

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA



RICARDO AUGUSTO GORNE VIANI

ATRIBUTOS FUNCIONAIS E A DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES DO
CERRADÃO E DA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL

Este exemplar corresponde a redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
Ricardo Augusto Gorne Viani
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia para a obtenção do título de
Doutor em Biologia Vegetal.

A handwritten signature in blue ink, appearing to read "Ricardo Ribeiro Rodrigues".

Orientador: Prof. Dr. Ricardo Ribeiro Rodrigues

Co-orientador: Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira

Campinas, 2010

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

V65a Viani, Ricardo Augusto Gorne
Atributos funcionais e a distribuição de espécies do
cerradão e da floresta estacional semidecidual / Ricardo
Augusto Gorne Viani. – Campinas, SP: [s.n.], 2010.

Orientadores: Ricardo Ribeiro Rodrigues, Rafael Silva
Oliveira.
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de
Campinas, Instituto de Biologia.

1. Ecologia vegetal. 2. Ecofisiologia. 3. Cerrados.
4. Mata Atlântica. I. Rodrigues, Ricardo Ribeiro. II.
Oliveira, Rafael Silva. III. Universidade Estadual de
Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

Título em inglês: Functional traits and the distribution of cerradão and seasonally dry forest species.

Palavras-chave em inglês: Plant ecology; Ecoфизиologia; Cerrados; Mata Atlântica - Brazil.

Área de concentração: Biologia Vegetal.

Titulação: Doutor em Biologia Vegetal.

Banca examinadora: Ricardo Ribeiro Rodrigues, Ivany Ferraz Marques Válio, Giselda Durigan, Gabriela Bielefeld Nardoto, Sergius Gandolfi.

Data da defesa: 29/01/2010.

Programa de Pós-Graduação: Biologia Vegetal.


Campinas, 29 de Janeiro de 2010

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Ricardo Ribeiro Rodrigues (Orientador)


Assinatura

Prof. Dr. Ivany Ferraz Marques Válio


Assinatura

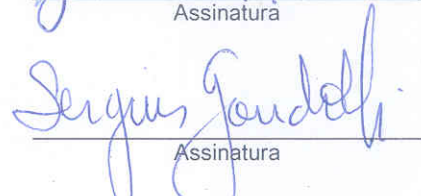
Dra. Giselda Durigan


Assinatura

Dra. Gabriela Bielefeld Nardoto


Assinatura

Prof. Dr. Sergius Gandolfi


Assinatura

Profa. Dra. Marlene Aparecida Schiavinato

Assinatura

Profa. Dra. Kikyo Yamamoto

Assinatura

Dr. Rafael Vasconcelos Ribeiro

Assinatura

Agradecimentos

Sou grato a todos que de alguma forma contribuíram para a realização deste estudo. Em especial agradeço à Ligianne pelo apoio incondicional do início ao fim e pela ajuda indispensável nos momentos mais difíceis. Aos meus irmãos Paula e Renato e ao meu pai, Rivaldo, pelo incentivo e por compreenderem certas ausências. Ao programa de pós-graduação em Biologia vegetal da UNICAMP. À Capes e ao CNPq pela concessão de bolsas de estudo. Ao Prof. Rafael Oliveira, pela coorientação, amizade e incentivo, e por ter aberto as portas para a realização de uma etapa do doutorado no exterior. Ao Prof. Ricardo Ribeiro Rodrigues pela orientação e concepção inicial do projeto. Ao Pedro Brancalion pelas discussões produtivas, pela ajuda nas horas de aperto e pelas viagens de campo que não seriam possíveis sem seu apoio. Aos professores/pesquisadores Giselda Durigan, Gabriela Bielefeld Nardoto, Ivany Válio e Fabiano Scarpa pelos comentários importantes no projeto inicial e/ou na versão da tese para a pré-banca. Ao Instituto Florestal, em especial ao Antônio C.G. de Melo e à Giselda Durigan pela viabilização da coleta de solo e pela ajuda para a obtenção das sementes. Ao Marcelo Alves e ao Pedro Cavalin pelas dicas e ajudas nas análises estatísticas. Ao pessoal do LERF (USP-ESALQ) e da pós-graduação em Biologia Vegetal da UNICAMP. Ao Nino, Vicente, Marta, Marcelo (Pinus), Germano (Caipirinha), Chicão, Vand, Vitti, Eduardo (Moringão), Felipe (Cabrocha), Bruno, Rebeca, Caio Di Migueli, Arildo Dias e “Seu Zé” pela ajuda nas viagens de campo, análises e/ou na condução dos experimentos. Ao Julio César (Sem Rumo) pelos contatos no início do doutorado. Aos amigos Lucas, Alexandre e André pelo convívio e pelas dicas e ajuda em análises. Ao André Nave, ao Fabrício e às funcionárias do viveiro Bioflora, Piracicaba-SP, pela colaboração e infraestrutura disponibilizada. Ao Prof. Todd Dawson pela supervisão durante todo o estágio no exterior e à Stefania Mambelli, ao Paul Brooks e aos demais membros do *Dawsonlab*, Universidade da Califórnia, Berkeley-EUA pela recepção, pelas oportunidades dadas e pelas sugestões em relação ao trabalho. Aos professores David Ackerly e Paul Fine pelas dicas nas versões preliminares dos capítulos. Ao Henrique e a Isadora, à Laura Hagar e aos demais amigos de Berkeley pela ajuda e convívio agradável. Ao Enio (CEBTEC, USP-ESALQ) pelo apoio na execução do experimento em casa de vegetação. Ao Prof. Francisco Monteiro, à Lúcia e à Lurdes do Laboratório de Tecidos Vegetais (USP-ESALQ) pela colaboração nas análises foliares. Aos colegas Rafael Vivian e Rafael Bortolotto pelo empréstimo de alguns equipamentos.

SUMÁRIO

RESUMO	viii
---------------------	-------------

ABSTRACT	ix
-----------------------	-----------

Introdução geral	1
-------------------------------	----------

O Cerrado, a Mata Atlântica e a transição entre ambos	1
---	---

A fertilidade do solo e a as respostas adaptativas das plantas	3
--	---

A disponibilidade de água para as plantas e os atributos hidráulicos	4
--	---

Uso de isótopos estáveis de C e N em estudos ecológicos	5
---	---

Justificativa e objetivos.....	8
---------------------------------------	----------

Referências.....	9
-------------------------	----------

Capítulo 1 - Análise comparativa de crescimento de plântulas do cerradão e da floresta estacional semidecidual cultivadas em seu solo e no solo da formação contrastante.....	16
--	-----------

Introdução	17
------------------	----

Material e métodos.....	19
-------------------------	----

Área de estudo e seleção de espécies	19
--	----

Instalação do experimento	21
---------------------------------	----

Avaliação da sobrevivência, do crescimento e dos atributos funcionais	21
---	----

Análise dos dados.....	23
------------------------	----

Resultados	23
------------------	----

Caracterização do solo	23
------------------------------	----

Desempenho das plântulas.....	24
-------------------------------	----

Relações entre atributos funcionais das plantas e disponibilidade de nutrientes	25
---	----

Discussão.....	26
----------------	----

Referências.....	31
------------------	----

Capítulo 2 - Atributos foliares funcionais de espécies arbóreas da floresta estacional semidecidual e do cerradão	46
--	-----------

Introdução	47
------------------	----

Material e métodos.....	49
-------------------------	----

Áreas de estudo e espécies selecionadas.....	50
Mensuração dos atributos foliares	51
Análises dos dados	52
Resultados	54
Espécies comuns às duas áreas	54
Pares congêneros	55
Tendências gerais, espécies mais abundantes e CFIs com as espécies agrupadas ..	55
Correlação entre os atributos.....	56
Discussão.....	57
Referências	63

Capítulo 3 - Diferenças funcionais entre o cerradão e a floresta estacional semidecidual do sudeste do Brasil: evidências a partir da abundância natural de

¹⁵N	82
Introdução	83
Material e métodos.....	85
Áreas de estudo	85
Amostragem do solo e das plantas	86
Análises isotópicas.....	88
Análise dos dados e estatística.....	88
Resultados	90
Teor de N e d ¹⁵ N no solo	90
Valores de d ¹⁵ N foliar	90
Concentração foliar de N	92
Discussão.....	93
Referências	99

Capítulo 4 - Atributos hidráulicos de espécies arbóreas do cerradão e da floresta estacional semidecidual do sudeste do Brasil

113	113
Introdução	114
Material e métodos.....	115
Espécies estudadas e condução das plantas em viveiro.....	116
Curvas pressão-volume	116
Condutividade hidráulica.....	117

Densidade da madeira	118
Análise dos dados	119
Resultados	119
Relações hídricas nas folhas	119
Características hidráulicas e densidade da madeira	120
Discussão.....	121
Referências.....	125
Considerações finais	134

RESUMO

Cerradão e floresta estacional semidecidual (FES) são consideravelmente distintos em relação à estrutura, à composição florística e ao funcionamento, com poucas espécies comuns às duas áreas. Entretanto, ainda não há consenso sobre os fatores que efetivamente controlam a dinâmica dessas formações. O objetivo deste estudo foi investigar a influência de fatores ambientais e atributos funcionais na ocorrência de espécies e na dinâmica de cerradão e de FES no sudeste do Brasil. No capítulo 1, plântulas de espécies do cerradão e da FES foram cultivadas, em casa de vegetação, no seu solo original e no solo da formação contrastante. Espécies da FES tiveram maior crescimento quando cultivadas em seu solo e incremento da biomassa com o aumento na disponibilidade de nutrientes. Por outro lado, o crescimento de espécies do cerradão não foi maior em seu solo original e nem teve correlação com a disponibilidade de nutrientes. Além disso, espécies da FES cresceram mais que espécies do cerradão, mesmo no solo do cerradão. Os resultados apontam especialização de habitat para espécies da FES e indicam que espécies da FES têm maior habilidade competitiva, enquanto espécies do cerradão se comportam como tolerantes ao estresse por baixa disponibilidade de nutrientes. Porém, os resultados também sugerem que as características físico-químicas do solo aparentemente não excluem a ocorrência de plântulas da FES no cerradão e vice-versa. No capítulo 2, atributos foliares funcionais (AFFs) foram comparados entre grupos de espécies do cerradão e da FES. Árvores da FES apresentaram maiores valores para área foliar específica (AFE) e concentração de N na folha, sugerindo que a FES é um ambiente mais competitivo, no qual plantas com estratégias de investimento de recursos que maximizam fotossíntese e taxas de crescimento são favorecidas. A razão N:P da folha foi superior a 20:1 nas duas comunidades, sugerindo que P é mais limitante que N tanto no cerradão quanto na FES. Apesar das divergências em AFE e concentração de N, a maioria dos atributos teve variação maior entre espécies e gêneros do que entre áreas, indicando que AFFs se conservam filogeneticamente. No capítulo 3 foi avaliada a abundância natural de ^{15}N no solo e nas folhas de espécies arbóreas do cerradão e da FES. Em geral, a FES apresentou maiores valores para $\delta^{15}\text{N}$ e concentração de N no solo e nas folhas. Os resultados reforçam a idéia de que ecossistemas com maior disponibilidade de N têm maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$. Houve grande variação do $\delta^{15}\text{N}$ foliar em ambas as áreas, sugerindo diversidade nas estratégias de uso do N tanto para as

árvores do cerrado quanto para as da FES. No capítulo 4, espécies do cerrado e da FES foram comparadas em relação aos atributos hidráulicos. Espécies divergiram para vários atributos. Entretanto, contrariando as hipóteses, em geral espécies do cerrado não apresentaram potencial hídrico de perda de turgor foliar mais negativo e maior tolerância a baixos potenciais hídricos, enquanto espécies da FES não apresentaram maiores condutividades específicas, não sendo, portanto, mais eficientes no transporte hídrico que espécies do cerrado.

ABSTRACT

Cerrado (Brazilian savanna woodland) and seasonally dry forests (SDF) are remarkably distinct in structure, species composition and functioning, with few trees occurring in both vegetation types. Nevertheless, there is no consensus about the factors that effectively controls the dynamic of cerrado-SDF boundaries. This study aimed to investigate environmental factors and plant functional traits affecting distribution of species and dynamic of cerrado and SDF in southeastern Brazil. In Chapter 1, we conducted a greenhouse experiment growing tree seedlings over their original soil and the soil of the contrasting vegetation type. SDF species demonstrated home-soil advantage and increased their growth with increasing soil nutrient availability. On the other hand, growth of cerrado seedlings was not higher in cerrado soil and, overall, did not have positive correlation with soil nutrient availability. Additionally, SDF had higher growth rates than cerrado species, even in cerrado soils. Our results indicated that soil promoted habitat specialization for SDF species and that SDF species have a more competitive growth strategy, while cerrado trees have a “stress-tolerant” behavior. Nevertheless, our findings suggest that soil attributes alone does not exclude the occurrence of SDF woody species in cerrado and vice-versa. In Chapter 2, we compared several leaf functional traits (LFTs) between cerrado and SDF woody species. SDF trees showed higher SLA and leaf N concentration in comparison to cerrado plants, suggesting that SDF is a more competitive environment, where plants with resource investment strategies that maximize photosynthesis and growth rate have competitive advantages. Leaf N:P ratio was higher than 20:1 for both communities indicating that P is more limiting than N in cerrado and SDF sites. Despite the across site divergence in SLA and leaf N concentration, most of the traits had a higher variance across species and genera than across sites, suggesting a conservatism of LFTs in

close related species. In Chapter 3, we compared ^{15}N natural abundance in cerradão and SDF sites. Overall, SDF had higher $\delta^{15}\text{N}$ and total N concentration in both soil and foliar samples. Our results corroborate the evidences that ecosystems with higher soil N availability have higher leaf and soil $\delta^{15}\text{N}$ values. Variation in leaf $\delta^{15}\text{N}$ values was large in both cerradão and SDF suggesting high diversity of N use strategies in both communities. In chapter 4, we compared hydraulic traits of cerradão and SDF species. Species diverged with respect to some hydraulic traits. However, contradicting our hypotheses, leaves of cerradão species did not lose turgor at more negative water potentials, and hence did not exhibit higher tolerance to lower water potentials than SDF species. Moreover, SDF species did not have higher hydraulic conductivity than cerradão species and, hence did not exhibit higher hydraulic efficiency.

Introdução geral

O Cerrado, a Mata Atlântica e a transição entre ambos

O Cerrado ocupava originalmente cerca de 2 milhões de km², sendo o segundo bioma brasileiro em área (Ratter et al. 1997, IBGE 2006). Embora predomine no Brasil central, o Cerrado tem uma distribuição ampla, ocorrendo da região norte até o sul do Brasil, com algumas áreas disjuntas no estado do Paraná (Ratter et al. 1997, Durigan & Ratter 2006). De forma geral, o Cerrado é tido como um ambiente estressante às plantas, pois (1) apresenta sazonalidade climática, com presença de estação seca (Abril a Setembro); (2) ocorre sobre solos ácidos e pobres em nutrientes; e (3) está sujeito a ocorrência de fogo (Ratter et al. 1997). A variação na intensidade desses fatores ambientais moldou as diferentes fitofisionomias do Cerrado (Coutinho 1978), selecionando plantas que apresentavam adaptações evolutivas para cada condição específica. Nas áreas do bioma Cerrado com maior fertilidade do solo, menor frequência e intensidade de fogo e/ou maior disponibilidade hídrica, o cerradão, como a fitofisionomia florestal do Cerrado é denominada, tende a predominar (Furley & Ratter 1988, Ruggiero et al. 2002).

A Mata Atlântica é o terceiro bioma do país em área (IBGE 2006). Originalmente a Mata Atlântica ocupava 150 milhões de hectares, distribuídos do sul ao nordeste do país, principalmente nas áreas próximas a costa litorânea, mas com expansões significativas para o interior em algumas regiões (Ribeiro et al. 2009). A Mata Atlântica também apresenta diferentes fitofisionomias, definidas por variações climáticas, altitudinais e edáficas (Veloso 1992), porém, ao contrário do Cerrado, não está sujeita a ocorrência frequente de fogo e a fertilidade de seus solos é bastante variável entre suas sub-formações. Embora boa parte da Mata Atlântica ocorra em zonas com chuvas abundantes e bem distribuídas ao longo do ano (florestas ombrófilas), a sazonalidade climática é característica em direção ao interior do continente, onde predomina a floresta estacional semidecidual (FES) (Veloso 1992). De forma geral, os remanescentes de FES ocorrem sobre solos relativamente férteis quando comparados aos do Cerrado. Essa floresta é denominada semidecidual pelo fato de parte dos indivíduos do dossel (25-50%) perder as folhas na estação seca (Abril a Setembro) (Veloso 1992).

