em uma classe pelo número de indivíduos da classe anterior. Esta razão indica, quando é constante, que a distribuição de diâmetros na comunidade é balanceada.



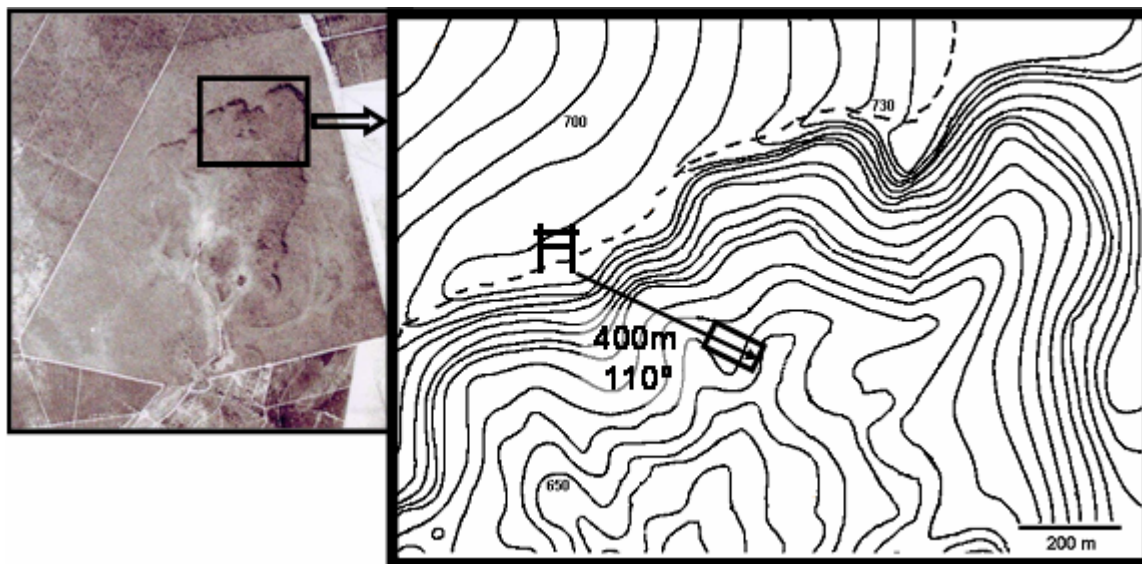


Figura 5 – Localização do “footprint” da torre de fluxo na Gleba Pé-de-Gigante (21° 37’09”S e 47° 37’58”W); H – Torre micrometeorológica e de fluxo de carbono; polígono – indica a área de levantamento fitossociológico; seta – indica a distância e a direção em graus geográficos da área de estudo em relação à torre de fluxo (Adaptado de Bitencourt & Mesquita Jr. 2005).

### 3. Resultados e Discussão

O levantamento fitossociológico indica a ocorrência de 1451 indivíduos (7255 indivíduos ha<sup>-1</sup>), tendo sido identificadas 85 espécies, 52 gêneros e 31 famílias (Tabela 1), sendo que 24 indivíduos ainda permanecem não identificados por falta de material reprodutivo. As seguintes espécies predominam na área, segundo os índices de valor de importância (IVI): *Myrcia lingua* Berg., Myrtaceae (39,9 %); *Xylopia aromatica* (Lm.) Mart., Annonaceae (24,1 %) e *Anadenanthera falcata* (Benth.) Altschul, Leguminosae (22,2 %). As duas primeiras espécies apresentam valores elevados de IVI devido principalmente à suas ocorrências em grande número. Levando em consideração a dominância relativa (DoR), a espécie *Anadenanthera falcata* (angico preto) aparece em primeiro lugar (17,7 %), seguida pela *Myrcia lingua* (15,4 %) e *Xylopia aromatica* (10,2 %). Considerando a altura média dessas espécies, *Anadenanthera falcata* domina o dossel (7,0 ± 2,8 m), *Myrcia lingua* domina o sub-bosque (2,6 ± 1,1 m) e *Xylopia aromatica* domina o estrato intermediário (5,3 ± 2,1 m) (Figura 6).

As distribuições de frequência por classes de diâmetro para as três espécies dominantes na área de estudo são apresentadas na Figura 7. *M. lingua* apresenta grande predominância nas duas classes menores de diâmetro, representando cerca de 80 % dos indivíduos. *X. aromatica* possui claramente predominância de seus indivíduos nas três primeiras classes de diâmetro (entre 5 e 15 cm) e *A. falcata* possui a maior parte dos indivíduos com diâmetro acima de 20 cm e entre 10 e 15 cm, que coincide com as maiores alturas (8 a 10 m, Figura 8), mostrando sua dominância do dossel. Do mesmo modo, a Figura 8, exemplifica a dominância do sub-bosque pela *M. lingua* (2 a 4 m) e do estrato

intermediário pela *X. aromatica* (4 a 6 m). O grande número de indivíduos de *X. aromatica* com altura menor que 2 cm podem ser explicados pelo grande número de rebrotas observado para esta espécie em Campo.

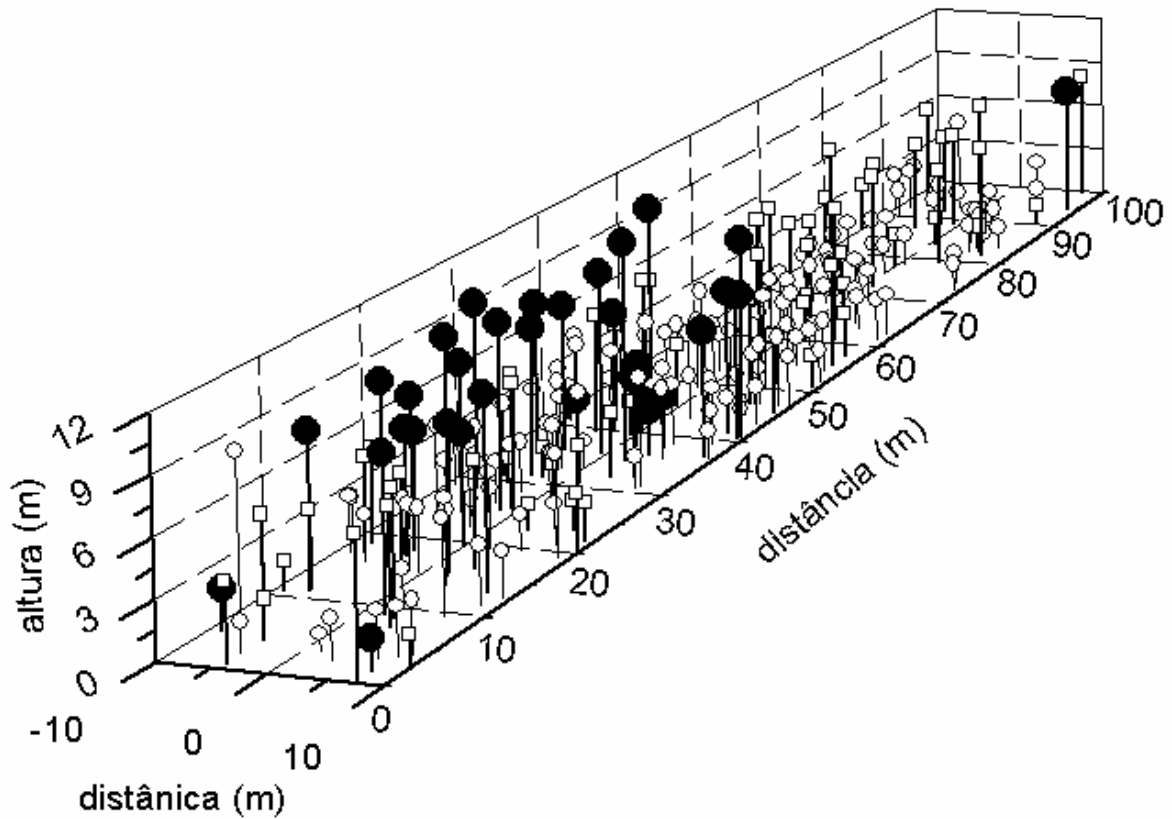


Figura 6 – Estrutura em 3D das três espécies dominantes na área indicando ocorrência em diferentes estratos, sendo ● – *Anadenanthera falcata*, ○ – *Myrcia lingua* e □ – *Xylopiia aromatica*.

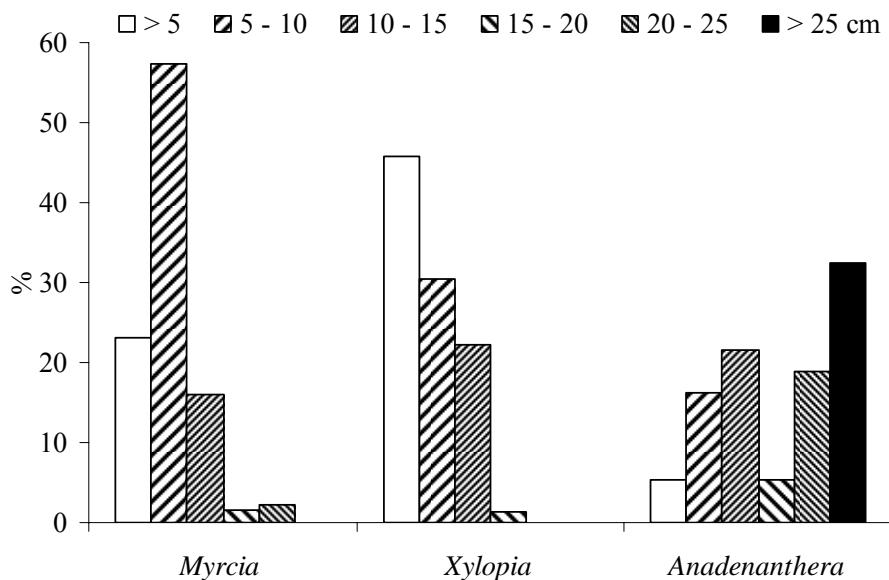


Figura 7 – Distribuição de frequência em classes de diâmetro das espécies dominantes no Cerrado *sensu stricto* no “footprint” da torre micro meteorológica e de fluxo, Gleba Pé-de-Gigante, P.E. de Vassununga.

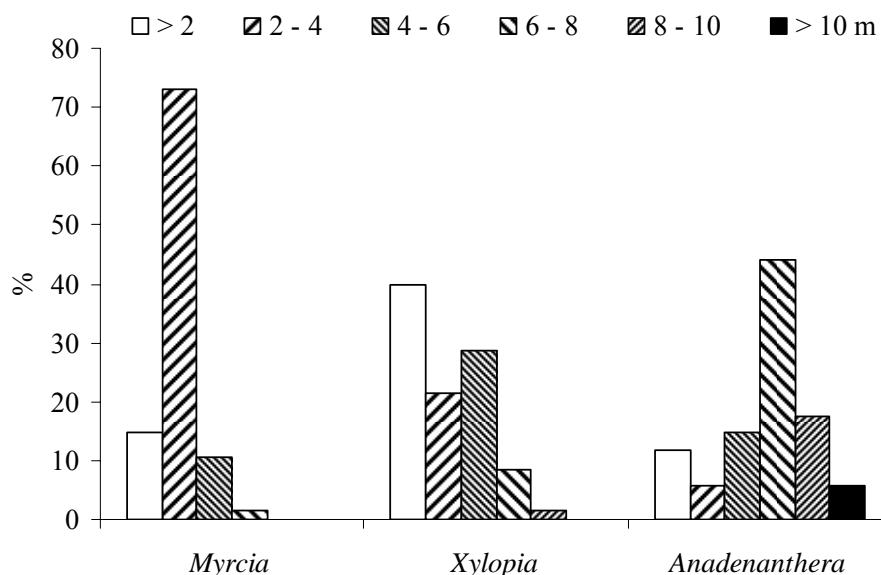


Figura 8 – Distribuição de freqüência em classes de altura (m) das espécies dominantes no Cerrado *sensu stricto* no “footprint” da torre micro meteorológica e de fluxo, Gleba Pé-de-Gigante, P.E. de Vassununga.

O índice de Morisita (Morisita 1954), que indica o índice de agregação das espécies, foi calculado para as três espécies que estruturam a área, sendo obtidos os seguintes valores: 1,8 para a *Anadenanthera falcata*; 1,01 para *Myrcia lingua*; e 1,01 para *Xylopia aromatica*. Este resultado indica que a primeira espécie apresenta distribuição agregada, que pode ser explicada pela capacidade que esta espécie apresenta de reprodução vegetativa (ou rebrota). As demais espécies se distribuem de forma homogênea na parcela. Estes comportamentos podem ser claramente observados no perfil de distribuição apresentado na Figura 6.

O valor de área basal de  $7,9 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  está próximo aos encontrados por outros autores e o de densidade é mais alto quando comparado a cerrados da região central do Brasil (Tabela 2). Comparando com os valores encontrados por Fidelis & Godoy (2003) na mesma área do estudo, porém na borda sul da Gléba, observamos menor densidade e maior área basal na área de estudo (noroeste da reserva). Durigan et al. (2002) em Brotas encontrou menor densidade e área basal. Assim como no estudo realizado Fidelis & Godoy (2003), o alto valor de densidade obtido nesse estudo está relacionado ao critério de inclusão adotado, sendo, portanto que estas comparações devem ser observadas com cuidado.

Tabela 2 – Comparação entre variáveis estruturais (densidade de indivíduos amostrados e área basal total) em diferentes áreas de Cerrado no Brasil.

Local de estudo	Densidade ind $\text{ha}^{-1}$	Área Basal $\text{m}^2 \text{ ha}^{-1}$	referência
Chapadas Pratinha (MG) e dos Veadeiros (GO)	1130	5,8 a 11,3	Felfili et al. 1997
Água Boa (MT)	995	7,5	Felfili et al. 2002
RECOR-IBGE (Brasília)	1964	13,3	Andrade et al. 2002
Brotas (SP)	1150	7,2	Durigan et al. 2002
Sul Pé-de-Gigante (SP)	13976	4,9	Fidelis & Godoy 2003
APA (Brasília)	882	9,5	Assunção & Felfili 2004
"Footprint" Pé-de-Gigante	7255	7,9	este estudo

O Índice de diversidade de Shannon ( $H'$ ) foi de 3,27 (equabilidade de 70 %), maior que os valores encontrados em Itirapina ( $H' = 3,08$ ) por Durigan et al. (2004) e em Brotas ( $H' = 3,02$ ) por Durigan et al. (2002), porém menor que aquele encontrado por Fidelis & Godoy (2003) ao sul da área de estudo ( $H' = 3,62$ ). Os cerrados da região central do Brasil apresentam valores maiores que os encontrados nesse estudo: 3,53 em Brasília (Andrade et al. 2002); 3,41 na APA do Paranoá - DF (Assunção & Felfili 2004); 3,69 em Água Boa - MT (Felfili et al. 2002). Além dos cerrados paulistas estarem sujeitos à geadas, a duração do período seco é menor que nos cerrados do Planalto Central (Durigan et al. 2004), e apenas 35% das espécies lenhosas de todo o cerrado ocorrem no Estado de São Paulo (Ratter et al. 2003), sustentando os valores de diversidade mais baixos nos cerrados paulistas.

A família Leguminosae apresentou o maior número de espécies (13) e maior IVI (85,2), sendo que a contribuição diferencial das diferentes subfamílias pode ser observada na Tabela 3. A seguir em relação ao número de espécies vêm as famílias Myrtaceae, Melastomataceae, Rubiaceae, Vochysiaceae, Annonaceae e Bignoniaceae. Em relação ao número de indivíduos, as famílias mais importantes são: Myrtaceae (364), Leguminosae (285) e Annonaceae (190).