Juntos, Cerrado e Mata Atlântica ocupam 37% do território brasileiro (IBGE 2006). Ambos, em virtude da alta diversidade biológica que abrigam e do elevado grau de ameaça por degradação antropogênica a que estão atualmente submetidos, fazem parte dos 25 *hotspots* mundiais, considerados prioritários para a conservação da biodiversidade global (Myers et al. 2000).

A FES e o cerradão são as duas formações de maior representatividade no interior do estado de São Paulo (Kronka et al. 2005), onde frequentemente ocorrem na forma de mosaicos, com extensas áreas de contato (Durigan & Ratter 2006). Embora possam ocorrer lado a lado com frequência, cerradão e FES são florística e estruturalmente distintos. Dados coletados em parcelas permanentes indicam que menos de 10% das espécies arbóreas são comuns às duas formações, e que embora o cerradão tenha quase o dobro de árvores por área, as árvores da FES têm um diâmetro médio do tronco cerca de quatro vezes maior (Projeto Parcelas Permanentes/Biota/Fapesp 2006).

Vários estudos têm tentado explicar os fatores que controlam a ocorrência de floresta ou savana em zonas de contato entre as duas formações (ver Furley & Ratter 1988, Fensham & Bowman 1995, Högberg & Alexander 1995, Schmidt & Stewart 2003, Hoffmann et al. 2005, Hao et al. 2008, Rossatto et al. 2009). Na Austrália, o estabelecimento de plântulas em áreas de transição entre savana e floresta é afetado pela disponibilidade de água e nutrientes no solo e pela interação com fungos micorrízicos (Bowman & Panton 1993). Ainda na Austrália, a expansão de florestas sobre savanas em algumas regiões, tem sido atribuída à supressão das queimadas em áreas savânicas (Bowman et al. 2001). No Brasil central, estudos têm demonstrado que espécies do Cerrado estão associadas a áreas de menor disponibilidade de água no solo, menor cobertura florestal e/ou de ocorrência frequente de fogo, ao passo que espécies de matas de galeria ocorrem em áreas de maior disponibilidade de água no solo (Hoffmann 2000, Hoffmann et al. 2004). Entretanto, a transição Cerrado-Mata Atlântica tem sido pouco estudada, não havendo ainda consenso sobre os filtros que efetivamente definem a ocorrência de cerradão e FES (Durigan & Ratter 2006). Ruggiero et al. (2002) evidenciam que espécies da FES estariam associadas a locais de maior disponibilidade hídrica e fertilidade do solo. Scarpa (2007) demonstra que espécies do Cerrado e da Mata Atlântica apresentam consideráveis diferenças de crescimento e divergências em relação aos atributos morfo-anatômicos foliares e argumenta que as diferenças estariam relacionadas às adaptações à economia de

recursos hídricos e nutrientes pelas espécies do Cerrado. Por fim, Durigan & Ratter (2006) relatam a expansão recente de áreas de florestas sobre o Cerrado paulista e associam as mudanças principalmente à redução da pressão antropogênica, representada pela supressão do fogo e do pastoreio em áreas naturais.

A fertilidade do solo e as respostas adaptativas das plantas

A disponibilidade de nutrientes no solo é um fator chave à distribuição de espécies e comunidades vegetais (McGraw & Chapin III 1989, Bowman & Panton 1993, Theodose & Bowman 1997, Oliveira-Filho et al. 2001, John 2007). Plantas frequentemente apresentam adaptações morfológicas e fisiológicas como resposta à disponibilidade de nutrientes no solo de seu ambiente de ocorrência natural (Aerts 1999, Aerts & Chapin III 2000). A fertilidade do solo é, portanto, um importante mecanismo promotor de especialização de habitat em plantas (ver McGraw & Chapin III 1989, Fine et al. 2004, Palmiotto et al. 2004, Baltzer et al. 2005).

Plantas de ambientes com baixa disponibilidade de nutrientes tendem a ter respostas plásticas e evolutivas que aumentam a capacidade de absorção e/ou diminuem a taxa de perda de nutrientes (Aerts 1999). A maximização da absorção de nutrientes ocorre, dentre outras formas, pelo aumento da alocação de biomassa nas raízes (Aerts 1999, Hoffmann & Franco 2003, Hoffmann et al. 2004). Já a minimização da perda de nutrientes ocorre pelo aumento do tempo médio de residência dos mesmos na planta e, conseqüentemente, pelo aumento na eficiência de uso dos nutrientes (Aerts & Chapin III 2000). Nesse sentido, plantas de ambientes menos férteis tendem a apresentar folhas com menor concentração de nutrientes, mais longevas e mais resistentes aos possíveis danos que ocasionariam a perda dos nutrientes (Aerts & Chapin III 2000). O aumento da longevidade das folhas ocorre principalmente pela diminuição da área foliar específica (AFE, razão da área por massa da folha). Quanto menor a área por massa de folha, maior é a densidade de tecido foliar, maior a esclerofilia e, portanto, menor a suscetibilidade da folha a danos mecânicos e a herbivoria (Reich et al. 1992, Garnier & Laurent 1994, Lambers et al. 2008).

Por outro lado, plantas de ambientes com maior disponibilidade de nutrientes apresentam características adaptativas contrastantes, tais como maior AFE e maior concentração de nutrientes nas folhas, especialmente N. Os aumentos na AFE e na concentração de N nas folhas representam, respectivamente, maiores investimentos de recursos para captação de luz e para construção do aparato fotossintético, com o

aumento na quantidade da enzima de carboxilação Rubisco (Reich et al. 1999, Wright et al. 2004, Lambers et al. 2008). Em consequência, plantas de ambientes com maior disponibilidade de nutrientes apresentariam maiores taxas fotossintéticas e de crescimento (Aerts & Chapin III 2000). Portanto, embora haja grande variação para plantas de uma mesma comunidade, espécies de ambientes com alta e baixa disponibilidade de nutrientes comumente apresentam estratégias distintas de investimento de recursos. Espécies de ambientes férteis tenderiam a ter uma maior habilidade competitiva, já espécies de ambientes limitados em nutrientes tenderiam a ser tolerantes ao estresse (Aerts & Chapin III 2000). Essas duas estratégias, embora favoráveis para os respectivos ambientes de origem, constituem demandas conflitantes (*tradeoff*), uma vez que as adaptações que levam a uma maior habilidade competitiva, geralmente diminuem o grau de tolerância das espécies às condições estressantes de baixa disponibilidade de nutrientes e vice-versa (Aerts & Chapin III 2000).

A disponibilidade de água para as plantas e os atributos hidráulicos

A disponibilidade de água é o principal fator limitante a produtividade primária de ecossistemas naturais em escala global (Lambers et al. 2008). Em escala regional e local, a quantidade de água disponível às plantas atua como importante filtro para a ocorrência de espécies e a distribuição de comunidades vegetais (Engelbrecht et al. 2005, Engelbrecht et al. 2007, Mitchell et al. 2008, Brenes-Arguedas et al. 2009). Assim como evidenciado pela disponibilidade de nutrientes, a disponibilidade de água de um ambiente condiciona adaptações evolutivas nas plantas e, conseqüentemente, atua como um fator promotor de especialização de habitat (Baraloto et al. 2007, Brenes-Arguedas et al. 2008).

Embora exista, para um mesmo ambiente, grande variação nas estratégias de uso de água empregada pelas plantas, é esperado que, quando em ambientes com menor disponibilidade de água no solo, plantas apresentem modificações morfo-fisiológicas que conferem maior tolerância a baixos potenciais hídricos do solo, menores potenciais hídricos de perda de turgor nas folhas e menor vulnerabilidade a perda de condutividade hidráulica em decorrência da cavitação dos vasos do xilema. Por outro lado, plantas de ambientes com maior disponibilidade de água tenderiam a maximizar a eficiência no transporte de água no xilema, apresentando menor densidade de madeira, vasos do xilema com maior diâmetro e, conseqüentemente, maior condutividade hidráulica (Bhaskar & Ackerly 2006, Choat et al. 2007, Mitchell et al. 2008, Kursar et al.

2009). Plantas de ambientes com menor disponibilidade de água tendem a ter também uma maior eficiência de uso da água (EUA, razão entre o ganho de CO_2 na fotossíntese e a perda de água na transpiração) (Field et al. 1983, Hoffmann et al. 2005, Knight et al. 2006). Isso ocorreria porque o aumento na condutância estomática (g_s) não ocasiona um aumento na fotossíntese (A) na mesma proporção que ocasiona na transpiração (E) (Lambers et al. 2008). Uma vez que plantas de ambientes de menor disponibilidade de água geralmente têm menor g_s , elas apresentariam uma maior razão A/E e, conseqüentemente, uma maior EUA.

A existência de demanda conflitante entre segurança e eficiência do transporte hidráulico tem sido relatada em vários estudos ecológicos comparativos (Davis et al. 1999, Hacke et al. 2000, Martinez-Vilalta et al. 2002). De acordo com essa demanda conflitante, características adaptativas que conferem maior eficiência hidráulica às plantas ocasionariam simultaneamente maior vulnerabilidade ao estresse hídrico. No entanto, investigações recentes demonstram que a evolução para uma maior eficiência no transporte de água pelo xilema pode ocorrer independentemente de uma menor resistência ao déficit hídrico (Maherali et al. 2004, Bhaskar et al. 2007, Choat et al. 2007). Isso ocorreria porque os mecanismos que conferem maior eficiência (maior condutividade hidráulica – vasos de maior diâmetro) poderiam estar desacoplados dos mecanismos que conferem maior resistência à cavitação dos vasos do xilema (estrutura da membrana de pontuação do xilema e área de sobreposição entre os vasos) (Sperry et al. 2005, Wheeler et al. 2005, Choat et al. 2008).

Uso de isótopos estáveis de C e N em estudos ecológicos

Isótopos são átomos de um mesmo elemento químico com diferente número de massa. Isótopos estáveis, como o nome sugere, são estáveis na natureza. Porém, isótopos mais pesados de um determinado elemento químico são bastante raros quando comparados aos isótopos mais leves do mesmo elemento (Martinelli et al. 2009). Com a evolução das técnicas e dos equipamentos de análise nas últimas décadas, a quantificação da abundância natural de isótopos estáveis de H e O da água, e de C e N do solo e de tecidos vegetais tem sido uma ferramenta bastante utilizada em estudos de ecofisiologia vegetal e ecologia de ecossistemas (ver Dawson et al. 2002).

Isótopos estáveis de C têm sido largamente empregados para a estimativa da EUA das plantas. Isto é possível porque ocorre o fracionamento isotópico do C durante a fotossíntese de plantas C_3 , tanto durante a difusão do CO_2 para a câmara estomática

quanto na fase de assimilação do CO₂ pela Rubisco (Lambers et al. 2008, Martinelli et al. 2009). Além disso, a discriminação das plantas pelo ¹³C em relação ao ¹²C tem relação direta com a razão pi/pa , que é a relação entre a pressão interna de CO₂ na câmara estomática (pi) e a pressão externa da atmosfera (pa). Quando estômatos estão abertos (maior condutância estomática - g_s), a relação pi/pa aumenta e as plantas discriminam mais ¹³C. Por outro lado, quando estômatos se fecham, a relação pi/pa diminui e, conseqüentemente, a discriminação do ¹³C também diminui (Lambers et al. 2008, Martinelli et al. 2009).

A razão isotópica é expressa em notação delta por mil ($\delta\text{‰}$), levando em consideração a composição isotópica da amostra investigada em relação à de um padrão universal para o elemento estudado: $\delta\text{‰} = (R_{\text{amostra}}/R_{\text{padrão}} - 1) \times 1000$, onde R é a razão molecular das formas isotópicas pesada e leve. Dessa forma, quando as plantas têm uma menor condutância estomática (g_s), como nas condições de baixa disponibilidade hídrica, plantas têm também um maior $\delta^{13}\text{C}$. Este padrão tem sido observado em vários estudos comparativos de plantas em gradientes de disponibilidade de água (Field et al. 1983, Hoffmann et al. 2005, Knight et al. 2006). A estimativa da EUA pela mensuração do $\delta^{13}\text{C}$ foliar apresenta limitações de uso quando, por exemplo, há variação na assinatura isotópica da fonte de CO₂ disponível às plantas (*source effect*) ou na pressão de vapor entre os ambientes, ou mesmo quando plantas se encontram sob condições extremas de temperatura (Lajtha & Marshall 1994, Dawson et al. 2002, Lambers et al. 2008). Entretanto, a principal vantagem da avaliação de $\delta^{13}\text{C}$ é a estimativa da EUA a longo prazo, ao contrário da técnica usual de medição de transpiração e fotossíntese por trocas gasosas, que permite uma avaliação apenas pontual da EUA (Lajtha & Marshall 1994, Dawson et al. 2002, Lambers et al. 2008).

A avaliação da abundância natural de isótopos estáveis de N no solo e nas folhas tem sido empregada como um indicador da dinâmica de N nos ecossistemas (Martinelli et al. 1999, Amundson et al. 2003, Craine et al. 2009). Isso é possível porque a composição isotópica de N, tanto no solo quanto nas folhas, tem correlação positiva com a quantidade de N no solo e com a intensidade dos processos que o transformam (Martinelli et al. 1999, Kahmen et al. 2008, Craine et al. 2009). Os processos de transformação do N orgânico em diferentes formas de N inorgânico pelos microorganismos do solo (mineralização, nitrificação e denitrificação) geralmente discriminam ¹⁵N em relação ao ¹⁴N, deixando o solo enriquecido com o isótopo mais

pesado (Mariotti et al. 1981, Högberg 1997, Robinson 2001). Nesse sentido, ecossistemas mais ricos em N, onde os processos de entrada e saída de N são mais intensos, têm valores de $\delta^{15}\text{N}$ maiores que ambientes com limitação na disponibilidade de N (Schulze et al. 1994; Michelsen et al. 1996, Nadelhoffer et al. 1996, Martinelli et al. 1999). Os padrões de $\delta^{15}\text{N}$ em escalas globais e regionais são afetados também por fatores climáticos, com destaque para a relação negativa entre $\delta^{15}\text{N}$ e precipitação pluviométrica anual, e positiva entre $\delta^{15}\text{N}$ e temperatura média anual (Amundson et al. 2003, Craine et al. 2009).

Os valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar são bastante variáveis e dependem da razão isotópica de cada fonte de N (orgânico, NH_4^+ ou NO_3^-) e de complexos mecanismos fisiológicos dentro da planta (Evans 2001). Plantas que se associam a fungos micorrízicos tendem a ter valores menores de $\delta^{15}\text{N}$, pois esses fungos discriminam ^{15}N durante a assimilação (Högberg et al. 1996, Hobbie et al. 2000). Além disso, leguminosas que possuem associação com bactérias fixadoras de N_2 atmosférico tenderiam a ter valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre 0-2‰, uma vez que o ar tem um $\delta^{15}\text{N}$ igual a 0‰ e que há pouca ou nenhuma discriminação de ^{15}N durante o processo de fixação biológica do N (ver Dawson et al. 2002).

Uma grande variação nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar na comunidade sugere que plantas coexistem numa mesma área por apresentarem estratégias de uso de N distintas (Michelsen et al. 1996, Nadelhoffer et al. 1996, Bustamante et al. 2004, Schimann et al. 2008). Bustamante et al. (2004) sugerem ainda que a amplitude nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar seria maior em ecossistemas pobres em N, uma vez que nestes ecossistemas, plantas teriam que desenvolver diferentes estratégias e associações para obter o N escasso no solo. Além disso, Bustamante et al. (2004) argumentam, com base no mecanismo de partição de recursos (Tilman 1982) e na idéia de “nichos de N” - a diferenciação de uma única fonte em várias fontes de N para as plantas (Handley & Scrimgeour 1997), que a presença de várias estratégias de uso de N seria um dos mecanismos que explicariam a alta diversidade de espécies arbóreas em alguns ecossistemas pobres em N, como os do Cerrado.

Justificativa e objetivos

Embora Cerrado e Mata Atlântica estejam entre os biomas mais representativos do Brasil (IBGE 2006), hoje sensivelmente ameaçados por degradação antropogênica, e suas áreas sejam consideradas prioritárias para a conservação da biodiversidade global (Myers et al. 2000), a transição Cerrado/Mata Atlântica tem sido pouco estudada, sendo relevantes projetos voltados à compreensão dos fatores que limitam a distribuição das espécies em cada formação e à investigação se de fato a ocorrência dessas formações é controlada por fatores ambientais (Durigan & Ratter 2006).

Além disso, o iminente cenário de mudanças climáticas prevê alterações sensíveis na temperatura e na distribuição das chuvas no planeta, as quais devem influenciar a distribuição dos seres vivos e o funcionamento e a produtividade dos ecossistemas (IPCC 2007). Desta forma, estudos que gerem informações sobre os fatores ambientais que influenciam o desempenho das plantas e o funcionamento dos ecossistemas são fundamentais para se antever os possíveis efeitos das mudanças climáticas sobre a biodiversidade (específica e funcional) e a distribuição de biomas.

Predições acuradas sobre o efeito de mudanças climáticas sobre o funcionamento biogeoquímico dos ecossistemas e sobre a ocorrência das formações vegetacionais, tal como a distribuição do cerradão e da FES no sudeste do Brasil, dependem significativamente de um melhor entendimento dos determinantes ambientais e edáficos que afetam o desempenho das plantas. Nesse sentido, o objetivo principal desse estudo foi investigar fatores ambientais e atributos funcionais das plantas que poderiam influenciar o desempenho inicial e a ocorrência de espécies arbóreas no cerradão e na FES, bem como a distribuição das duas formações. O objetivo principal foi dividido nos seguintes objetivos específicos:

1 - verificar se espécies arbóreas do cerradão podem se estabelecer sobre solo da FES e vice-versa, e avaliar se estas mesmas espécies apresentam especialização de hábitat e/ou estratégias de crescimento distintas em relação à disponibilidade de nutrientes no solo.

2 - avaliar a existência de divergência em atributos foliares funcionais de grupos de espécies arbóreas do cerradão e da FES, discutindo os resultados com base nas características ambientais de cada formação vegetacional.

3 - comparar a abundância natural de ^{15}N em um cerradão e uma FES no sudeste do Brasil, avaliando se a FES, mais rica em N, teria maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$, e se o cerradão, mais pobre em N, teria uma maior amplitude nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar.

4 – avaliar atributos hidráulicos de espécies arbóreas do cerradão e da FES sob a hipótese de que espécies da FES seriam mais eficientes no transporte de água, enquanto espécies do cerradão seriam mais resistentes a menores potenciais hídricos foliares.

A tese está estruturada em capítulos. Os objetivos específicos e as respectivas hipóteses foram tratados separadamente em cada capítulo.

Referências

- Aerts, R. & Chapin III, F.S. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. **Advances in Ecological Research** 30:1-67.
- Aerts, R. 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. **Journal of Experimental Botany** 50:29-37
- Amundson, R.; Austin, A.T.; Schuur, E.A.G.; Yoo, K.; Matzek, V.; Kendall, C.; Uebersax, A.; Brenner, D. & Baisden, W.T. 2003. Global patterns of the isotopic composition of soil and plant nitrogen. **Global Biogeochemical Cycles** 17:31.1-31.10.
- Baltzer, J.L.; Thomas, S.C.; Nilus, R. & Burslem, D.F.R.P. 2005. Edaphic specialization in tropical trees: physiological correlates and responses to reciprocal transplantation. **Ecology** 86(11):3063-3077.
- Baraloto, C.; Morneau, F.; Bonal, D.; Blanc, L. & Ferry, B. 2007. Seasonal water stress tolerance and habitat associations within four neotropical tree genera. **Ecology** 88:478-489.
- Bhaskar, R.; Ackerly, D.D. 2006. Ecological relevance of minimum seasonal water potentials. **Physiologia Plantarum** 127:353-359.
- Bhaskar, R.; Valiente-Banuet, V. & Ackerly, D.D. 2007. Evolution of hydraulic traits in closely related species pairs from mediterranean and nonmediterranean environments of North America. **New Phytologist** 176:718-726.
- Bowman, D.M.J.S.; Walsh, A. & Milne, D.J. 2001. Forest expansion and grassland contraction within a Eucalyptus savanna matrix between 1941 and 1994 at Litchfield National Park in the Australian monsoon tropics. **Global Ecology & Biogeography** 10:535-548.

- Bowman, D.M.J.S. & Panton, W.J. 1993. Factors that control monsoon-rainforest seedling establishment and growth in North Australian *Eucalyptus* Savanna. **The Journal of Ecology** 81(2):297-304.
- Brenes-Arguedas, T.; Coley, P.D. & Kursar, T.A. 2009. Pests vs. drought as determinants of plant distribution along a tropical rainfall gradient. **Ecology** 90:1751-1761.
- Brenes-Arguedas, T.; Ríos, M.; Rivas-Torres, G.; Blundo, C.; Coley, P.D. & Kursar, T.A. 2008. The effect of soil on the growth performance of tropical species with contrasting distributions. **Oikos** 117:1453-1460.
- Bustamante, M.M.C.; Martinelli, L.A.; Silva, D.A.; Camargo, P.B.; Klink, C.A.; Domingues, T.F. & Santos, R.V. 2004. ¹⁵N natural abundance in woody plants and soils of central Brazilian savannas (Cerrado). **Ecological Applications** 14:200-213.
- Choat, B.; Cobb, A.R. & Jansen, S. 2008. Structure and function of bordered pits: new discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function. **New Phytologist** 177:608-626.
- Choat, B.; Sack, L. & Holbrook, N.M. 2007. Diversity of hydraulic traits in nine *Cordia* species growing in tropical forests with contrasting precipitation. **New Phytologist** 175:686-698.
- Coutinho, L.M. 1978. O conceito de Cerrado. **Revista Brasileira de Botânica** 1:17-23.
- Craine, J.M.; Elmore, A.J.; Aidar, M.P.M.; Bustamante, M.; Dawson, T.E.; Hobbie, E.A.; Kahmen, A.; Mack, M.C.; McLauchlan, K.K.; Michelsen, A.; Nardoto, G.B.; Pardo, L.H.; Peñuelas, J.; Reich, P.B.; Schuur, E.A.G.; Stock, W.D.; Templer, P.H.; Virginia, R.A.; Welker, J.M. & Wright, I.J. 2009. Global patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability. **New Phytologist** 183:980-992.
- Davis, S.D.; Ewers, F.W.; Wood, J.; Reeves, J.J. & Kolb, K.J. 1999. Differential susceptibility to xylem cavitation among three pairs of *Ceanothus* species in the Transverse Mountain ranges of Southern California. **Ecoscience** 6:180-186.
- Dawson, T.E.; Mambelli, S.; Plamboeck, A.H.; Templer, P.H. & Tu, K.P. 2002. Stable isotopes in plant ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics** 33:507-559.
- Durigan, G. & Ratter, J.A. 2006. Successional changes in Cerrado and Cerrado/Forest Ecotonal vegetation in western São Paulo State, Brazil, 1962-2000. **Edinburg Journal of Botany** 63(1):119-130.

- Engelbrecht, B.M.J.; Comita, L.S.; Condit, R.; Kursar, T.A.; Tyree, M.T.; Turner, B.L.; Hubell, S.P. 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. **Nature** 447:80-82.
- Engelbrecht, B.M.J.; Kursar, T.A. & Tyree, M.T. 2005. Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. **Trees** 19:312-321.
- Evans, R.D. 2001. Physiological mechanisms influencing plant nitrogen isotope composition. **Trends in Plant Science** 6:121-126.
- Fensham, R.J. & Bowman, D.M.J.S. 1995. A comparison of foliar nutrient concentration in trees from monsoon rainforest and savanna in northern Australia. **Australian Journal of Ecology** 20:335-339.
- Field, C.; Merino, J. & Mooney, H.A. 1983. Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens. **Oecologia** 60:384-389.
- Fine, P.V.A.; Mesones, I. & Coley, P.D. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. **Science** 305:663-665.
- Furley, P.A. & Ratter, J.A. 1988. Soil resources and plant communities of the central Brazilian Cerrado and their development. **Journal of Biogeography** 15:97-108.
- Garnier, E. & Laurent, G. 1994. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. **New Phytologist** 128:725-736.
- Hacke, U.G.; Sperry, J.S. & Pittermann, J. 2000. Drought experience and cavitation resistance in six desert shrubs of the Great Basin, Utah. **Basic and Applied Ecology** 1:31-41.
- Handley, L.L. & Scrimgeour, C.M. 1997. Terrestrial plant ecology and ¹⁵N natural abundance: the present limits to interpretation for uncultivated systems with original data from a Scottish Old Field. **Advances in Ecological Research** 27:133-212.
- Hao, G.; Hoffmann, W.A.; Scholz, F.G.; Bucci, S.J.; Meinzer, F.C.; Franco, A.C.; Cao, K. & Goldstein, G. 2008. Stem and leaf hydraulics of congeneric tree species from adjacent tropical savanna and forest ecosystems. **Oecologia** 155(3):405-415.
- Hobbie, E.A.; Macko, S.A. & Williams, M. 2000. Correlations between foliar $\delta^{15}\text{N}$ and nitrogen concentrations may indicate plant-mycorrhizal interactions. **Oecologia** 122:273-283.
- Hoffmann, W.A.; Franco, A.C.; Moreira, M.Z. & Haridasan, M. 2005. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. **Functional Ecology** 19:932-940.

- Hoffmann, W.A. & Franco, A.G. 2003. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. **Journal of Ecology** 91:475-484.
- Hoffmann, W.A. 2000. Post-establishment seedling success in the Brazilian cerrado: a comparison of savanna and forest species. **Biotropica** 32:62-69.
- Hoffmann, W.A.; Orthen, B. & Franco, A.C. 2004. Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. **Oecologia** 140:252-260.
- Högberg, P. & Alexander, I.J. 1995. Roles of root symbioses in African woodland and forest: evidence from ^{15}N abundance and foliar analyses. **Journal of Ecology** 83:217-224.
- Högberg, P. 1997. ^{15}N natural abundance in soil-plant system. **New Phytologist** 137:179-203.
- Högberg, P.; Högbom, L.; Schinkel, H.; Högberg, M.; Johannisson, C. & Wallmark, H. 1996. ^{15}N abundance of surface soils, roots and mycorrhizas in profiles of European forest soils. **Oecologia** 108:207-214.
- IPCC – Intergovernmental Panel on Climate Change. 2007. **Climate Change 2007: Synthesis Report - Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. Core Writing Team; Pachauri, R.K. & Reisinger, A. (eds.). IPCC, Geneva, Suíça.
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia Estatística. 2006. **Mapa de Biomas e de Vegetação**. Disponível em http://www.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/noticia_visualiza.php?id_noticia=169&id_pagina=1; Acesso em 27.III.2009.
- John, R.; Dalling, J.W.; Harms, K.E.; Yavitt, J.B.; Stallard, R.F.; Mirabello, M.; Hubbell, S.P.; Valencia, R.; Navarrete, H.; Vallejo, M. & Foster, R.B. 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 104(3):864-869.
- Kahmen, A.; Wanek, W. & Buchmann, N. 2008. Foliar $\delta^{15}\text{N}$ values characterize soil N cycling and reflect nitrate or ammonium preference of plants along a temperate grassland gradient. **Oecologia** 156:861-870.
- Knight, C.A.; Vogel, H.; Kroymann, J.; Shumate, A.; Witsenboer, H. & Mitchell-Olds, T. 2006. Expression profiling and local adaptation of *Boechera holboellii* populations for water use efficiency across a naturally occurring water stress gradient. **Molecular Ecology** 15:1229-1237.

- Kronka, F.J.N.; Nalon, M.A.; Matsukuma, C.K.; Kanashiro, M.S.S.; Pavão, M.; Shida, C.N.; Joly, C.A.; Couto, H.T.Z.; Baitello, J.B. & Guillaumon, J.R. 2005. **Inventário florestal da vegetação natural do Estado de São Paulo**. Secretaria de Estado do Meio Ambiente, São Paulo, Brasil.
- Kursar, T.A.; Engelbrecht, B.M.J.; Burke, A.; Tyree, M.T.; El Omari, B. & Giraldo J.P. 2009. Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. **Functional Ecology** 23:93-102.
- Lajtha, K. & Marshall, J.D. 1994. Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. pp. 1-21. In: Lajtha, K. & Michener, R.H. (eds.). **Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science**. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Lambers, H.; Chapin III, F.S. & Pons, T.L. 2008. **Plant Physiological Ecology**. 2nd ed. Springer, New York, USA.
- Maherali, H.; Pockman, W.T. & Jackson, R.B. 2004. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. **Ecology** 85:2184-2199.
- Mariotti, A.; Germon, G.C.; Hubert, P.; Kaiser, P.; Létolle, R.; Tardieux, A. & Tardieux, P. 1981. Experimental determination of nitrogen kinetic isotope fractionation-some principles illustration for the denitrification and nitrification processes. **Plant Soil** 62:413-430.
- Martinelli, L.A.; Ometto, J.P.H.B.; Ferraz, E.S.; Victoria, R.L. Camargo, P.B. & Moreira, M.Z. 2009. **Desvendando questões ambientais com isótopos estáveis**. Oficina de textos, São Paulo, Brasil.
- Martinelli, L.A.; Piccolo, M.C.; Townsend, A.R.; Vitousek, P.M.; Cuevas, E.; McDowell, W.H.; Robertson, G.P.; Santos, O.C.; Treseder, K. 1999. Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: tropical versus temperate forests. **Biogeochemistry** 46:45-65.
- Martinez-Vilalta, J.; Prat, E.; Oliveras, I. & Pinol, J. 2002. Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species. **Oecologia** 133:19-29.
- McGraw, J.B. & Chapin III, F.S. 1989. Competitive ability and adaptation to fertile and infertile soil in two *Eriophorum* species. **Ecology** 70(3):736-749
- Michelsen, A.; Schmidt, I.K.; Jonasson, S.; Quarmby, C. & Sleep, D. 1996. Leaf ¹⁵N abundance of subarctic plants provides field evidence that ericoid, ectomycorrhizal and non- and arbuscular mycorrhizal species access different sources of soil nitrogen. **Oecologia** 105:53-63.

- Mitchell, P., Veneklaas, E.; Lambers, H. & Burgess, S. 2008. Using multiple trait associations to define hydraulic functional types in plant communities of southwestern Australia. **Oecologia** 158:385-397.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** 403:853-858.
- Nadelhoffer, K.; Shaver, G.; Fry, B.; Giblin, A.; Johnson, L. & McKane, R. 1996. ¹⁵N natural abundance and N use by tundra plants. **Oecologia** 107:386-394.
- Oliveira-Filho, A.T.; Curi, N.; Vilela, E.A. & Carvalho, D.A. 2001. Variation in tree community composition and structure with changes in soil properties within a fragment of semideciduous forest in south-eastern Brazil. **Edinburgh Journal of Botany** 58(1):139-158.
- Palmiotto, P.A.; Davies, S.J.; Vogt, K.A.; Ashton, M.S.; Vogt, D. & Ashton, P. 2004. Soil-related habitat specialization in dipterocarp rain forest tree species in Borneo. **Journal of Ecology** 92:609-623.
- Projeto Parcelas Permanentes/Biota/Fapesp. 2006. **IV Relatório Temático do Projeto Parcelas Permanentes.**
- Ratter, J.A.; Ribeiro, J.F. & Bridgewater, S. 1997. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. **Annals of Botany** 80:223-230.
- Reich, P.B.; Ellsworth, D.S.; Walters, M.B.; Vose, J.M.; Gresham, C.; Volin, J.C. & Bowman, W.D. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. **Ecology** 80:1955-1969.
- Reich, P.B.; Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. **Ecological Monographs** 62(3):365-392.
- Ribeiro, M.C.; Metzger, J.P.; Martensen, A.C.; Ponzoni, F.J. & Hirota, M.M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation** 142:1141-1153.
- Robinson, D. 2001. $\delta^{15}\text{N}$ as an integrator of the nitrogen cycle. **Trends in Ecology and Evolution** 16:153-162.
- Rossatto, D.R.; Hoffmann, W.A. & Franco, A.C. 2009. Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest-savanna boundary. **Functional Ecology** 23:689-698.