Quanto à DoR, também a família Leguminosae é a mais importante, sendo que a contribuição relativa das subfamílias estão associadas a diferenças nas ocorrências: Mimosoideae é a que apresenta maior valor, associado a ocorrência de *Anadenanthera falcata* em número considerável e com os maiores diâmetros avaliados na área; a subfamília Caesalpinoideae apresenta o segundo valor entre as leguminosas e o terceiro na análise geral, relacionado à ocorrência de grande número de indivíduos da espécie *Diptychandra aurantiaca* (Mart.) Tul. A importância da família Leguminosae na composição e estrutura dos cerrados brasileiros é amplamente reconhecida como indicado por Fidelis & Godoy (2003). A família Myrtaceae apresenta o segundo valor de DoR associado ao grande número de indivíduos da espécie *M. lingua*.

Tabela 3 – Número de espécies (spp), número de indivíduos ( $n_i$ ), Dominância relativa (DoR) e índice de valor de importância (IVI) das principais famílias presentes no “footprint” da torre de fluxo, Cerrado *sensu stricto* da Gleba Pé-de-Gigante.

Família	spp	$n_i$	DoR	IVI
LEGUMINOSAE	13	285	43,6	85,2
(CAESALPINOIDEAE)	(6)	(180)	(16,2)	(40,3)
(FABOIDEAE)	(5)	(64)	(8,9)	(15,4)
(MIMOSOIDEAE)	(2)	(41)	(18,5)	(24,6)
MYRTACEAE	12	364	17,7	55,2
MELASTOMATACEAE	10	141	2,4	26,2
RUBIACEAE	7	19	2,0	6,7
VOCHYSIACEAE	6	95	7,5	21,7
ANNONACEAE	4	190	13,0	35,4
BIGNONIACEAE	4	8	0,1	2,4

O padrão fenológico da comunidade estudada indica comportamento claramente sazonal (Figura 9), com a deciduidade associada aos déficits hídricos do solo no inverno (estação seca), e floração-frutificação no início da primavera (estação úmida). Estes resultados corroboram o comportamento sazonal para a fenologia reprodutiva descrita para o Cerrado Pé-de-Gigante (Batalha & Mantovani 2005), com predomínio da floração e frutificação no início da estação úmida, e desse modo contribuindo para uma elevada produção de massa seca total nos meses de setembro e outubro. Interessante notar que o balanço de carbono observado na área nos anos de 2001 e 2002 (Rocha et al. 2002; Figura 1), indica uma emissão de carbono na época seca, tendo a deciduidade, decorrente da sazonalidade provavelmente contribuído significativamente para o sinal observado. Cabe ressaltar também que as 13 espécies de leguminosas presentes na área de estudo apresentam hábito decíduo e contribuem, como indicado acima, com quase 30% do IVI e mais de 43% da DoR sugerindo, desse modo, que parte considerável do balanço de carbono na área está relacionando com a dinâmica fenológica das espécies de leguminosas.

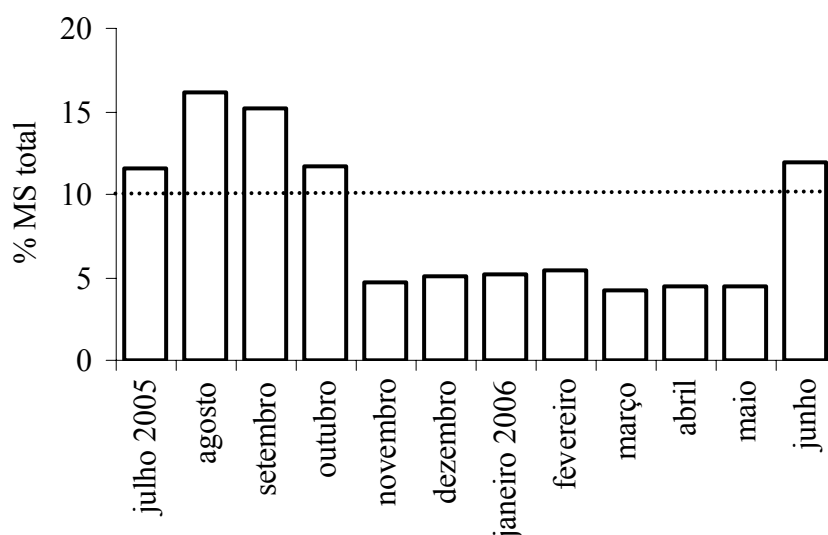


Figura 9 – Distribuição mensal de freqüência da produção de serapilheira no Cerrado *sensu stricto* no “footprint” da torre micro meteorológica e de fluxo, Gleba Pé-de-Gigante, P.E. de Vassununga.

A estrutura da vegetação, analisada através da distribuição de diâmetro (Figura 10) dos indivíduos presentes na área, apresenta distribuição de "J" invertido com predominância da classe inicial (58,8 %). Este comportamento é similar ao encontrado por Fidelis & Godoy (2003) em área de borda ao sul do Pé-de-Gigante, entretanto a análise sugere que a comunidade está em uma condição bastante avançada de desenvolvimento, ao contrário do indicado pelos autores acima citados. Este aspecto é reforçado quando analisamos os valores máximos encontrados na área para diâmetro (57 cm) que é consideravelmente maior que os encontrados ao sul do Pé-de-Gigante. Ainda, as razões encontradas não apresentam valor constante, como os encontrados por Fidelis & Godoy (2003), evidenciando condições não balanceadas, típico de formações florestais (Harper 1977).

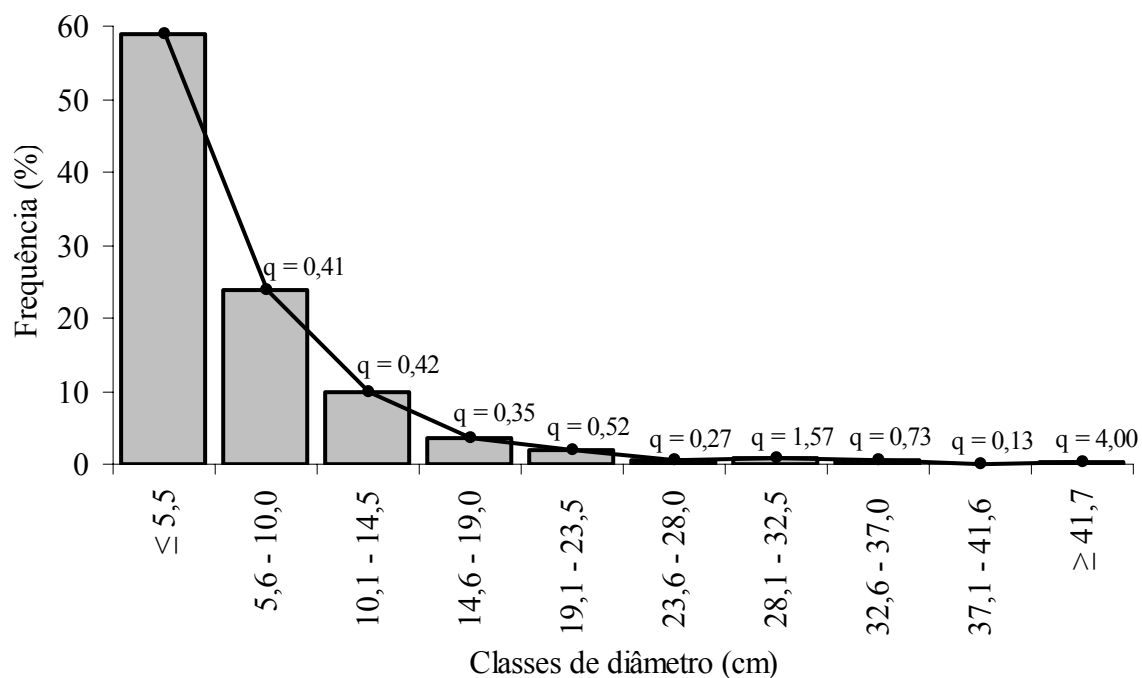


Figura10 – Distribuição de frequência em classes de diâmetro (cm) para a comunidade amostrada no “footprint” da torre micrometeorológica e de fluxo na Gleba Pé-de-Gigante.