- 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):1-16.
- Scarpa, F.M. 2007. Estudo comparativo do crescimento de plântulas e dos atributos foliares em espécies do Cerrado e da Mata Atlântica. Tese de doutorado, UNICAMP, Brasil.
- Schimann, H.; Ponton, S.; Hattenschwiler, S.; Ferry, B.; Lensi, R.; Domenach, A.M. & Roggy, J.C. 2008. Differing nitrogen use strategies of two tropical rainforest late successional tree species in French Guiana: Evidence from ^{15}N natural abundance and microbial activities. **Soil Biology & Biochemistry** 40:487-494.
- Schmidt, S. & Stewart, G.R. 2003. $\delta^{15}\text{N}$ values of tropical savanna and monsoon forest species reflect root specializations and soil nitrogen status. **Oecologia** 134:569-577.
- Schulze, E.D.; Chapin III, F.S. & Gebauer, G. 1994. Nitrogen nutrition and isotope differences among life forms at the northern treeline of Alaska. **Oecologia** 100:406-412.
- Sperry, J.S.; Hacke, U.G. & Wheeler, J.K. 2005. Comparative analysis of end wall resistivity in xylem conduits. **Plant, Cell & Environment** 28:456-465.
- Theodose, T.A. & Bowman, W.D. 1997. Nutrient availability, plant abundance, and species diversity in two alpine tundra communities. **Ecology** 78(6):1861-1872.
- Tilman, D. 1982. **Resource competition and community structure**. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Veloso, H.P. 1992. **Manual técnico da vegetação brasileira**. IBGE - Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro, Brasil.
- Wheeler, J.K.; Sperry, J.S.; Hacke, U.G. & Hoang, N. 2005. Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselled plants: a basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport. **Plant, Cell & Environment** 28:800-812.
- Wright, I.J.; 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, U.; Oleksyn, 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.

Capítulo 1 - Análise comparativa de crescimento de plântulas do cerradão e da floresta estacional semidecidual cultivadas em seu solo e no solo da formação contrastante

Resumo - A disponibilidade de nutrientes no solo é um fator chave à distribuição de espécies e à composição de comunidades vegetais. O cerradão (savana florestada) e a floresta estacional semidecidual (FES) são distintos em relação à composição de espécies, com poucas espécies comuns às duas formações. Com o objetivo de avaliar o papel do solo na mortalidade, crescimento inicial e ocorrência de espécies arbóreas da FES e do cerradão, foi conduzido um experimento em casa de vegetação, em que plântulas foram cultivadas no seu solo original e no solo da formação vegetal contrastante. Apesar da maior disponibilidade de nutrientes no solo da FES, a origem do solo não afetou a mortalidade das plântulas. Espécies da FES apresentaram maior crescimento quando cultivadas em seu solo e incremento da biomassa com o aumento da disponibilidade de nutrientes. Por outro lado, o crescimento de espécies do cerradão não foi maior no solo do cerradão e nem teve correlação positiva com a disponibilidade de nutrientes. Além disso, espécies da FES cresceram mais que espécies do cerradão, mesmo no solo do cerradão. Os resultados indicam que o solo promoveu especialização de habitat para espécies da FES e que espécies da FES apresentam estratégia de crescimento condizente com espécies competidoras, enquanto espécies do cerradão se comportam como tolerantes ao estresse por baixa disponibilidade de nutrientes. No entanto, os resultados também sugerem que os atributos físico-químicos do solo não excluem e aparentemente não limitam a ocorrência de plântulas de espécies arbóreas da FES no cerradão e vice-versa.

Palavras-chaves: floresta tropical, savana, fertilidade do solo, disponibilidade de nutrientes, estratégias de crescimento, especialização de habitat

Abstract - Comparative growth analysis of seasonally dry forest and cerradão tree seedlings growing over their original and contrasting vegetation type soil: Soil nutrient availability is regarded as a key factor determining distribution of species and composition of plant communities. Cerradão (Brazilian savanna woodland) and seasonally dry forest (SDF) from southeastern Brazil are remarkably distinct in species

composition with few trees occurring in both vegetation types. To evaluate the role of soil origin in the mortality, initial growth and distribution of SDF and cerradão species, we conducted a greenhouse experiment growing tree seedlings over their original soil and the soil of the contrasting vegetation type. Despite the higher nutrient availability in SDF soils, soil origin did not affect seedling survivorship. The three SDF species demonstrated home-soil advantage and increased their growth with increasing soil nutrient availability. On the other hand, growth of cerradão seedlings was not higher in cerradão soil and, overall, did not have positive correlation with soil nutrient availability. Additionally, SDF had higher growth rates than cerradão species, even in cerradão soils. Our results indicate that soil promoted habitat specialization for SDF species. Moreover, our findings demonstrated that SDF species have a more competitive growth strategy, while cerradão trees have a “stress-tolerant” behavior with respect to soil nutrient availability. Nevertheless, our findings suggest that soil attributes alone does not exclude and apparently does not limit the occurrence of seedlings of SDF woody species in cerradão and vice-versa.

Keywords: tropical forest, savanna, soil fertility, nutrient availability, growth strategies, habitat specialization

Introdução

A disponibilidade de nutrientes é um fator chave para a distribuição de espécies e a composição de comunidades vegetais (McGraw & Chapin III 1989, Bowman & Panton 1993, Theodose & Bowman 1997, Oliveira-Filho et al. 2001, John 2007). Ambientes ricos em nutrientes tendem a selecionar espécies competitivas, caracterizadas por altas taxas de crescimento relativo e respostas positivas ao aumento na disponibilidade de nutrientes no solo. Por outro lado, habitats pobres em nutrientes selecionariam espécies tolerantes ao estresse, as quais tendem a minimizar as perdas de nutrientes pela presença de folhas com maior longevidade e, conseqüentemente, maior tempo médio de residência de nutrientes, e/ou maximizar a absorção de nutrientes pelo aumento relativo de biomassa alocada nas raízes (Aerts 1999, Aerts & Chapin III 2000, Westoby et al. 2002).

Adaptações fisiológicas a ambientes contrastantes e demandas conflitantes entre habilidade competitiva e tolerância ao estresse são os mecanismos primários da especialização de habitat. Especialização de habitat em resposta às características do

solo tem sido documentada, por meio de experimentos de transplante recíproco, em vários ecossistemas tropicais. Na Amazônia, a interação entre tipo de solo e herbívoros gerou especialização de hábitat em árvores de áreas de solo argiloso e de solos de areia branca, pobres em nutrientes (Fine et al. 2004). Na Ásia tropical, o tipo de solo promoveu especialização de hábitat em árvores das florestas úmidas de dipterocarpaceas (Palmiotto et al. 2004) e em encostas de areia e planícies aluviais de Borneo (Baltzer et al. 2005).

Mosaicos de savanas e florestas são dominantes na paisagem tropical (Hoffmann et al. 2004). Vários fatores abióticos, tais como fogo (Ratter 1992, Hoffmann 2000, Hoffmann et al. 2003, Banfai & Bowman 2005), regime de luz (Hoffmann & Franco 2003), disponibilidade de água (Bowman & Panton 1993, Hoffmann et al. 2004), fertilidade do solo (Ratter 1992, Bowman & Panton 1993, Ruggiero et al. 2002) e distúrbios antropogênicos (Durigan & Ratter 2006) têm sido relatados como determinantes para a ocorrência de savana ou florestas em zonas de contato. Os atributos funcionais das plantas (AFPs) influenciam a habilidade das mesmas em adquirir, usar e conservar recursos, e, portanto, comumente refletem suas estratégias de investimento (Wright et al. 2004). Nesse sentido, estudos têm demonstrado que AFPs desempenham um papel importante na seletividade de espécies em zonas de contato entre savanas e florestas (Hoffmann & Franco 2003, Hoffmann et al. 2005).

No Brasil, o Cerrado e a Mata Atlântica são o segundo e o terceiro maiores biomas, cobrindo juntos aproximadamente 37% do território nacional (IBGE 2006). Devido ao grau de ameaça a que estão submetidos e a elevada diversidade de espécies, Cerrado e Mata Atlântica estão entre os 25 *hotspots* mundiais, assim consideradas as áreas prioritárias para a conservação da biodiversidade global (Myers et al. 2000). Cerrado e Mata Atlântica ocorrem ao longo de vastas zonas de contato (Durigan & Ratter 2006). Isso é particularmente comum no sudeste do Brasil, onde a floresta estacional semidecidual (FES), uma subformação da Mata Atlântica, e o cerradão, a fitofisionomia florestal do bioma Cerrado, estão entre os tipos vegetacionais dominantes (Kronka et al. 2005).

Embora o cerradão e a FES ocorram sob climas similares, caracterizados pela presença de estação seca no inverno, ambos são consideravelmente distintos florística e estruturalmente, com poucas espécies comuns às duas formações (Projeto Parcelas Permanentes/Biota/Fapesp 2006). Estudos prévios sugerem que a transição cerradão-FES é influenciada por diferenças na disponibilidade de água e nutrientes no solo

(Ratter 1992, Ruggiero et al. 2002). De acordo com Furley & Ratter (1988), o cerradão ocorreria sobre solos de menor disponibilidade de nutrientes, enquanto a FES ocorreria sobre solos mais férteis.

Embora existam evidências de que as características do solo influenciam a ocorrência de espécies no cerradão e na FES, até o momento não foram realizadas investigações experimentais que comprovem a importância da fertilidade do solo para o estabelecimento de espécies nestas duas formações vegetacionais. Com o objetivo de avaliar experimentalmente o papel do solo na mortalidade e no crescimento inicial de espécies arbóreas da FES e do cerradão, foi conduzido um experimento em casa de vegetação em que plântulas do cerradão e da FES foram cultivadas em seu solo original e sobre o solo da formação contrastante. As questões a serem respondidas com este estudo são: (1) Espécies arbóreas do cerradão conseguem se estabelecer sobre o solo da FES e vice versa? (2) O solo é um fator limitante para o estabelecimento inicial de espécies arbóreas do cerradão e da FES? (3) Espécies da FES e do cerradão apresentam diferentes estratégias de crescimento em relação à disponibilidade de nutrientes no solo? Se o solo é de fato um fator chave para a ocorrência de espécies dos dois tipos vegetacionais, espera-se que as plantas apresentem menor sobrevivência e/ou crescimento quando cultivadas no solo da formação contrastante.

Material e métodos

Área de estudo e seleção de espécies

Sementes de espécies do cerradão e da FES foram coletadas na Estação Ecológica de Assis (EEA) (22°32-39'S, 50°22-24'W) e na Estação Ecológica dos Caetetus (EEC) (22°22-26'S, 49°40-44'W), respectivamente. Ambas as áreas são unidades de conservação pertencentes ao estado de São Paulo. O cerradão é uma fitofisionomia florestal com abundância de espécies arbóreas e arbustivas e cobertura da área pelas copas variável entre 50-90% (Ribeiro & Walter 1998). A EEA localiza-se em região de tipo climático Cwa, de acordo com a classificação de Koeppen, com temperatura média anual de 22,1°C e precipitação pluviométrica de aproximadamente 1.440 mm por ano (CEPAGRI 2009). Sua altitude média é de 505 m. Na EEA predominam latossolos vermelhos profundos, bem drenados, distróficos e arenosos, com restrição severa de disponibilidade de água nos meses mais secos (Juhász et al. 2006). A FES é caracterizada pela perda das folhas por parcela significativa das árvores

do dossel (20-50%) durante os meses mais secos (Veloso 1992). A EEC também se localiza em região de tipo climático Cwa, com temperatura média anual de 21,3°C e precipitação pluviométrica de 1.460 mm por ano (CEPAGRI 2009). Sua altitude média é de 522 m. O principal tipo de solo da EEC é o argissolo de textura média argilosa, fértil e bem drenado (Projeto Parcelas Permanentes/Biota/Fapesp 2006). Em ambos os tipos vegetacionais, menos de 25% da precipitação pluviométrica anual cai durante os meses de abril a setembro, indicando sazonalidade na distribuição das chuvas e a existência de uma estação seca para esse período. Embora distantes apenas 100 km e sob climas similares, EEA e EEC são estrutura e floristicamente distintos. O cerradão da EEA tem quase o dobro de caules por hectare, enquanto na FES as árvores têm um diâmetro médio do tronco aproximadamente quatro vezes maior. Além disso, apenas 18 das mais de 110 espécies arbóreas de cada área ocorrem tanto no cerradão quanto na FES (Projeto Parcelas Permanentes/Biota/Fapesp 2006).

Todas as sementes foram coletadas no campo entre julho e outubro de 2007. Três espécies arbóreas de cada formação (cerradão e FES) (tabela 1) foram escolhidas em função da disponibilidade de sementes e da exclusividade para apenas um dos tipos vegetacionais. Das seis espécies selecionadas, quatro, incluindo as três espécies do cerradão, são leguminosas com potencial de associação simbiótica com bactérias fixadoras do N₂ atmosférico (tabela 1). Leguminosas em geral possuem características peculiares e um estilo de vida com alto requerimento por N e alta capacidade fotossintética (A_{max}) (Mckey 1994, Nardoto 2005). Dessa forma, embora as espécies selecionadas sejam abundantes e amplamente distribuídas nos seus respectivos tipos vegetacionais (Oliveira-Filho 2006), a extrapolação dos resultados deste estudo para outros grupos de espécies deve ser cautelosa.

Os solos utilizados como substrato para o experimento em casa de vegetação foram coletados da camada de 0-20 cm de profundidade, em seis pontos distintos do cerradão da EEA e da FES da EEC. Para uma melhor representatividade da variação nas características do solo de cada formação, cada ponto de coleta foi tratado como uma amostra independente durante o experimento em casa de vegetação. Em ambas as formações os pontos de coleta de solo foram locados ao longo de transectos pré-existentes em cada área, respeitando-se uma distância mínima de 500 m entre pontos. Após a coleta no campo, os solos foram peneirados para a eliminação de folhas, ramos e outros resíduos vegetais e colocados em embalagens de polietileno preto, com 11 cm de diâmetro por 25 cm de altura.

Antes do início do experimento, uma amostra de aproximadamente 500 g de solo de cada ponto de coleta foi submetida à análise de parâmetros físico-químicos em laboratório¹. N-NH₄ e N-NO₃ foram extraídos em KCl e determinados respectivamente por condutividade e colorimetria. O pH do solo foi determinado por potenciometria em solução de CaCl₂, o Al foi extraído em KCl e determinado por titulação ácido-base e o H+Al foi extraído em solução tampão SMP e determinado por potenciometria (van Raij 2001). P, K, Ca, e Mg foram extraídos em resina de troca iônica; Cu, Fe, Zn e Mn em DTFA e B em BaCl₂. Cátions foram determinados por espectrofotometria, P e B por colorimetria e S-SO₄ por turbidimetria (van Raij 2001). A matéria orgânica foi quantificada pelo método de Walkley e Black (Allen 1989). As frações de argila, silte e areia do solo foram determinadas pelo método da pipeta (EMBRAPA 1997).

Instalação do experimento

As sementes foram colocadas em caixas de areia para germinação. Uma vez emergidas, as plântulas foram transplantadas para os recipientes contendo seu solo ou o solo da formação contrastante. O transplante ocorreu entre outubro e dezembro de 2007. Cada espécie foi transplantada para 12 parcelas, sendo cada parcela composta por 20 vasos (20 plântulas) preenchidos com o solo de um dos pontos de coleta. Dessa forma, considerando os seis pontos de coleta de solo em cada área, cada espécie estava representada inicialmente por 240 plântulas. O experimento foi realizado em casa de vegetação localizada na Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (ESALQ-USP), Piracicaba-SP. Os vasos foram irrigados diariamente para garantir que a disponibilidade de água não seria limitante ao desempenho das plantas. Durante o experimento não houve adição de nutrientes via fertilização. Os vasos foram distribuídos aleatoriamente e regularmente realocados para minimizar os efeitos de uma possível heterogeneidade ambiental dentro da casa de vegetação.