A formação vegetal foi classificada como Cerrado Denso *sensu stricto*, como o predomínio de *A. falcata*, tendo sido identificadas formações semelhantes apenas em áreas de transição cerrado-cerradão ou sobre solos relativamente mais ricos, por exemplo, em áreas nas Cuestas Basálticas (Figura 11), onde o solo sofre influência das intrusões basálticas, resultando em maior fertilidade (Durigan et al. 2004). Estes autores observaram Cerrado Denso em Campos Novos Paulista, Assis, Ranchoraria, Ribeirão Bonito, Bauru e Mogi-Guaçu, e ressaltam que esta formação ocorre em pequenas áreas, sendo muito raro ocupação em grandes extensões, como observado na área de estudo. Segundo Ribeiro & Walter (1998) o Cerrado Denso caracteriza-se por possuir uma vegetação mais baixa e mais aberta que o Cerradão (50 a 70 % de cobertura arbórea) e quase não possuir gramíneas. É considerado um Cerrado *sensu stricto* juntamente com Cerrado típico e Campo cerrado. Essa fisionomia apresenta dossel contínuo, alta densidade de árvores e arbustos.

Ainda é possível que o adensamento seja também consequência da ausência de fogo na região, devido principalmente a sua proteção a partir de 1970 quando foi estabelecida como Parque Estadual. Cabe ressaltar ainda que além da identificação de solos relativamente mais ricos, *A. falcata* é uma espécie que realiza associação simbiótica com bactérias fixadoras de nitrogênio (Gross et. al. 2002) podendo contribuir para o enriquecimento do solo, além de concorrer para o sucesso da espécie na área de estudo.

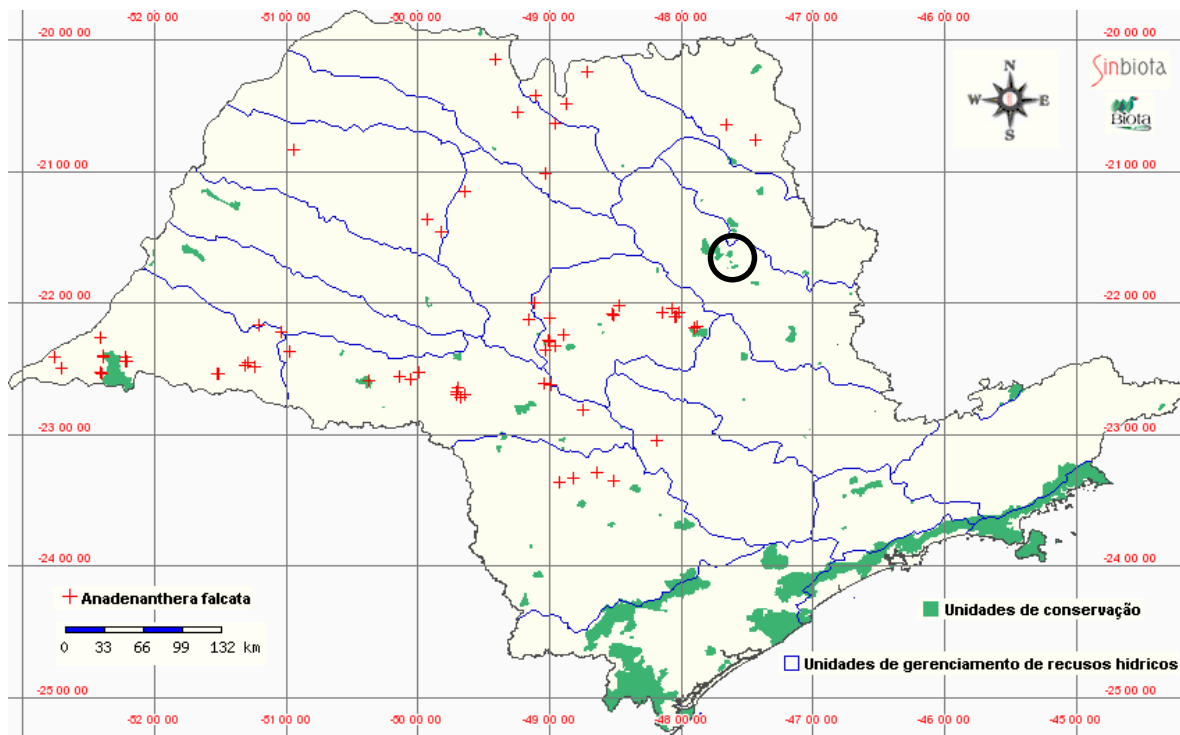


Figura 11 – Distribuição de *Anadenanthera falcata* no Estado de São Paulo, como registrado no banco de dados do Sinbiota, Programa Biota Fapesp. Circulo indica a localização do P.E. de Vassununga, que inclui a Gleba Pé-de-Gigante, onde ainda não há registro de coleta da espécie.

A Gleba Pé-de-Gigante é composta por um conjunto de fisionomias que compõem o contínuo proposto por Coutinho (1978), incluindo campo sujo, campo cerrado, cerrado *sensu stricto* e cerradão. Segundo Batalha et al. (2001) ocorre ainda na área Floresta Estacional Semi-decidual (Figura 12). O mapa de classificação da vegetação da área sugere que o "footprint" e a área de Fidelis & Godoy (2003) podem ser identificadas como Cerrado *sensu stricto*, apesar da clara diferenciação estrutural entre elas. A área ao sul apresenta vegetação com menor altura (6 - 8 m) e maior densidade de indivíduos, com clara dominância de angico. No "footprint" a maior altura (8 - 12 m) e menor densidade de angico são também evidentes. Apesar do tempo decorrido entre a realização dos dois levantamentos, claramente as duas fisionomias sugerem uma continuidade estrutural entre as duas comunidades, através das populações de angico, a espécie dominante em ambas. Esta diferenciação estrutural entre as duas comunidades ressalta a importância do levantamento fitossociológico e estrutural do "footprint" da torre micrometeorológica e de fluxo para um melhor entendimento da dinâmica de carbono e água no cerrado.