Avaliação da sobrevivência, do crescimento e dos atributos funcionais

Cinco meses após o transplante as plântulas foram avaliadas em relação à sobrevivência, área foliar e massa seca. A sobrevivência por parcela (%) foi calculada dividindo-se o número de plântulas vivas pelo número inicial de plântulas (20)

¹ Pirasolo – Laboratório Agrotécnico Piracicaba, Piracicaba-SP.

multiplicado por 100. A área foliar e a massa seca total foram quantificadas a partir de cinco plantas por parcela, escolhidas aleatoriamente. Depois de colhidas, as plantas foram separadas em folha, caule e raiz. Devido a suas funcionalidades, os folíolos e a raque foliar das plantas de folhas composta (todas as espécies exceto *Balfourodendron riedelianum* e *Cariniana estrellensis*) foram considerados folha e caule, respectivamente. Após a medição da área foliar com um medidor digital portátil (Li-Cor, LI-3000A), as diferentes partes das plantas foram postas a secar em estufas de circulação de ar a 60°C por 48 horas e posteriormente pesadas separadamente em balança analítica.

Nove meses após o transplante as plantas foram avaliadas em relação à altura, área foliar total, massa seca, espessura foliar (EF), densidade de tecido foliar (DF), área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF), razão da massa foliar (RMF), razão raiz/parte aérea e concentração foliar de macronutrientes. Área foliar e massa seca total foram calculadas seguindo os mesmos procedimentos da avaliação aos cinco meses, exceto para *Machaerium acutifolium*, em que o número de plantas avaliadas foi reduzido para no mínimo três, devido à alta mortalidade em algumas parcelas. A altura foi medida do nível do solo até a gema apical com auxílio de uma régua. A EF foi medida com um paquímetro digital, em três folhas expandidas por planta, tomando-se o cuidado de evitar as medições em porções com nervuras proeminentes. Para as espécies de folhas simples foram realizadas três medições de EF por folha (base, meio e ápice foliar). Nas espécies de folhas compostas, a EF foi medida nas porções medianas de três folíolos distribuídos ao longo da folha. A DF foi calculada dividindo-se a massa seca das folhas pelo volume das folhas (área foliar multiplicada pela EF). A AFE foi obtida dividindo-se a área foliar pela massa seca foliar. A RAF foi obtida dividindo-se a área foliar pela massa seca total da planta, enquanto a RMF foi obtida dividindo-se a massa seca foliar pela massa seca total da planta. A razão raiz/parte aérea foi calculada como a razão da massa seca das raízes pela massa seca da parte aérea (massa seca do caule e das folhas somados). Para cada parcela foi realizada uma análise de concentração de macronutrientes com as amostras foliares colhidas aos nove meses. A concentração foliar de N, P, K, Ca, Mg e S foi analisada no departamento de ciências do solo da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (ESALQ-USP), Piracicaba-SP. N foi determinado por destilação de Kjeldahl, após digestão com ácido sulfúrico. Outros nutrientes foram determinados por

espectrofotometria óptica (P) ou de absorção atômica (K, Ca, Mg, SO₄) após digestão nitroperclórica.

A taxa de crescimento relativo (TCR) foi calculada como $(\ln M2 - \ln M1) / (T2 - T1)$, sendo M2 e M1 as massas secas da segunda (nove meses) e da primeira avaliação (cinco meses), respectivamente, e T2 - T1 o intervalo em dias entre as avaliações. A taxa de assimilação líquida (TAL), que representa o incremento de massa seca por unidade de área foliar por tempo, foi calculada como $(M2 - M1) \times (\ln A2 - \ln A1) / (T2 - T1) / (A2 - A1)$, sendo A2 e A1 as áreas foliares da segunda (nove meses) e da primeira avaliação (cinco meses), respectivamente.

Análise dos dados

Diferenças nos atributos do solo entre os tipos de vegetação foram avaliadas pelo teste *t* de *Student* para dados não pareados, considerando cada ponto de coleta de solo como uma repetição. Efeitos gerais da origem do solo (cerradão e FES) e das espécies sobre a sobrevivência, o crescimento e os parâmetros morfológicos e funcionais foram analisados por uma ANOVA fatorial, com origem do solo e espécies como fatores de variação. Para a massa seca total, o desempenho das espécies dentro de cada origem do solo foi avaliado pelo desdobramento da interação entre origem do solo e espécies. Nesse último caso, as médias de cada espécie foram posteriormente comparadas pelo teste de *Tukey*. Para cada espécie, o efeito da origem do solo sobre os parâmetros medidos foi avaliado por um teste *t* de *Student* para dados não pareados, com cada ponto de coleta tratado como uma repetição da origem do solo.

Análises de correlação de Pearson foram realizadas com o objetivo de avaliar a relação de alguns parâmetros de crescimento com os principais atributos de fertilidade do solo (N inorgânico, P e soma de bases). Sempre que necessário, os dados originais foram previamente transformados com a função \log_{10} , visando atender aos pressupostos de normalidade e homogeneidade de variância da estatística paramétrica.

Resultados

Caracterização do solo

Solos do cerradão e da FES são significativamente diferentes em relação às propriedades químicas e à disponibilidade de nutrientes. A camada superficial do solo

da FES tem menor concentração de Al e maiores pH, capacidade de troca catiônica, saturação de bases e disponibilidades de macronutrientes, Zn e Mn (tabela 2). Por outro lado, na profundidade de 0-20 cm, solos da FES e do cerradão não diferem em relação às frações de areia, silte e argila (tabela 2).

Desempenho das plântulas

A sobrevivência das plântulas aos cinco meses foi significativamente variável em função da espécie ($F_{5,60} = 60,83; p < 0,001$), porém não foi afetada pela origem do solo (cerradão ou FES) ($F_{1,60} = 0,86; p = 0,357$), nem mesmo quando cada espécie foi avaliada individualmente (fig. 1a). Aos nove meses, todos os parâmetros avaliados variaram significativamente em função das espécies investigadas (tabela 3). No geral, as plantas cresceram mais em altura, acumularam mais biomassa e tiveram maior área foliar nos solos da FES (tabela 3). Individualmente, as três espécies da FES (*Balfourodendron riedelianum*, *Cariniana estrellensis* e *Centrolobium tomentosum*) apresentaram maiores valores de altura, massa seca e área foliar quando cultivadas no seu solo de origem (fig. 1b-d). *Stryphnodendron obovatum*, do cerradão, também teve maior crescimento sobre o solo da FES (fig. 1b-d). Além disso, as três espécies da FES acumularam mais biomassa que as três espécies do cerradão, independentemente do tipo de solo (fig. 2).

O solo não teve influência nos AFPs quando todas as espécies foram analisadas conjuntamente (tabela 3). Porém, individualmente, a RAF e a AFE de *Centrolobium tomentosum* e a DF de *Stryphnodendron obovatum* foram maiores para plântulas crescendo no solo da FES (fig. 1). De maneira geral, plântulas crescendo no solo do cerradão tiveram maior razão raiz/parte aérea (tabela 3). Individualmente, a razão raiz/parte aérea foi maior para plântulas de *Balfourodendron riedelianum* e *C. tomentosum* crescendo no solo do cerradão ($gl = 1,10; t = 2,88; p = 0,045$ e $t = 3,59; p = 0,005$; respectivamente). Para as espécies do cerradão *Dimorphandra mollis* e *Machaerium acutifolium*, plântulas cultivadas no solo do cerradão e no solo da FES não diferiram em nenhum dos AFPs e das variáveis de crescimento analisadas (fig. 1).

No geral, a concentração foliar de nutrientes, exceto N e S, foi maior em folhas de plantas crescendo no solo da FES (tabela 3). Quando avaliada separadamente por espécie, a origem do solo afetou a concentração foliar de P para *Machaerium acutifolium* e *Stryphnodendron obovatum*, de K para *Cariniana estrellensis*, de S para *C. estrellensis*, *Dimorphandra mollis* e *M. acutifolium*, de Mg para as três espécies da FES

(*Balfourodendron riedelianum*, *C. estrellensis* e *Centrolobium tomentosum*) e de Ca para todas as espécies. Exceto para as concentrações foliares de S e Ca em *B. riedelianum*, que foram maiores em plantas cultivadas no solo do cerradão, todas as diferenças mencionadas acima revelaram maiores teores de nutrientes para plântulas crescendo no solo da FES (fig. 3). Embora a concentração foliar de N não tenha variado em função da origem do solo para nenhuma espécie (fig. 3a), plântulas das três espécies da FES e de *S. obovatum* acumularam maior quantidade de nutrientes (quantidade total do nutriente na biomassa foliar total) quando cultivadas no solo da FES (fig. 3).

No geral, TCR e TAL não foram afetadas pela origem do solo (tabela 3). Individualmente, as espécies *Cariniana estrellensis* e *Centrolobium tomentosum* da FES e *Stryphnodendron obovatum* do cerradão demonstraram maior TCR e TAL quando cultivadas no solo da FES. No entanto, contrariando a predição inicial, a espécie *Balfourodendron riedelianum* apresentou maior TCR e TAL no solo do cerradão (fig. 1i-j). Devido à perda de folhas da primeira para a segunda avaliação, *Dimorphandra mollis* teve TAL e TCR negativos em ambos os tipos de solo (fig. 1i-j).

Relações entre atributos funcionais das plantas e disponibilidade de nutrientes

O conteúdo total de N, P, K e Mg apresentou correlação positiva com a disponibilidade do respectivo nutriente no solo para as três espécies da FES e para *Stryphnodendron obovatum* do cerradão (tabela 4). Correlação similar foi encontrada para Ca, exceto para *Balfourodendron riedelianum*. Ademais, a biomassa total teve correlação positiva com a disponibilidade de P, de N inorgânico e com a soma de bases para as espécies da FES, tanto no conjunto (fig. 4) quanto individualmente (tabela 5). Para as espécies do cerradão, biomassa total se correlacionou positivamente somente com a disponibilidade de N inorgânico e P para *S. obovatum* (fig. 4, tabela 5).

TCR e biomassa das plantas aos nove meses não tiveram correlação com a concentração foliar de N ($r = 0,18$; $p = 0,121$). Embora a TCR tenha apresentado correlação positiva com AFE ($r = 0,45$; $p < 0,001$), RMF ($r = 0,50$; $p < 0,001$) e TAL ($r = 0,79$; $p < 0,001$), o coeficiente de correlação (r) foi significamente maior entre TCR e TAL do que entre TCR e AFE ($p = 0,004$) e entre TCR e RMF ($p = 0,013$). Inesperadamente houve correlação negativa entre biomassa total aos nove meses e concentração foliar de N ($r = -0,584$; $p < 0,001$). Este resultado foi influenciado em parte

por *Cariniana estrellensis*, que apresentou a maior biomassa aos nove meses (fig. 2), porém a menor concentração foliar de N (fig. 3).

Discussão

A maior fertilidade do solo da FES corrobora os resultados de outros estudos que encontraram maiores valores de pH e disponibilidade de macro e micronutrientes e menor conteúdo de Al nos solos da FES em comparação aos solos do cerradão (Ratter 1992, Ruggiero et al. 2002). De fato, a presença de notáveis diferenças na disponibilidade de nutrientes entre florestas e savanas, com maiores disponibilidades nas primeiras, tem sido relatada na transição floresta-savana do Brasil (Furley & Ratter 1988) e de outras regiões (Bowman 1992). Por outro lado, a não diferença nas frações de areia, silte e argila dos solos do cerradão e da FES para a camada superficial, contradiz os maiores conteúdos de argila que são encontrados nos solos da FES em relação aos do cerradão, para os horizontes mais profundos do perfil do solo (Projeto Parcelas Permanentes/Biota/Fapesp 2006).

Apesar das diferenças significativas na disponibilidade de nutrientes entre os solos da FES e do cerradão, não foram encontradas, para nenhuma das espécies estudadas, diferenças na sobrevivência de plântulas em função da origem do solo. Isto indica que as características físico-químicas do solo não excluem, ao menos no estágio inicial de vida, a presença de plantas da FES no solo do cerradão e vice-versa. Portanto, rejeita-se a hipótese de que espécies do cerradão e da FES não podem se estabelecer sobre o solo da formação vegetacional contrastante.

Contrariando a predição inicial, espécies do cerradão não tiveram melhor desempenho quando cultivadas no seu solo de origem. Pelo contrário, uma das três espécies (*Stryphnodendron obovatum*) teve maior crescimento no solo da FES, enquanto as outras duas não tiveram o crescimento influenciado pela origem do solo. Este último resultado não corrobora outros estudos que encontraram, em outras espécies savânicas, crescimento ou desempenho positivamente relacionado com o aumento na disponibilidade de nutrientes (Haridasan 2000, Barger et al. 2002, Kozovits et al. 2007). No entanto, os resultados deste estudo suportam a hipótese de que o crescimento de espécies nativas de ambientes originalmente pobres em nutrientes não necessariamente responde à adição de nutrientes (Chapin et al. 1986). É possível que as adaptações morfofisiológicas de espécies do cerradão para tolerar solos severamente depreciados em nutrientes e em outros recursos limitem um melhor

desempenho quando os nutrientes estão em maior disponibilidade. De fato, a habilidade de uma planta tolerar o estresse é frequentemente inversa à sua capacidade competitiva (Fine et al. 2004, Liancourt et al. 2005, Brenes-Arguedas et al. 2008).

Por outro lado, espécies da FES cresceram, sem exceção, mais em seus solos, sugerindo que estas espécies se adaptaram ao seu próprio solo e que os solos com níveis mais baixos de fertilidade do cerrado poderiam dificultar sua ocorrência em áreas de cerrado. No entanto, espécies da FES tiveram maior crescimento que espécies do cerrado até mesmo nos solos do cerrado. Este resultado corrobora os resultados de Fine et al. (2004), que encontraram que, quando outros fatores estão sob controle, espécies de habitats de maior disponibilidade de nutrientes tendem a ter melhor desempenho que espécies de ambientes limitados em nutrientes não apenas em seu solo, mas também nos solos de menor fertilidade. Portanto, os resultados sugerem que o solo não é o único e nem o principal fator limitante à ocorrência de espécies da FES em áreas de cerrado, ao menos no estágio de plântulas e juvenis.

Possivelmente, outros fatores interagem com a fertilidade do solo de forma a prevenir que espécies da FES vençam a competição com espécies do cerrado em áreas de cerrado. De fato, além da disponibilidade de nutrientes no solo, outros aspectos como disponibilidade de água (Bowman & Panton 1993, Hoffmann et al. 2004), intensidade de luz (Hoffmann & Franco 2003), ocorrência de fogo (Hoffmann et al. 2003), interações com fungos micorrízicos e até mesmo a atuação desses vários fatores em conjunto (Bowman & Panton 1993) podem limitar o estabelecimento de plântulas das savanas e das florestas. Além disso, os resultados deste estudo não contrastam com estudos recentes realizados no Brasil central, que demonstram que as árvores da floresta que invadem a savana, especialmente quando há supressão de fogo, têm taxas de crescimento maiores e copas maiores e mais densas que espécies da própria savana (Rossatto et al. 2009).

Ressalta-se que foram avaliadas somente plantas no estágio inicial de vida (até nove meses). Segundo Aerts & Chapin (2000), espécies de alta produtividade, tais como as árvores da FES, tendem a ter maior incremento inicial de biomassa quando comparadas às espécies de ambientes pobres em nutrientes, mesmo sob condições de baixa fertilidade do solo. No entanto, a longo prazo, espécies de ambientes menos férteis, que normalmente têm menores taxas de perdas de nutrientes, tenderiam a superar as espécies oriundas dos ambientes de solos férteis, mesmo quando estas últimas apresentam alta habilidade competitiva para aquisição de nutrientes (Berendse

1994). Além disso, plantas da FES tendem a ter maior área foliar específica (Scarpa 2007) e, conseqüentemente, menor investimento em defesa contra herbivoria das folhas. Dessa forma, nas condições de campo do cerradão, a herbivoria poderia ser outra pressão de seleção sobre as plantas da FES, pois as plantas da FES supostamente teriam, devido à baixa fertilidade do solo, menor capacidade de reposição das folhas predadas, o que poderia, ao longo do tempo, excluir essas plantas do cerradão (ver Fine et al. 2004). Independentemente dessas considerações, os resultados de crescimento nos dois solos confirmam apenas parte da hipótese inicial de que plântulas seriam adaptadas à condição nutricional da camada superficial do solo em que ocorrem naturalmente. Essa hipótese foi confirmada para as espécies da FES e totalmente rejeitada para as espécies do cerradão, uma vez que nenhuma das espécies do cerradão apresentou melhor desempenho em seu solo de origem, quando comparado ao desempenho no solo da FES.