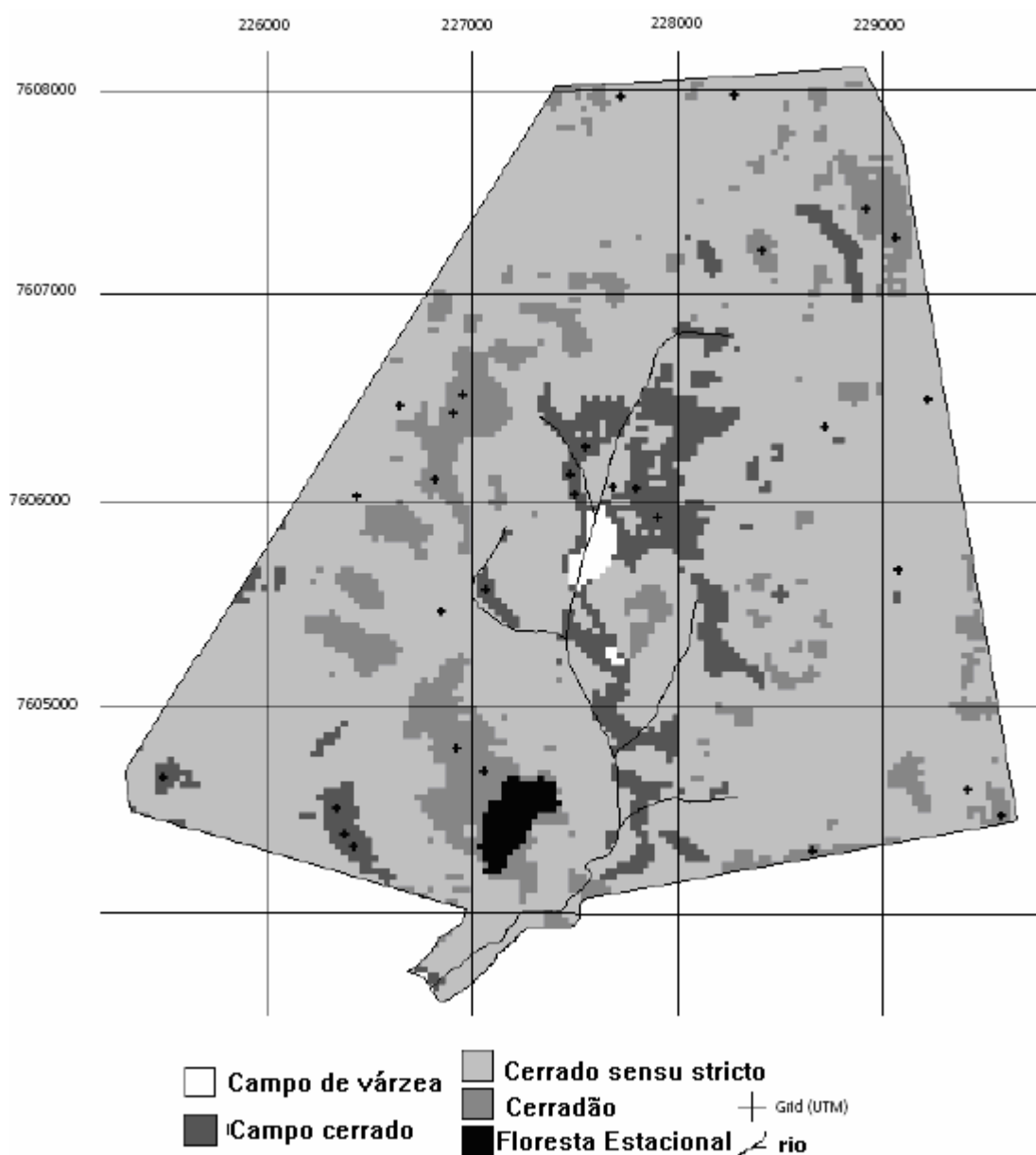


Figura 12 - Mapa de distribuição da vegetação de Cerrado e suas diferentes fisionomias na Gleba Pé-de-Gigante. Adaptado de Batalha et al. 2001 (asteriscos indicam as áreas de levantamento original utilizado pelos autores).

#### 4. Agradecimentos

Agradecemos a Waldonésio Borges Nascimento, Antônio Crema e Dariusz Kurzatkowski, pelo apoio no levantamento fitossociológico e coleta da serapilheira e a todos os funcionários do Parque Estadual de Vassununga-IF, em particular ao seu diretor, Eng. Ftal. Heverton José Ribeiro pela colaboração e apoio no desenvolvimento do projeto. Agradecemos também à FAPESP e BIOTA/FAPESP pelo apoio financeiro e bolsa de estudos concedida a Latansio, S.C.R.



## 5. Referências bibliográficas

- ANDRADE, L. A. Z., FELFILI, J. M. & VIOLATTI, L. 2002. Fitossociologia de uma area de cerrado denso na RECOR – IBGE, Brasília – DF. *Acta bot. bras.* 16:225 – 240
- ASSUNÇÃO, S. L. & FELFILI, J. M. 2004. Fitossociologia de um fragmento de cerrado sensu stricto na APA do Paranoá, DF, Brasil. *Acta bot. bras.*, 18 (4): 903 – 909 p.
- BATALHA, M.A. & MANTOVANI, W. 2005. Alguns aspectos das comunidades vegetais. In: Pivello, V.R. & Varanda, E.M. (orgs.) *O cerrado do Pé-de-Gigante, Parque Estadual de Vassununga: Ecologia e Conservação*. São Paulo, SMA. 312p.
- BATALHA, M.A., MANTOVANI, W., MESQUITA JÚNIOR, H.N. 2001. Vegetation structure in cerrado physiognomies in south-eastern Brazil. *Brasil. J. Biol.*, 61: 475 – 483.
- BATALHA, M.A. & MANTOVANI, W. 2001. Reproductive phenological patterns of Cerrado plant species at the Pé-de-Gigante reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brasil): a comparison between the herbaceous and woody flora. *Rev. Brasil. Biol.*, 60: 129-145
- BORGONOVI, M. & CHIARINI, J.V. 1965. Cobertura vegetal do Estado de São Paulo. I – Levantamento por fotointerpretação das áreas cobertas com cerrado, cerradão e campo, em 1962. *Bragantia* 24:159-172.
- CASTRO, A.A.J.F, MARTINS, F.R., TAMASHIRO, J.Y. & SHEPHERD, G.J. 1999. How rich is the flora of the Brazilian Cerrado? *Annals of Missouri Botanical Garden* 86:192-224.
- COOPER, M., RUGGIERO, P.G.C., SPAROVEK, G. & PIRES NETO, A.G. 2005. Solos da Gleba Cerrado Pé-de-Gigante. In: Pivello, V.R. & Varanda, E.M. (orgs.) *O cerrado do Pé-de-Gigante, Parque Estadual de Vassununga: Ecologia e Conservação*. São Paulo, SMA. 312p.
- DURIGAN, G., FRANCO, G.A.D.C. & SIQUEIRA, M.F. 2004. A vegetação dos remanescentes de cerrado no Estado de São Paulo: in *Viabilidade de conservação dos remanescentes de cerrado no Estado de São Paulo*. Ed. Annablume, 1ª Edição, 29 – 56p.
- DURIGAN, G., NISHIKAWA, D.L.L., ROCHA, E., SILVEIRA, E.R., PULITANO, F.M., REGALADO, R.B., CARVALHAES, M.A., PARANAGUÁ, P.A., RANIERI, V.E.L. 2002. Caracterização de dois estratos da vegetação em uma área de cerrado no município de Brotas, SP, Brasil. *Acta bot. bras.*, 16: 251 – 262.
- EITEN, G. 1963. Habitat flora of Fazenda Campininha, São Paulo, Brazil. In: Ferri, M.G. (Coord.) *Simpósio sobre o cerrado*. São Paulo: Edgar Blucher, EDUSP. p.157-202.
- FELFILI, J.M., SILVA JUNIOR, M.C., REZENDE, A.V., NOGUEIRA, P.E., WATER, B.M.T., SILVA, M.A., ENCINAS, J. I. 1997. Comparação florística e fitossociológica do cerrado nas chapadas Pratinha e dos Veadeiros. Pp. 6 – 11. In: L. Leite & C. H. Saito (Eds.). *Contribuição ao conhecimento ecológico do cerrado*. Ed. Universidade

de Brasília. Brasília, DF.

- FELFILI, J.M., REZENDE, A.V., SILVA JUNIOR, M.C. & SILVA, M.A. 2000. Changes in the floristic composition of cerrado *sensu stricto* in Brazil over a nine-year period. *J. Trop. Ecol.* 16:579–590.
- FELFILI, J.M., NOGUEIRA, P.E., SILVA JUNIOR, M.C., MARIMON, B.S., DELITTI, W.B.C. 2002. Composição florística e fitossociologia do cerrado sentido restrito no município de Água Boa – MT. *Acta Bot. Bras.* 16: 103 – 112.
- FELFILI, J.M., CARVALHO, F.A., HAIDAR, R.F. 2005. Manual para o monitoramento de parcelas permanentes: nos Biomas Cerrado e Pantanal. Brasília, Universidade de Brasília, Departamento de Engenharia Florestal, 56p.
- FIDELIS, A.T., GODOY, S.A.P. 2003. Estrutura de um cerrado *Strico sensu* na gleba cerrado Pé-de-gigante, Santa rita do Passa Quatro, SP. *Acta. Bot. bras.*, 17 (4): 531 – 539, 2003.
- FINNIGAN, J. 2004. The footprint concept in complex terrain. *Agricultural and Forest Meteorology* 127:117–129
- 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.
- GOODLAND, R. & FERRI, M.G. 1979. *Ecologia do cerrado*. Belo Horizonte: Itatiaia. 1963p.
- GRACE, J., JOSE, J.S., MEIR, P., MIRANDA, H.S. & MONTES, R.A. 2006. Productivity and carbon fluxes of tropical savannas. *Journal of Biogeography* 33:387–400
- GROSS, E., CORDEIRO, L., CAETANO, F. H. 2002. Nodule ultrastructure and initial growth of *Anadenanthera peregrina* (L.) Speg. var. *falcata* (Benth.) Altschul plants infected with rhizobia. *Annals of Botany* 90:175-183.
- HARPER, T.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. New York.
- HENRIQUES, R.P.B. & HAY, J.D. 2002. Patterns and dynamics of plant populations. In: Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (eds). *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. Columbia Univeristy Press, NY.
- JOLY, C.A., AIDAR, M.P.M., KLINK, C.A., MCGRATH, D.G., MOREIRA, A.G., MOUTINHO, P., NEPSTAD, D.C., OLIVEIRA, A.A., POTT, A., RODAL, M.J.N. & SAMPAIO, E.V.S.B. 1999. Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. *Ciência e Cultura*. 51:331-348.
- KÖPPEN, W. 1948. *Climatologia*. Ed. Fondo de Cultura Económica, México.
- KRONKA, F.J.N., NALON, M.A., MATSUKUMA, C.K., PAVÃO, M., GUILLAUMON, J.R., CAVALLI, A.C., GIANNOTTI, E., IWANE, M.S.S., LIMA, L.M.P.R., MONTES, J., DEL CALI, I.H. & HAACK, P.G. 1998. Áreas de domínio do cerrado no Estado de São Paulo. São Paulo: Secretaria de Estado do Meio Ambiente, Instituto Florestal.
- LEITÃO-FILHO, H.F. 1992. A Flora arbórea dos cerrados do estado de São Paulo. *Hoehnea*19:151-63.
- LLOYD, J. 1999. The CO<sub>2</sub> dependence of photosynthesis, plant growth responses to elevated CO<sub>2</sub> concentrations and

- their interaction with soil nutrient status, II. Temperate and boreal forest productivity and the combined effects of increasing CO<sub>2</sub> concentrations and increased nitrogen deposition at a global scale. *Functional Ecology*, 13, 439–459.
- MEYER, A.H., RICKNAGEL, A.B. STEVENSON, D.D. & BARTOO, R.A. 1961. *Forest management*. The Ronald Press Company, New York.
- MALHI, Y., BALDOCCHI, D.D. & JARVIS, P.G. 1999. The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. *Plant, Cell and Environment* 22:715–740.
- MARGURRAN, A.E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurements*. Croom Helm. London.
- MENDONÇA R.C., FELFILI JM, WALTER B.M.T., SILVA JÚNIOR M.C., REZENDE A.V., FILGUEIRAS T., NOGUEIRA P.E. 1998. Flora vascular do cerrado. In: Sano SM, Almeida SP (eds.) *Cerrado: Ambiente e Flora*. Planaltina, EMBRAPA.
- MIRANDA, A.C., MIRANDA, H.S. & LOYD, J. MIRANDA, A.C., H.S. MIRANDA, J. LLOYD, J. GRACE, J.A., FRANCEY, J.R., MCINTYRE, P. MEIR, P. RIGGAN, R. LOCKWOOD, J. BRASS. 1997. Fluxes of carbon, water and energy over Brazilian cerrado: an analysis using eddy covariance and stable isotopes. *Plant, Cell and Environment* 20:315–328.
- MORAES, J.A.P.V. & C.H.B.A. PRADO. 1998. Photosynthesis and water relations in cerrado vegetation. In F. R. Scarano & A. C. Franco (Eds.). *Ecophysiological Strategies of Xerophytic and Amphibious Plantas in the Neotropics*. *Oecologia Brasiliensis* 4:45-63. Programa de Pós-graduação em Ecologia-Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.
- MORISITA, M. 1954. Estimation of population density by spacing methods. *Memoirs of the Faculty Science, Kyushu University, serie (E) biology* 1: 187-197.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & ELLEMBERG, M. 1974. *Aims and methods in vegetation ecology*. J. Willey, & Sons, NY. 547p.
- MYERS, N. MITTERMEIER, R.A., MITTERMEIER, C.G., FONSECA, G.A.B. E KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*. 403:853-858.
- OLIVEIRA FILHO, A.T. & RATTER, J.A. 1995. A study of the origin of central brazilians forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany*, 52:141-194.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T., SHEPHERD, G.J., MARTINS, F.R. & STUBBLEBY, W.H. 1989. Environmental factors affecting physiognomic and floristic variation in an area of cerrado in Central Brazil. *J. Trop. Ecol.* 5: 413-431.
- PAGANO, S., CÉSAR, O., LEITÃO FILHO, H.F. 1989. Composição florística do estrato arbustivo arbóreo da vegetação de cerrado da Área de Proteção Ambiental (APA) de Corumbataí, estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Biologia* 49:37-48.

- PAULA, N.F. 2002. Capacidade fotossintética, deciduidade e teor de nitrogênio e fósforo em espécies lenhosas do cerrado. Tese de Doutorado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, Brasil.
- PIELOU, E.C. 1975. Ecological diversity. New York. John Wiley and Sons.
- PIRES NETO, A.G., ROCHA, H.R., COOPER, M. & SHIDA, C.N. 2005. Caracterização física do Cerrado Pé-de-Gigante e uso das terras na região: Fisiografia da região. In: Pivello, V.R. & Varanda, E.M. (orgs.) O cerrado do Pé-de-Gigante, Parque Estadual de Vassununga: Ecologia e Conservação. São Paulo, SMA. 312p.
- PIVELLO, V.R., BITENCOURT, M.D., MANTOVANI, W., MESQUITA JR., H.N., BATALHA, M.A. & SHIDA, C. 1998. Proposta de zoneamento ecológico para a reserva de cerrado Pé-de-Gigante (Santa Rita do Passa Quatro, SP). Revista Brasileira de Ecologia 2: 108-118.
- PIVELLO, V.R. & VARANDA, E.M. 2005. O cerrado do Pé-de-Gigante, Parque Estadual de Vassununga: Ecologia e Conservação. São Paulo, SMA. 312p.
- RATTER, J.A. & DARGIE, T.C.D. 1992. An analysis of the floristic composition of 26 cerrado areas in Brazil. Edinburg Journal of Botany. 49:235-250.
- RATTER, J.A., RIBEIRO, J.F.L., BRIDGEWATER, S. 1997. Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. Annals of Botany 80:223-30
- RATTER, J. A., BRIDGEWATER, S. & RIBEIRO, J. F. 2003. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: Comparison of woody vegetation of 376 areas. Edinburgh Journal of Botany.
- RIBEIRO, J.F. & WALTER, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: Sano, S.M, Almeida, S.P. (Ed.). Cerrado: ambiente e flora. Planaltina: EMBRAPA. p.89-166.
- ROCHA, H.R., FREITAS, H.C., ROSOLEM, R., TANNUS, R.N., JUAREZ, R.I.N., LIGO, M.A., CABRAL, O.M.R., MESQUITA JR, H.N. & BITENCOURT, M.D. 2005. Ciclo hidrológico e microclima. In: V. R. Pivello, E. M. Varanda. (Org.). O Cerrado Pé de Gigante - Ecologia e Conservação. São Paulo: Imprensa Oficial do Estado de São Paulo. P. 51-60
- ROCHA, H.F., ROSOLEM, R., JUAREZ, R.N. TANNUS, M.V. LIGO, O.M.R.C. & DIAS, M.A.F.S. 2002. Measurements of CO<sub>2</sub> exchange over a woodland savanna (Cerrado Sensu stricto) in southeast Brasil. *Biota Neotropica*, Vol 2(1). <http://www.biotaneotropica.org.br/v2n1/pt/abstract?article+BN01702012002> (12.12.06)
- ROSEMBERG, M.S. 2004. Pattern Analysis, Spatial Statistics, and Geografic Exegesis. Vesion 1.1 ([www.passage.com](http://www.passage.com)).
- SÃO PAULO, Secretaria de Estado do Meio Ambiente. 1997. Bases para a conservação e uso sustentável das áreas de cerrado do Estado de São Paulo. São Paulo. (Série PROBIO/SP).
- SCHMID, H.P. 2002. Footprint Modeling for Vegetation Atmosphere Exchange Studies: A Review and Perspective, Agric. For. Meteorol. 113:159–184.