Todos os atributos avaliados variaram significativamente entre espécies (tabela 3). AFPs são amplamente variáveis em função das limitações impostas pelo ambiente e, portanto, comumente refletem as estratégias de investimento e histórias de vida das espécies (Wright et al. 2004, Poorter & Bongers 2006). Vários estudos têm encontrado, além de variações interespecíficas, plasticidade fenotípica em AFPs quando plantas são cultivadas em ambientes com diferentes níveis de disponibilidade de recursos (Witkowski & Lamont 1991, Sultan 2000, Hoffmann & Franco 2003). Kozovits et al. (2007), por exemplo, avaliaram a resposta do cerrado *sensu stricto* a adição de nutrientes e verificaram que embora a AFE das espécies arbóreas não tenha sido afetada pelos tratamentos, as plantas alteraram a concentração foliar e a eficiência de translocação de N e P. No entanto, neste estudo, em geral, não houve variação intraespecífica nos atributos foliares funcionais e na concentração de N na folha em resposta à variação na fertilidade do solo. Apesar da ausência de plasticidade fenotípica, quatro das seis espécies tiveram maior área foliar total e acumularam mais biomassa na condição de maior disponibilidade de nutrientes (solo da FES) (tabela 3, fig. 1). Este resultado sugere que, em alguns casos, a análise somente de alguns AFPs pode não ser tão informativa quanto uma análise integrada do crescimento, que inclui a avaliação de parâmetros como biomassa e área foliar total das plantas.

Surpreendentemente, *Cariniana estrellensis* apresentou a maior biomassa aos nove meses, porém as menores concentrações foliares de N e P. Este resultado contradiz a correlação positiva que é normalmente encontrada entre concentração de

nutrientes na folha, especialmente N, e taxas de assimilação de carbono e de crescimento (Reich et al. 1999, Wright et al. 2004, Franco et al. 2005, Poorter & Bongers 2006). Por outro lado, este resultado sugere alta produtividade de N em nível foliar (razão da biomassa acumulada pela concentração de nutrientes na folha) para *C. estrellensis*. Altos valores de produtividade de nutrientes (*nutrient productivity* - ver Aerts & Chapin III 2000) são comumente encontrados em espécies de ambientes ricos em nutrientes e estão associados ao rápido crescimento inicial (Aerts & Chapin III 2000, Lambers et al. 2008). Uma possível explicação é que *C. estrellensis* investiria boa parte de seu N em tecidos fotossintetizantes, usaria eficientemente o N investido nas folhas para a fotossíntese e teria um uso relativamente baixo de carbono na respiração.

Ao contrário da ausência de plasticidade para a concentração foliar de N e outros AFPs, plântulas tiveram maiores concentrações foliares de P, K, Ca, Mg e S quando cultivadas nos solos de maior disponibilidade de nutrientes (solo da FES) (tabela 3). Duas espécies da FES (*Balfourodendron riedelianum* e *Centrolobium tomentosum*) demonstraram, ainda, plasticidade fenotípica em relação à partição da biomassa, alocando mais biomassa para as raízes quando cultivadas nos solos de menor disponibilidade de nutrientes (solos do cerradão). Há tempos tem sido documentado que plantas de ambientes pobres em nutrientes alocam mais biomassa nas raízes do que plantas de ambientes férteis, como uma adaptação para maximizar a aquisição de nutrientes (Aerts 1999, Aerts & Chapin III 2000, Moriuchi & Winn 2005). No Brasil central, por exemplo, espécies do Cerrado alocam mais biomassa na raiz que espécies florestais das matas de galeria (Hoffmann & Franco 2003, Hoffmann et al. 2004). No entanto, apenas a razão raiz/parte área pode não ser suficiente para explicar como as espécies respondem as variações na disponibilidade de recursos (Reynolds & D'Antonio 1996), uma vez que a aquisição de nutrientes se correlaciona melhor com outros parâmetros fisiológicos e morfológicos das raízes, tais como o seu comprimento específico (comprimento total pela massa das raízes) (Fitter 1991). Dessa forma, futuras investigações seriam necessárias para elucidar se o aumento da razão raiz/parte aérea para *B. riedelianum* e *C. tomentosum* quando cultivadas no solo do cerradão seria efetivamente uma estratégia que promoveria a maximização da aquisição de nutrientes.

De modo geral, a TCR das plântulas teve correlação positiva com seus três componentes de variação: TAL, RMF e AFE ($TCR = TAL \times RMF \times AFE$, Lambers et al. 2008). No entanto, a variação na TCR ocorreu principalmente pela variação na TAL. Embora outros estudos comparativos tenham relatado a AFE e a RMF como os

principais fatores associados à variação na TCR (Poorter & Remkes 1990, Huante et al. 1995, Antúnez et al. 2001), os resultados obtidos neste estudo são coerentes com os encontrados por Shipley (2002). Segundo Shipley (2002), a TAL tende a ser o principal componente de variação da TCR quando plantas estão sob altos níveis de intensidade luminosa. Neste estudo, as plantas foram mantidas sob luz natural, justificando o fato de a TCR ter sido influenciada mais por seu componente fisiológico (fotossíntese líquida com base na área foliar) do que por seus componentes morfológicos (AFE e RMF).

Espécies do cerradão e da FES apresentaram estratégias de crescimento distintas. Segundo as estratégias de crescimento descritas por Grime (1977), as espécies da FES se comportaram como espécies competidoras, rapidamente acumulando biomassa aérea e nutrientes. Essas espécies evoluíram em um ambiente mais competitivo, com alta disponibilidade de nutrientes e menor disponibilidade de luz, no qual espécies que apresentam rápido crescimento inicial são favorecidas. Houve, porém, variação nas estratégias de crescimento das espécies do cerradão. *Stryphnodendron obovatum*, embora não tenha tido a mesma magnitude de resposta à disponibilidade de nutrientes que as espécies da FES, aumentou a biomassa e a taxa de crescimento com o aumento na disponibilidade de nutrientes. Já *Dimorphandra mollis* e *Machaerium acutifolium* não cresceram mais quando altos níveis de nutrientes estavam disponíveis, sugerindo um comportamento de “tolerância ao estresse” (fig. 4). De fato, o cerradão possui maiores limitações para o crescimento das plantas do que a FES, principalmente menor disponibilidade de nutrientes. Estes resultados confirmam, em parte, que espécies de ambientes com maior fertilidade do solo (no caso a FES) seriam espécies competidoras, com maiores taxas de crescimento e respostas positivas ao aumento na disponibilidade de nutrientes, enquanto que espécies de ambientes de baixa disponibilidade de nutrientes (cerradão) apresentariam características que condicionariam tolerância ao estresse (Aerts & Chapin III 2000).

Em conclusão, os resultados demonstraram que o cerradão e a FES são bastante distintos em relação à disponibilidade de nutrientes na camada superficial do solo e que isso tem um efeito sobre as espécies da FES, que apresentam melhor desempenho quando em seu solo de origem (especialização de habitat). Além disso, os resultados evidenciaram que, de modo geral, espécies da FES e do cerradão têm estratégias de crescimento distintas em relação à disponibilidade de nutrientes. Por outro lado, os resultados indicam que as propriedades físico-químicas da camada superficial do solo não excluem e aparentemente não limitam a ocorrência de plântulas

de espécies da FES no cerradão e vice-versa. É possível que os mecanismos que controlam o estabelecimento de plântulas de FES e de cerradão sejam resultantes da interação de atributos físico-químicos do solo com outros fatores, tais como disponibilidade de água em diferentes horizontes do perfil do solo, herbivoria, regime de luz, etc.. Os resultados não excluem também a possibilidade de que a dinâmica da transição cerradão-FES esteja relacionada principalmente à pressão antropogênica e/ou à sucessão natural. De fato, evidências climáticas e observações de campo caracterizam o clima atual do planeta como um período interglacial em que florestas têm se expandido sobre outros tipos de vegetação, naturalmente ou influenciadas por alterações no regime de fogo ou de pastoreio em áreas naturais (Durigan & Ratter 2006). Embora os resultados sejam claros e conclusivos, foi estudada apenas uma pequena porção da flora do cerradão e da FES, representada principalmente por leguminosas arbóreas. Recomenda-se, portanto, que futuras investigações experimentais avaliem não apenas um número maior de espécies, mas também camadas mais profundas do solo e a interação do solo com outros fatores abióticos, de modo a elucidar os filtros que efetivamente controlam a ocorrência de cerradão e FES no sudeste do Brasil.

Referências

- Aerts, R. & Chapin III, F.S. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. **Advances in Ecological Research** 30:1-67.
- Aerts, R. 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. **Journal of Experimental Botany** 50:29-37.
- Allen, S.E. 1989. **Chemical Analysis of Ecological Materials**, 2nd ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Antúnez, I.; Retamosa, E.C.; Villar, R. 2001. Relative growth rate in phylogenetically related deciduous and evergreen woody species. **Oecologia** 128:172-180.
- Baltzer, J.L.; Thomas, S.C.; Nilus, R. & Burslem, D.F.R.P. 2005. Edaphic specialization in tropical trees: physiological correlates and responses to reciprocal transplantation. **Ecology** 86(11):3063-3077
- Banfai, D.S. & Bowman, D.M.J.S. 2005. Dynamics of a savanna-forest in the Australian monsoon tropics inferred from stand structures and historical aerial photography. **Australian Journal of Botany** 53:185-194.

- Barger, N.N.; D'Antonio, C.M.; Ghneim, T.; Brink, K. & Cuevas, E. 2002. Nutrient limitation to primary productivity in a secondary Savanna in Venezuela. **Biotropica** 34(4):493-501.
- Berendse, F. 1994. Competition between plant populations at low and high nutrient supplies. **Oikos** 71:253-260.
- Bowman, D.M.J.S. & Panton, W.J. 1993. Factors that control monsoon-rainforest seedling establishment and growth in North Australian *Eucalyptus* Savanna. **The Journal of Ecology** 81(2):297-304.
- Bowman, D.M.S.J. 1992. Monsoon Forests in North-western Australia. II* Forest-Savanna Transitions. **Australian Journal of Botany** 40:89-102.
- Brenes-Arguedas, T.; Ríos, M.; Rivas-Torres, G.; Blundo, C.; Coley, P.D. & Kursar, T.A. 2008. The effect of soil on the growth performance of tropical species with contrasting distributions. **Oikos** 117:1453-1460.
- CEPAGRI – Centro de Pesquisas meteorológicas e climáticas aplicadas à agricultura. 2009. **Clima dos Municípios Paulistas**. Disponível em: <http://www.cpa.unicamp.br/outras-informacoes/clima-dos-municipios-paulistas.html>; Acesso em 22.XI.2009.
- Chapin III, F.S.; Vitousek, P.M. & van Cleve, K. 1986. The Nature of Nutrient Limitation in Plant Communities. **The American Naturalist** 127(1):48-58.
- Durigan, G. & Ratter, J.A. 2006. Successional changes in Cerrado and Cerrado/Forest Ecotonal vegetation in western São Paulo State, Brazil, 1962-2000. **Edinburg Journal of Botany** 63(1):119-130.
- EMBRAPA - Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. 1997. **Manual de métodos de análise de solo**. 2 ed. Centro Nacional de Pesquisa de Solos, Rio de Janeiro, Brasil.
- Faria, S.M.; Franco, A.; Menandro, M.S.; de Jesus, R.M.; Baitello, J.B.; de Aguiar, O.T. & Dobereiner, J. 1984. Levantamento da nodulação de leguminosas florestais nativas na região sudeste do Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira** 19:143-153.
- Fine, P.V.A.; Mesones, I. & Coley, P.D. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. **Science** 305:663-665.
- Fitter, A.H. 1991. Characteristics and functions of root systems. Pp.3-25. In: Waisel, Y.; Eshel, A. & Kafkafi, U. (eds.). **Plant roots; the hidden half**. Marcel Dekker, New York, USA.

- Franco, A.C.; Bustamante, M.; Caldas, L.S.; Goldstein, G.; Meinzer, F.C.; Kozovits, A.R.; Rundel, R. & Coradin, V.T.R. 2005. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. **Trees** 19:326-335.
- Furley, P.A. & Ratter, J.A. 1988. Soil resources and plant communities of the central Brazilian Cerrado and their development. **Journal of Biogeography** 15:97-108.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary biology. **American Naturalist** 111:1169-1194.
- Haridasan, M. 2000. Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal** 12(1):54-64.
- Hoffmann, W.A.; Franco, A.C.; Moreira, M.Z. & Haridasan, M. 2005. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. **Functional Ecology** 19:932-940.
- Hoffmann, W.A. & Franco, A.G. 2003. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. **Journal of Ecology** 91:475-484.
- Hoffmann, W.A. 2000. Post-establishment seedling success in the Brazilian cerrado: a comparison of savanna and forest species. **Biotropica** 32:62-69.
- Hoffmann, W.A.; Orthen, B. & Franco, A.C. 2004. Constrains to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. **Oecologia** 140:252-260.
- Hoffmann, W.A.; Orthen, B. & Nascimento, P.K.V. 2003. Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. **Functional Ecology** 17:720-726.
- Huante, P.; Rincon, E. & Acosta, I. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. **Functional Ecology** 9(6):849-858.
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia Estatística. 2006. **Mapa de Biomas e de Vegetação**. Disponível em http://www.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/noticia_visualiza.php?id_noticia=169&id_pagina=1; Acesso em 27.III.2009.
- John, R.; Dalling, J.W.; Harms, K.E.; Yavitt, J.B.; Stallard, R.F.; Mirabello, M.; Hubbell, S.P.; Valencia, R.; Navarrete, H.; Vallejo, M. & Foster, R.B. 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 104(3):864-869.

- Juhász, C.E.P.; Cursi, P.R.; Cooper, M.; Oliveira, T.C. & Rodrigues, R.R. 2006. Dinâmica físico-hídrica de uma toposseqüência de solos sob savana florestada (Cerradão) em Assis, SP. **Revista Brasileira de Ciência do Solo** 30:401-412.
- Kozovits, A.R.; Bustamante, M.M.C.; Garofalo, C.R.; Bucci, S.; Franco, A.C.; Goldstein, G. & Meinzer, F.C. 2007. Nutrient resorption and patterns of litter production and decomposition in a Neotropical Savanna. **Functional Ecology** 21:1034-1043.
- Kronka, F.J.N.; Nalon, M.A.; Matsukuma, C.K.; Kanashiro, M.S.S.; Pavão, M.; Shida, C.N.; Joly, C.A.; Couto, H.T.Z.; Baitello, J.B. & Guillaumon, J.R. 2005. **Inventário florestal da vegetação natural do Estado de São Paulo**. Secretaria de Estado do Meio Ambiente, São Paulo, Brasil.
- Lambers, H.; Chapin III, F.S. & Pons, T.L. 2008. **Plant Physiological Ecology**. 2nd ed. Springer, New York, USA.
- Liancourt, P.; Callaway, R.M. & Michalet, R. 2005. Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. **Ecology** 86:1611-1618.
- McGraw, J.B. & Chapin III, F.S. 1989. Competitive ability and adaptation to fertile and infertile soil in two *Eriophorum* species. **Ecology** 70(3):736-749
- McKey, D. 1994. Legumes and nitrogen: the evolutionary ecology of a nitrogen-demanding lifestyle. Pp. 211-228. In: Sprent, J.I. & McKey, D. (eds.). **Advances in legume systematics. 5. The nitrogen factor**. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- Moriuchi, K.S. & Winn, A.A. 2005. Relationships among growth, development and plastic response to environment quality in a perennial plant. **New Phytologist** 166:149-158.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** 403:853-858.
- Nardoto, G.B. 2005. Abundância natural de ¹⁵N na Amazônia e Cerrado - implicações para a ciclagem de nitrogênio. Tese de doutorado, USP, Brasil.
- Oliveira-Filho, A.T. 2006. **Catálogo das árvores nativas de Minas Gerais: mapeamento e inventário da flora nativa e dos reflorestamentos de Minas Gerais**. Editora UFLA, Lavras, Brasil.
- Oliveira-Filho, A.T.; Curi, N.; Vilela, E.A. & Carvalho, D.A. 2001. Variation in tree community composition and structure with changes in soil properties within a fragment of semideciduous forest in south-eastern Brazil. **Edinburgh Journal of Botany** 58(1):139-158.