- SCHULZE, E.D., LLOYD, J. & KELLIHER, F.M. et al. 1999. Productivity of forests of the Eurosiberian boreal region and their potential to act as a carbon sink – a synthesis. *Global Change Biology*, 5:703–722.
- SERRA FILHO, R.; CAVALLI, A.C.; GUILLAUMON, J.R.; CHIARINI, J.V.; NOGUEIRA, F.P.; IVANCKO, C.M.A.M.; BARBIERI, J.L.; DONIZELI, P.L.; COELHO, A.G.S.; BITTENCOURT, I. 1975. Levantamento da cobertura natural e do reflorestamento no Estado de São Paulo. São Paulo. Boletim Técnico do Instituto Florestal 11:1-56.
- SHEPHERD, G. J. 1995. Fitopac 1: Manual do Usuário. Campinas: Departamento de Botânica, 94p.
- Silberbauer-Gottsberger, I. & Eiten, G. 1983. Fitossociologia de um hectare de cerrado. *Brasil Florestal* No. 54: 55–70.
- TANNUS, R.N. 2004. Funcionalidade e sazonalidade sobre Cerrado e sobre ecótono Floresta-Cerrado: uma investigação com dados micrometeorológicos de energia e CO<sub>2</sub>. Dissertação Mestrado, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo. Piracicaba. SP.
- TOLEDO FILHO, D.V, LEITÃO FILHO, H.F. & SHEPHERD, G.J.1989. Estrutura fitossociológica da vegetação de cerrado em Moji-Mirim (SP). *Rev. Inst. Florestal São Paulo* 1:1–11.
- VEENENDALL, E.M., OLAF KOLLEW, O. & LLOYD, J. 2004. Seasonal variation in energy fluxes and carbon dioxide exchange for a broad-leaved semi-arid savanna (Mopane woodland) in Southern Africa. *Global Change Biology* 10: 318–328
- VOURLITIS, G.L., PRIANTE-FILHO, N., HAYASHI, M.M.S., SOUSA NOGUEIRA, J., CASEIRO, F.T. & CAMPELO JR., J.H. 2001. Seasonal variations in the net ecosystem CO<sub>2</sub> exchange of a mature Amazonian tropical transitional forest (cerradão). *Functional Ecology* 15:388– 395.
- WEISER, V.L. & GODOY, S.A.P. 2001. Florística em um hectare de cerrado *stricto sensu* na ARIE –cerrado Pé-de-gigante, Santa Rita do Passa Quatro, SP. *Acta bot. bras.*, 15:201 – 212.

Tabela 1 - Parâmetros fitossociológicos das espécies com perímetro acima do solo (10 cm) igual ou maior que 6 cm, cerrado *sensu stricto*, Gléba Pé-de-Gigante, Santa Rita do Passa Quatro, SP, em ordem decrescente de IVI. NI - número de indivíduos por espécie; AB - área basal (m<sup>2</sup>); FR - Frequência Relativa (%); DR - Densidade Relativa (%); DoR - Dominância Relativa (%); IVI - Índice do Valor de Importância.

Espécie	Família	NI	AB	FR	DR	DoR	IVI
<i>Myrcia lingua</i> (O.Berb) Mattos	MYRTACEAE	294	1,2182	4,26	20,26	15,37	39,89
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	ANNONACEAE	139	0,8108	4,26	9,58	10,23	24,07
<i>Anadenanthera falcata</i> (Benth.) Speg.	LEGUMINOSAE - MIMOSOIDEAE	35	1,3999	2,13	2,41	17,67	22,20
<i>Diptychandra aurantiaca</i> (Mart.) Tul.	LEGUMINOSAE - CAESALPINOIDEAE	116	0,6683	4,04	7,99	8,43	20,47
<i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart.	APOCYNACEAE	135	0,1756	4,04	9,30	2,22	15,56
<i>Schefflera vinosa</i> (Cham. & Schltld.) Frodin	ARALIACEAE	77	0,0752	4,04	5,31	0,95	10,30
<i>Platygodium elegans</i> Vogel	LEGUMINOSAE - FABOIDEAE	33	0,3465	3,62	2,27	4,37	10,26
<i>Annona coriacea</i> Mart.	ANNONACEAE	46	0,2130	4,04	3,17	2,69	9,90
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	LEGUMINOSAE - CAESALPINOIDEAE	17	0,4650	2,55	1,17	5,87	9,59
<i>Qualea multiflora</i> Mart.	VOCHYSIACEAE	46	0,1526	3,62	3,17	1,93	8,71
<i>Miconia</i> sp 2 Ruiz & Pav.	MELASTOMATACEAE	57	0,0671	3,19	3,93	0,85	7,97
<i>Ficus guaratinica</i> Schodat	MORACEAE	18	0,3344	1,91	1,24	4,22	7,38
<i>Miconia</i> sp 1 Ruiz & Pav.	MELASTOMATACEAE	39	0,0600	3,19	2,69	0,76	6,64
<i>Qualea parviflora</i> Mart.	VOCHYSIACEAE	33	0,2076	1,70	2,27	2,62	6,60
<i>Ouratea spectabilis</i> (Mart.) Engl.	OCHNACEAE	26	0,1053	3,40	1,79	1,33	6,52
<i>Dalbergia miscolobium</i> Benth.	LEGUMINOSAE - PAPILINODOIDEAE	21	0,1285	1,91	1,45	1,62	4,98
<i>Myrcia</i> cf. <i>bella</i> Cambess.	MYRTACEAE	27	0,0430	2,34	1,86	0,54	4,74
<i>Andira</i> cf. <i>laurifolia</i> Benth.	LEGUMINOSAE - FABOIDEAE	8	0,2075	1,06	0,55	2,62	4,23
<i>Eugenia hyemalis</i> Cambess.	MYRTACEAE	13	0,0668	2,13	0,90	0,84	3,87
<i>Bauhinia rufa</i> (Bong.) Steud.	LEGUMINOSAE - CAESALPINOIDEAE	19	0,0314	2,13	1,31	0,40	3,83
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth	MALPIGHIACEAE	15	0,0540	1,91	1,03	0,68	3,63
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	VOCHYSIACEAE	8	0,1451	1,06	0,55	1,83	3,45
<i>Machaerium acutifolium</i> Vog.	LEGUMINOSAE - CAESALPINOIDEAE	15	0,0484	1,70	1,03	0,61	3,35
<i>Miconia</i> sp 3 Ruiz & Pav.	MELASTOMATACEAE	14	0,0185	2,13	0,96	0,23	3,33
<i>Miconia stenostachya</i> DC.	MELASTOMATACEAE	12	0,0152	1,49	0,83	0,19	2,51
<i>Hymenaea martiana</i> Hayne	LEGUMINOSAE - CAESALPINOIDEAE	11	0,0620	0,85	0,76	0,78	2,39
<i>Dimorphandra mollis</i> Benth.	LEGUMINOSAE - MIMOSOIDEAE	6	0,0693	1,06	0,41	0,87	2,35
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	VOCHYSIACEAE	6	0,0784	0,85	0,41	0,99	2,25
<i>Roupala montana</i> Aubl.	PROTEACEAE	8	0,0276	1,28	0,55	0,35	2,18
<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltld) K.Schum	RUBIACEAE	9	0,0206	1,28	0,62	0,26	2,16
<i>Coussarea</i> cf. <i>hydrangeaeifolia</i> (Benth.) Müll.	RUBIACEAE	2	0,1246	0,43	0,14	1,57	2,14