- Palmiotto, P.A.; Davies, S.J.; Vogt, K.A.; Ashton, M.S.; Vogt, D. & Ashton, P. 2004. Soil-related habitat specialization in dipterocarp rain forest tree species in Borneo **Journal of Ecology** 92:609-623.
- Poorter, H. & Remkes, C. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. **Oecologia** 83:553-559.
- Poorter, L. & Bongers, F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. **Ecology** 87(7):1733-1743.
- Projeto Parcelas Permanentes/Biota/Fapesp. 2006. **IV Relatório Temático do Projeto Parcelas Permanentes**.
- Ratter, J.A. 1992. Transition between cerrado and forest vegetation in Brazil. Pp. 417-429. In: Furley, P.A.; Proctor, J. & Ratter, J.A. (eds.). **Nature and dynamics of forest-savanna boundaries**. Chapman and Hall, London, UK.
- 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.
- Reynolds, H.L. & D'Antonio, C. 1996. The ecological significance of plasticity in root weight ratio in response to nitrogen: Opinion. **Plant and soil** 185:75-97.
- Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do Bioma Cerrado. Pp. 89-166. In: Sano, S. & Almeida, S. (eds.). **Cerrado: ambiente e flora**. Embrapa-CPAC, Brasília, Brasil.
- Rossatto, D.R.; Hoffmann, W.A. & Franco, A.C. 2009. Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest-savanna boundary. **Functional Ecology** 23:689-698.
- 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):1-16.
- Scarpa, F.M. 2007. Estudo comparativo do crescimento de plântulas e dos atributos foliares em espécies do Cerrado e da Mata Atlântica. Tese de doutorado, UNICAMP, Brasil.
- Shipley, B. 2002. Trade-offs between net assimilation rate and specific leaf area in determining relative growth rate: relationship with daily irradiance. **Functional Ecology** 16(5):682-689.
- Sultan, S.E. 2000 Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. **Trends in Plant Science** 5:537-542.

- Sylvester-Bradley, R.; de Oliveira, L.A.; de Podesta Filho, J.A. & St. John, T.V. 1980. Nodulation of legumes, nitrogenase activity of roots and occurrence of nitrogen-fixing *Azospirillum* in representative soils of Central Amazonia. **Agro-Ecosystems** 6(3):249-266.
- Theodose, T.A. & Bowman, W.D. 1997. Nutrient availability, plant abundance, and species diversity in two alpine tundra communities. **Ecology** 78(6):1861-1872.
- van Raij, B.; Cantarella, H.; Quaggio, J.A. & Andrade, J.C. 2001. **Análise Química para Avaliação da Fertilidade de Solos Tropicais**. Instituto Agronômico, Campinas, Brasil.
- Veloso, H.P. 1992. **Manual técnico da vegetação brasileira**: IBGE-Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro, Brasil.
- Westoby, M.; Falster, D.S.; Moles, A.T.; Vesk, P.A. & Wright, I.J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology and Systematics** 33:125-160.
- Witkowski, E.T.F. & Lamont, B.B. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia** 88:486-493.
- Wright, I.J.; 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, U.; Oleksyn, 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.

Tabela 1. Espécies selecionadas para o experimento de crescimento de plantas do cerrado e da FES em casa de vegetação.

Tipo vegetacional	Espécie	Família
Cerradão	<i>Dimorphandra mollis</i> Benth. ⁺¹	Fabaceae-Caesalpinioideae
	<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel ⁺²	Fabaceae-Faboideae
	<i>Stryphnodendron obovatum</i> Benth. ⁺³	Fabaceae-Mimosoideae
FES	<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	Rutaceae
	<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze	Lecythidaceae
	<i>Centrolobium tomentosum</i> Guillemain ex Benth. ⁺⁴	Fabaceae-Faboideae

+ Espécies com potencial de associação com bactérias fixadoras de N₂ atmosférico. Fontes: 1 - Faria et al. (1984), 2 - S. Faria, comunicação pessoal, 3 – observação dos autores de nódulos em plantas em casa de vegetação, 4 - Sylvester-Bradley et al. (1980).

Tabela 2 - Atributos físico-químicos dos solos do cerradão e da FES (média \pm erro padrão). Para cada atributo, médias seguidas por letras distintas são significativamente diferentes (teste *t*; *gl* = 1,10; *p* \leq 0,05).

Atributos	FES	Cerradão
pH	4,85 \pm 0,38 a	3,78 \pm 0,02 b
Matéria orgânica (g.dm ⁻³)	36,00 \pm 7,81 a	18,50 \pm 1,36 b
N inorgânico (mg.dm ⁻³)	13,62 \pm 3,12 a	3,81 \pm 0,55 b
P (mg.dm ⁻³)	9,17 \pm 0,83 a	4,67 \pm 0,33 b
K (mmol _c .dm ⁻³)	1,72 \pm 0,32 a	0,13 \pm 0,03 b
Ca (mmol _c .dm ⁻³)	38,83 \pm 14,5 a	1,33 \pm 0,21 b
Mg (mmol _c .dm ⁻³)	10,33 \pm 2,86 a	1,33 \pm 0,21 b
H+Al (mmol _c .dm ⁻³)	31,50 \pm 5,88 a	42,83 \pm 3,89 a
Al (mmol _c .dm ⁻³)	2,50 \pm 1,59 a	6,33 \pm 0,33 b
Soma de bases* (mmol _c .dm ⁻³)	50,88 \pm 17,63 a	2,80 \pm 0,44 b
CTC** (mmol _c .dm ⁻³)	82,38 \pm 13,68 a	45,63 \pm 3,41 b
Saturação de bases (%)	54,15 \pm 12,78 a	6,34 \pm 1,16 b
Saturação de Al (%)	15,23 \pm 9,64 a	69,94 \pm 3,16 b
SO ₄ (mg.dm ⁻³)	12,83 \pm 1,01 a	9,67 \pm 1,28 a
Cu (mg.dm ⁻³)	0,48 \pm 0,03 a	0,65 \pm 0,23 a
Fe (mg.dm ⁻³)	72,67 \pm 16,83 a	103,17 \pm 10,66 a
Zn (mg.dm ⁻³)	1,45 \pm 0,46 a	0,27 \pm 0,02 b
Mn (mg.dm ⁻³)	21,25 \pm 3,99 a	2,28 \pm 0,52 b
B (mg.dm ⁻³)	0,42 \pm 0,03 a	0,43 \pm 0,03 a
Argila (g.kg ⁻¹)	120,67 \pm 15,93 a	117,00 \pm 11,04 a
Silte (g.kg ⁻¹)	36,17 \pm 14,02 a	20,17 \pm 5,52 a
Areia (g.kg ⁻¹)	843,17 \pm 25,38 a	862,83 \pm 13,9 a

* Bases incluem K, Ca, e Mg.

** CTC: capacidade de troca catiônica (soma de bases + H + Al).

Tabela 3. Valores médios (\pm erro padrão) de atributos funcionais e de crescimento de plântulas cultivadas em solo do cerradão e da floresta estacional semidecidual (FES). Níveis de significância em negrito indicam efeito significativo da origem do solo ou das espécies (ANOVA fatorial; origem do solo: $gl = 1,60$; espécies: $gl = 5,60$; $p < 0,05$).

Variáveis	média \pm erro padrão		efeito	
	solo do cerradão	solo da FES	origem do solo	espécies
Crescimento				
Altura (cm)	17,83 \pm 1,51	27,54 \pm 2,87	< 0,001	< 0,001
Massa seca (g)	4,44 \pm 0,56	8,11 \pm 1,18	< 0,001	< 0,001
Área foliar (cm ²)	275,92 \pm 38,89	535,96 \pm 80,38	0,002	< 0,001
TCR (mg.g ⁻¹ .dia ⁻¹)	6,20 \pm 0,89	6,53 \pm 0,80	0,589	< 0,001
TAL (g.m ⁻² .dia ⁻¹)	0,85 \pm 0,13	0,82 \pm 0,12	0,813	< 0,001
Razão raiz/parte aérea	1,29 \pm 0,12	1,10 \pm 0,10	0,016	< 0,001
Atributos funcionais				
AFE (cm ² .g ⁻¹)	202,12 \pm 6,35	205,12 \pm 7,81	0,940	< 0,001
EF (mm)	0,09 \pm 0,01	0,09 \pm 0,01	0,139	< 0,001
DF (g.cm ⁻²)	0,61 \pm 0,04	0,68 \pm 0,08	0,394	< 0,001
RAF (cm ² .g ⁻¹)	61,12 \pm 4,14	64,86 \pm 4,99	0,178	< 0,001
RMF	0,30 \pm 0,02	0,30 \pm 0,02	0,766	< 0,001
Concentração foliar de nutrientes (%)				
N	2,69 \pm 0,13	2,58 \pm 0,11	0,390	< 0,001
P	0,09 \pm 0,004	0,10 \pm 0,004	< 0,001	< 0,001
K	0,71 \pm 0,06	0,84 \pm 0,05	< 0,001	< 0,001
Ca	0,47 \pm 0,04	0,98 \pm 0,09	< 0,001	< 0,001
Mg	0,12 \pm 0,01	0,16 \pm 0,01	< 0,001	< 0,001
S	0,42 \pm 0,07	0,36 \pm 0,07	< 0,001	< 0,001

Tabela 4. Correlação de Pearson entre disponibilidade de nutrientes e conteúdo total de nutrientes na biomassa foliar em plântulas da FES e do cerradão. Coeficientes de correlação significantes ($p < 0,05$) estão em negrito. $n = 12$. **Espécies da FES:** BR: *Balfourodendron riedelianum*; CE: *Cariniana estrellensis*; CT: *Centrolobium tomentosum*. **Espécies do cerradão:** DM: *Dimorphandra mollis*; MA: *Machaerium acutifolium*; SO: *Stryphnodendron obovatum*.

Espécies	N	P	K	Ca	Mg	S
BR	0,94 (<0,001)	0,77 (0,003)	0,77 (0,003)	0,36 (0,257)	0,83 (0,001)	0,32 (0,314)
CE	0,81 (0,002)	0,74 (0,006)	0,88 (<0,001)	0,78 (0,003)	0,77 (0,004)	0,28 (0,371)
CT	0,70 (0,012)	0,93 (<0,001)	0,87 (<0,001)	0,80 (0,002)	0,79 (0,002)	0,64 (0,024)
DM	-0,48 (0,116)	-0,46 (0,135)	-0,35 (0,260)	0,04 (0,905)	-0,55 (0,062)	-0,24 (0,457)
MA	0,33 (0,298)	0,15 (0,630)	0,12 (0,710)	0,36 (0,252)	0,03 (0,925)	0,21 (0,503)
SO	0,72 (0,008)	0,82 (<0,001)	0,87 (<0,001)	0,66 (0,018)	0,64 (0,026)	0,33 (0,300)

Tabela 5. Correlação de Pearson entre disponibilidade de nutrientes e massa seca das plântulas aos nove meses. Coeficientes de correlação significantes ($p < 0,05$) estão em negrito. $n = 12$. **Espécies da FES:** BR: *Balfourodendron riedelianum*; CE: *Cariniana estrellensis*; CT: *Centrolobium tomentosum*. **Espécies do cerradão:** DM: *Dimorphandra mollis*; MA: *Machaerium acutifolium*; SO: *Stryphnodendron obovatum*.

Espécies	N inorgânico	P	Soma de bases
BR	0,96(<0,001)	0,87(<0,001)	0,89(<0,001)
CE	0,81(<0,001)	0,88(<0,001)	0,7(0,002)
CT	0,65(0,023)	0,79(0,002)	0,64(0,024)
DM	-0,25(0,429)	-0,13(0,688)	-0,22(0,498)
MA	0,22(0,494)	-0,06(0,844)	-0,1(0,747)
SO	0,72(0,009)	0,74(0,006)	0,54(0,072)

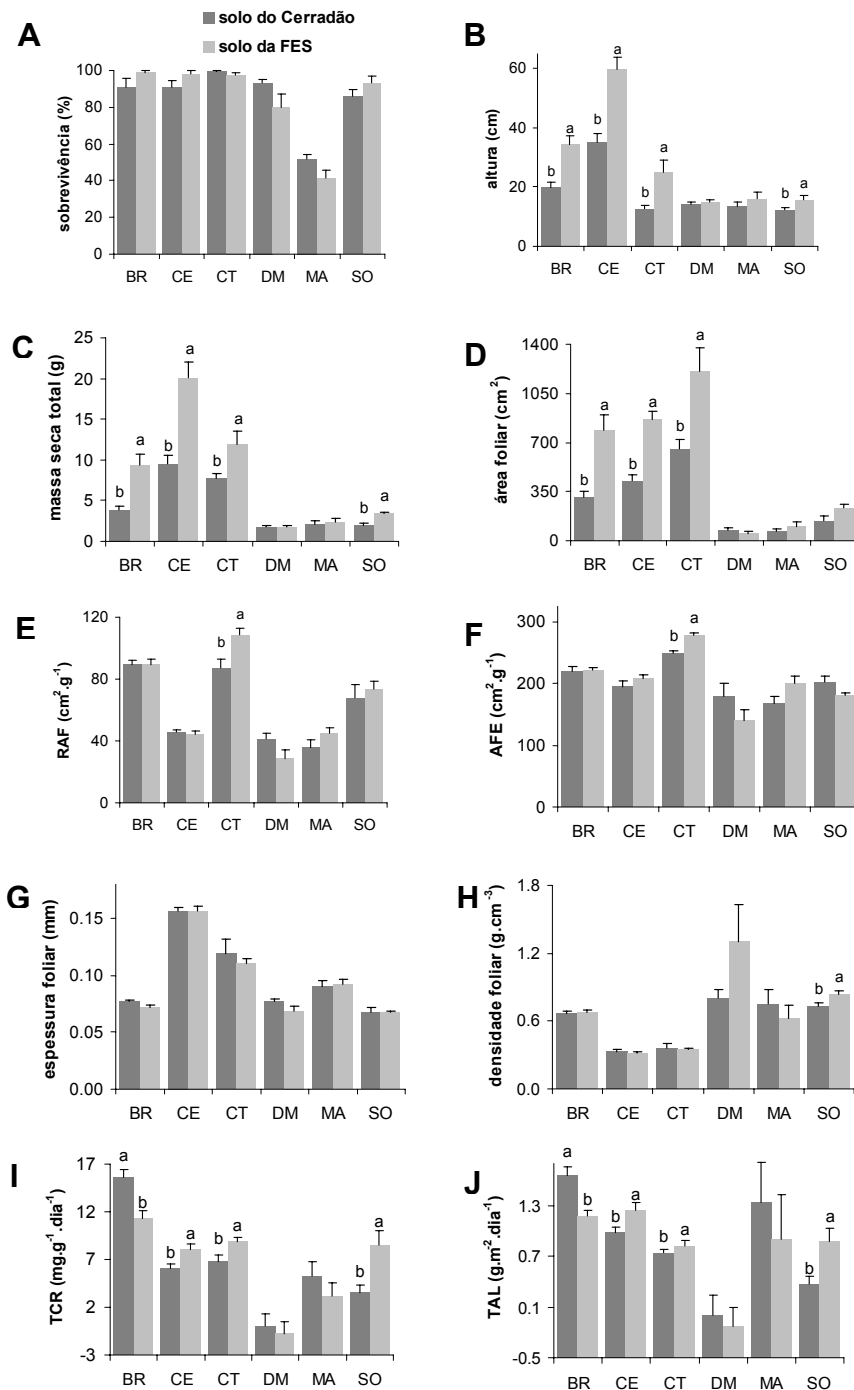


Figura 1. Sobrevivência, crescimento e atributos funcionais (média + erro padrão) de plântulas do cerrado e da FES cultivadas em seu solo e no solo da formação contrastante. Para cada espécie, barras com letras diferentes indicam diferença significativa entre plantas no solo do cerrado e da FES (teste t; $p < 0,05$). **Espécies da FES:** BR: *Balfourodendron riedelianum*; CE: *Cariniana estrellensis*; CT: *Centrolobium tomentosum*. **Espécies do cerrado:** DM: *Dimorphandra mollis*; MA: *Machaerium acutifolium*; SO: *Stryphnodendron obovatum*.