								Cont.
<b>Espécie</b>	<b>Família</b>	<b>NI</b>	<b>AB</b>	<b>FR</b>	<b>DR</b>	<b>DoR</b>	<b>IVI</b>	
<i>Miconia chamissois</i> Naudin	MELASTOMATACEAE	7	0,0096	1,49	0,48	0,12	2,09	
<i>Campomanesia</i> cf. <i>pubescens</i> Cambess.	MYRTACEAE	12	0,0365	0,43	0,83	0,46	1,71	
<i>Miconia</i> cf. <i>rubiginosa</i> (Bonpl.) Cogn.	MELASTOMATACEAE	5	0,0091	1,06	0,34	0,12	1,52	
<i>Virola sebifera</i> Aubl.	MYRISTICACEAE	5	0,0156	0,85	0,34	0,20	1,39	
<i>Ocotea pulchella</i> Mart.	LAURACEAE	1	0,0875	0,21	0,07	1,10	1,39	
<i>Licania humilis</i> Cham. & Schlecht.	CHRYSOBALANACEAE	5	0,0137	0,85	0,34	0,17	1,37	
<i>Eugenia aurata</i> O.Berg	MYRTACEAE	6	0,0243	0,64	0,41	0,31	1,36	
<i>Eugenia bimarginata</i> DC.	MYRTACEAE	4	0,0089	0,85	0,28	0,11	1,24	
<i>Duguetia furfuraceae</i> (A.St.-Hil.) Saff.	ANNONACEAE	4	0,0035	0,85	0,28	0,04	1,17	
<i>Diospyros</i> cf. <i>inconstans</i> Jacq.	EBENACEAE	2	0,0383	0,43	0,14	0,48	1,05	
<i>Ocotea corymbosa</i> (Meisn.) Mez	LAURACEAE	2	0,0378	0,43	0,14	0,48	1,04	
<i>Guapira graciliflora</i> (.Schmidt) Lundell	NYCTAGINACEAE	4	0,0088	0,64	0,28	0,11	1,03	
<i>Pseudobombax</i> cf. <i>grandiflorum</i> (Cav.) A.Robyns	BOMBACACEAE	3	0,0056	0,64	0,21	0,07	0,92	
<i>Cybistax antisiphilitica</i> (Mart.) Mart.	BIGNONIACEAE	3	0,0039	0,64	0,21	0,05	0,89	
<i>Casearia gossypiosperma</i> Briq.	FLACOURTINACEAE	4	0,0036	0,43	0,28	0,05	0,75	
<i>Alibertia concolor</i> (Cham.) K. Schum.	RUBIACEAE	2	0,0069	0,43	0,14	0,09	0,65	
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana	MELASTOMATACEAE	2	0,0066	0,43	0,14	0,08	0,65	
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker	ASTERACEAE	2	0,0058	0,43	0,14	0,07	0,64	
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne	LEGUMINOSAE - CAESALPINOIDEAE	2	0,0058	0,43	0,14	0,07	0,64	
<i>Pseudobombax longiflorum</i> (Mart.& Zucc.) A.Robyns	BOMBACACEAE	2	0,0047	0,43	0,14	0,06	0,62	
<i>Miconia cinnamomifolia</i> (DC.) Naud.	MELASTOMATACEAE	2	0,0041	0,43	0,14	0,05	0,62	
<i>Palicourea rigida</i> Kunth	RUBIACEAE	2	0,0026	0,43	0,14	0,03	0,60	
<i>Eugenia</i> cf. <i>punicifolia</i> (Kunth.) DC.	MYRTACEAE	2	0,0024	0,43	0,14	0,03	0,59	
<i>Tabebuia ochracea</i> (Cham.) Standl.	BIGNONIACEAE	2	0,0023	0,43	0,14	0,03	0,59	
<i>Myrcia</i> cf. <i>albotomentosa</i> DC	MYRTACEAE	2	0,0019	0,43	0,14	0,02	0,59	
<i>Tabebuia</i> sp. Gomes ex. DC.	BIGNONIACEAE	2	0,0017	0,43	0,14	0,02	0,59	
<i>Miconia</i> cf. <i>fallax</i> DC.	MELASTOMATACEAE	2	0,0012	0,43	0,14	0,01	0,58	
<i>Austroplenckia populnea</i> Reissek	CELASTRACEAE	2	0,0008	0,43	0,14	0,01	0,57	
<i>Alibertia sessilis</i> (Vell.) K.Schum.	RUBIACEAE	2	0,0006	0,43	0,14	0,01	0,57	
<i>Vatairea macrocarpa</i> (Benth.) Ducke	LEGUMINOSAE - FABOIDEAE	1	0,0215	0,21	0,07	0,27	0,55	
<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	CARYOCARACEAE	1	0,0176	0,21	0,07	0,22	0,50	
<i>Lafoensia pacari</i> St. Hil	LYTHRACEAE	1	0,0161	0,21	0,07	0,20	0,48	
<i>Vochysia cinnamomea</i> Pohl	VOCHYSIACEAE	1	0,0097	0,21	0,07	0,12	0,40	
<i>Kielmeyera variabilis</i> Mart.	CLUSIACEAE	1	0,0087	0,21	0,07	0,11	0,39	
<i>Casearia decandra</i> Jacq.	FLACOURTINACEAE	2	0,0021	0,21	0,14	0,03	0,38	

								Cont.
Espécie	Família	NI	AB	FR	DR	DoR	IVI	
<i>Byrsonima</i> sp Rich. ex Kunth	MALPIGHIACEAE	2	0,0009	0,21	0,14	0,01	0,36	
<i>Acosmium dasycarpum</i> (Vog.) Yakovl.	LEGUMINOSAE - FABOIDEAE	1	0,0050	0,21	0,07	0,06	0,34	
<i>Terminalia argentea</i> Mart. et Zucc.	COMBRETACEAE	1	0,0035	0,21	0,07	0,04	0,33	
<i>Strychnos pseudoquina</i> A.St.-Hil.	LOGANIACEAE	1	0,0029	0,21	0,07	0,04	0,32	
<i>Tabebuia aurea</i> (Manso) Benth. & Hook.	BIGNONIACEAE	1	0,0023	0,21	0,07	0,03	0,31	
<i>Campomanesia pubescens</i> (DC.) Berg.	MYRTACEAE	1	0,0016	0,21	0,07	0,02	0,30	
<i>Miconia</i> cf. <i>albotomentosa</i> DC	MYRTACEAE	1	0,0010	0,21	0,07	0,01	0,29	
<i>Alibertia macrophylla</i> K. Schum.	RUBIACEAE	1	0,0010	0,21	0,07	0,01	0,29	
<i>Diospyros hyspida</i> A.DC.	EBENACEAE	1	0,0009	0,21	0,07	0,01	0,29	
<i>Alibertia</i> sp A. Rich. ex DC.	RUBIACEAE	1	0,0006	0,21	0,07	0,01	0,29	
<i>Annona crassiflora</i> Mart.	ANNONACEAE	1	0,0006	0,21	0,07	0,01	0,29	
<i>Miconia fallax</i> DC	MELASTOMATACEAE	1	0,0006	0,21	0,07	0,01	0,29	
<i>Pseudobombax grandiflorum</i> (Cav.) A.Robyns	BOMBACACEAE	1	0,0004	0,21	0,07	0,01	0,29	
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	ANACARDIACEAE	1	0,0004	0,21	0,07	0,00	0,29	
<i>Qualea</i> sp Aubl.	VOCHYSIACEAE	1	0,0004	0,21	0,07	0,00	0,29	
<i>Byrsonima laxiflora</i> Griseb.	MALPIGHIACEAE	1	0,0003	0,21	0,07	0,00	0,29	
<i>Aspidosperma</i> cf. <i>polyneuron</i> Müll. Arg.	APOCYNACEAE	1	0,0003	0,21	0,07	0,00	0,29	
<i>Eugenia puniceifolia</i> (H.B.K.) DC	MYRTACEAE	1	0,0003	0,21	0,07	0,00	0,29	
<i>Eugenia</i> cf. <i>brasiliensis</i> Lam.	MYRTACEAE	1	0,0003	0,21	0,07	0,00	0,29	
não identificadas		24	0,0310	4,69	1,61	0,44	6,70	



# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)