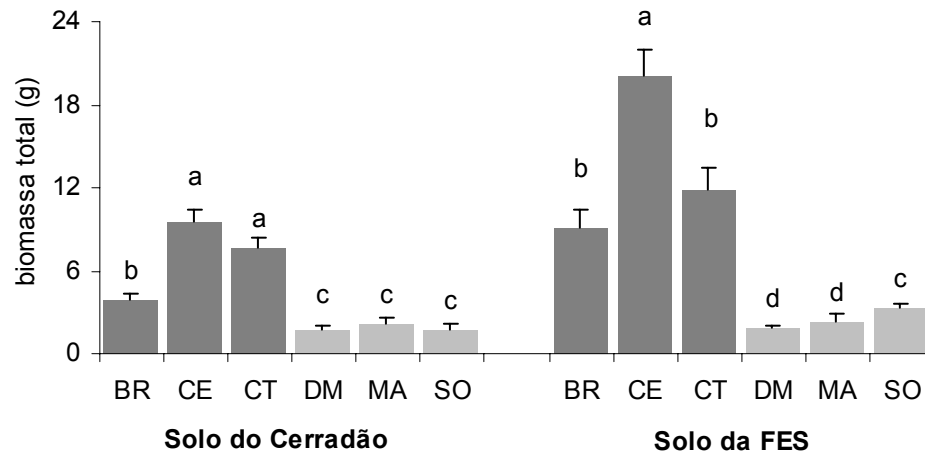


Figura 2. Biomassa total (média + erro padrão) de espécies arbóreas do cerrado e da FES cultivadas em seu solo e no solo da formação contrastante. Dentro de cada origem do solo, barras seguidas por letras diferentes indicam diferença significativa (teste de Tukey; $p < 0,05$). **Espécies da FES:** BR: *Balfourodendron riedelianum*; CE: *Cariniana estrellensis*; CT: *Centrolobium tomentosum*. **Espécies do cerrado:** DM: *Dimorphandra mollis*; MA: *Machaerium acutifolium*; SO: *Stryphnodendron obovatum*.

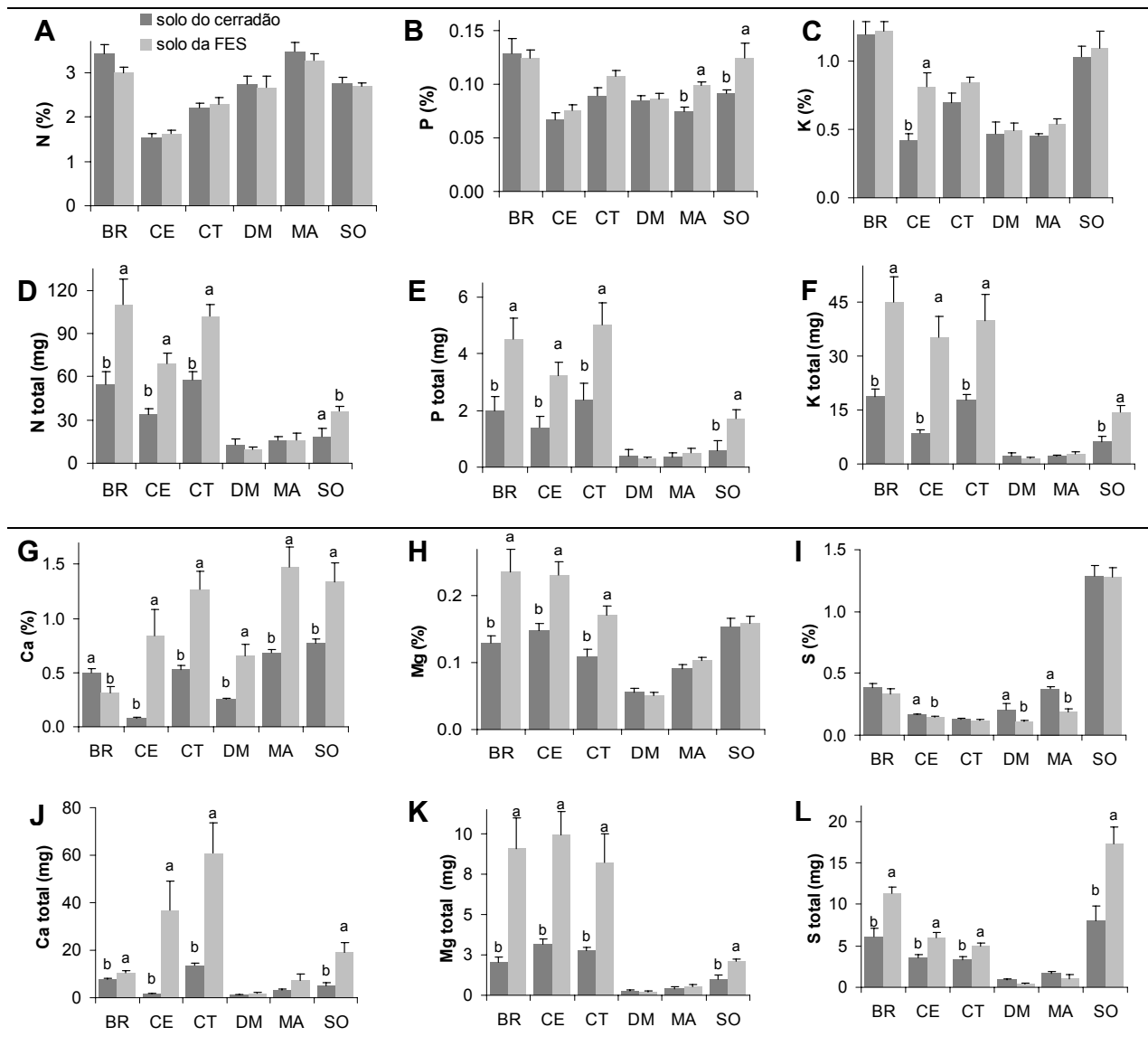


Figura 3. Concentração e conteúdo foliar de nutrientes (média + erro padrão) de plântulas do cerrado e da FES cultivadas em seu solo e no solo da formação contrastante. Para cada espécie, barras com letras diferentes indicam diferença significativa entre plantas no solo do cerrado e da FES (teste t; $p < 0,05$). **Espécies da FES:** BR: *Balfourodendron riedelianum*; CE: *Cariniana estrellensis*; CT: *Centrolobium tomentosum*. **Espécies do cerrado:** DM: *Dimorphandra mollis*; MA: *Machaerium acutifolium*; SO: *Stryphnodendron obovatum*.

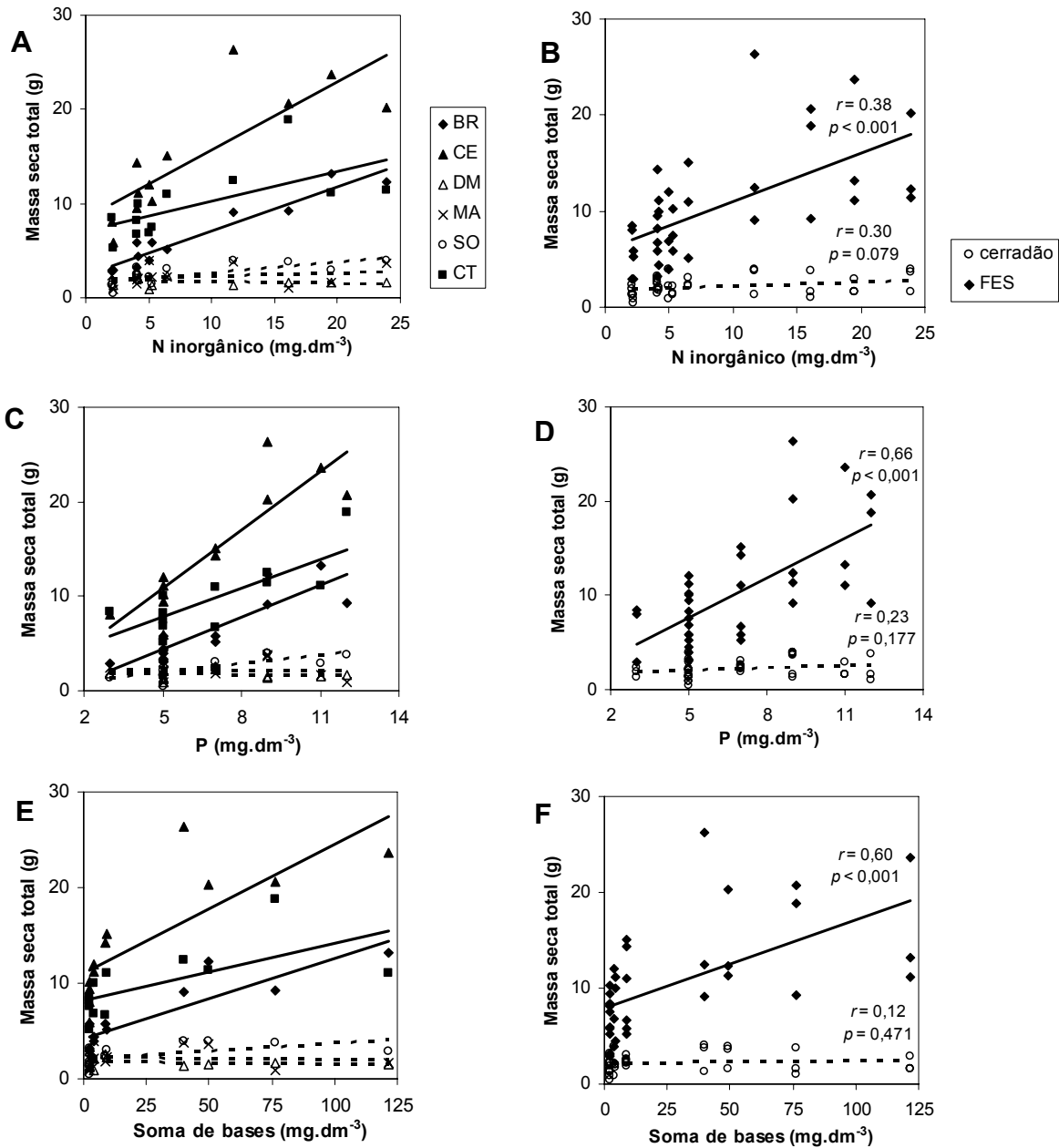


Figura 4. Relação entre disponibilidade de nutrientes no solo e biomassa das plantas considerando espécies individualmente (esquerda, $n = 12$) e agrupadas por tipo vegetacional (direita, $n = 36$). Os coeficientes de correlação de Pearson (r) e seus respectivos p estão apresentados para os tipos vegetacionais. Linhas correspondem as retas de regressão linear ajustadas. **Espécies da FES:** linhas contínuas, BR: *Balfourodendron riedelianum*; CE: *Cariniana estrellensis*; CT: *Centrolobium tomentosum*. **Espécies do cerradão:** linhas tracejadas, DM: *Dimorphandra mollis*; MA: *Machaerium acutifolium*; SO: *Stryphnodendron obovatum*.

Capítulo 2 - Atributos foliares funcionais de espécies arbóreas da floresta estacional semidecidual e do cerrado

Resumo - Os atributos foliares funcionais (AFFs) influenciam a habilidade das plantas em adquirir, usar e conservar recursos e, portanto, interferem em suas estratégias de investimento e crescimento. O objetivo deste estudo foi comparar AFFs de espécies do cerrado (savana florestada) e da floresta estacional semidecidual (FES) do sudeste do Brasil. Testou-se a hipótese de que árvores da FES teriam folhas maiores, com maior área foliar específica (AFE) e maior concentração foliar de nutrientes e com valores de $\delta^{13}\text{C}$ mais negativos, devido à maior disponibilidade de água e nutrientes no solo da FES em relação ao do cerrado. Os AFFs foram medidos em 25 espécies do cerrado e 26 da FES. Comparações entre os dois tipos de vegetação foram realizadas com todas as espécies juntas (análise de contrastes filogenéticos independentes) e entre espécies comuns, congêneres e mais abundantes de cada formação vegetacional. Tamanho das folhas e $\delta^{13}\text{C}$ foliar não diferiram entre as áreas. No entanto, plantas da FES tiveram maiores AFE e concentração de N na folha, confirmando a hipótese inicial. Estes resultados indicam que a FES, comparativamente ao cerrado, é um ambiente mais competitivo, no qual plantas com estratégias de investimento de recursos que maximizam fotossíntese e taxas de crescimento são favorecidas. A razão N:P da folha foi superior a 20:1 nas duas comunidades, sugerindo que P é mais limitante que N tanto no cerrado quanto na FES. Para a maioria dos atributos avaliados, a variância foi maior entre espécies e gêneros do que entre tipos de vegetação. Apesar das diferenças em fertilidade do solo e das divergências em AFE e concentração de N na folha entre cerrado e FES, os resultados apontam que os AFFs se conservam em espécies filogeneticamente próximas.

Palavras-chaves: ecologia comparativa, floresta tropical, savana, área foliar específica, nutrientes

Abstract - Leaf functional traits of seasonally dry forest and cerrado woody species: Leaf functional traits (LFTs) influence the ability of plants to acquire, use and conserve resources and commonly reflect plants growth and resource investment strategies. The goal of this study was to compare several LFTs between cerrado

(Brazilian savanna woodland) and seasonally dry forest (SDF) woody species from southeastern Brazil. SDF have higher soil water and nutrient availability, therefore we hypothesized that SDF trees would have higher leaf size, specific leaf area (SLA), leaf nutrient concentration and lower leaf $\delta^{13}\text{C}$ compared to cerrado plants. LFTs were measured in 25 cerrado and 26 SDF species. We performed across site comparisons with all species pooled (analysis of phylogenetic independent contrasts) and between cerrado and SDF shared species, congeneric pairs and most abundant species. There was no across site divergence for leaf size and leaf $\delta^{13}\text{C}$. Confirming our prediction, SDF had higher SLA and leaf N concentration. These findings suggest that SDF is a more competitive environment, where plants with resource investment strategies that maximize photosynthesis and growth rate have competitive advantages. Leaf N:P ratio was higher than 20:1 for both communities suggesting that P is more limiting than N in cerrado and SDF sites. For most of the traits, variance was higher among species and genera than across sites. Therefore, despite the differences in belowground resources and the divergence in SLA and leaf N concentration between cerrado and SDF, our results suggest a conservatism of LFTs in close related species.

Keywords: comparative ecology, tropical forest, savanna, specific leaf area, nutrients

Introdução

Os atributos foliares funcionais (AFFs) interferem na habilidade das plantas em adquirir, usar e conservar recursos e, portanto, são determinantes das estratégias de investimento e crescimento que as mesmas possuem (Wright et al. 2004). AFFs variam significativamente em função das limitações impostas pelo ambiente e das características ligadas à história de vida e ao requerimento de recursos pelas espécies (Ackerly & Reich 1999, Wright & Westoby 1999, Reich et al. 2003, Hoffmann et al. 2005).

Em geral, espécies de ambientes de baixa disponibilidade de nutrientes e/ou com baixa disponibilidade de água tendem a alocar mais biomassa nas raízes (Aerts 1999) e a ter menores taxa de crescimento relativo, teor de nutrientes na folha e área foliar específica (AFE, área foliar por massa seca foliar) (Wright & Westoby 1999, Hoffmann et al. 2005). A AFE é um atributo estratégico em relação à alocação dos recursos pelas plantas, pois reflete a área investida em captura de luz por unidade de fotossintetizado investido nas folhas (Wright & Westoby 1999). A AFE geralmente

apresenta correlação positiva com a concentração de N na folha (Reich et al. 1999, Wright et al. 2004) e negativa com espessura (EF) e densidade do tecido foliar (DF) (Witkowski & Lamont 1991). Em ambientes pobres em nutrientes, plantas tendem ainda a ter maior eficiência no uso de nutrientes (Aerts & Chapin III 2000) e a produzir folhas menos susceptíveis a danos ambientais, mais densas (Garnier & Laurent 1994) e de maior longevidade (Reich et al. 1992). Além disso, a eficiência de uso da água (EUA, razão entre o ganho de CO₂ na fotossíntese e perda de água pela transpiração) das plantas tende a aumentar de habitats úmidos para ambientes mais secos (Field et al. 1983, Knight et al. 2006).

Savanas e florestas estão amplamente distribuídas nos trópicos, ocorrendo em diferentes regiões e continentes. No Brasil, o Cerrado e a Mata Atlântica são respectivamente o segundo e o terceiro bioma em área, cobrindo 37% do território brasileiro (IBGE 2006). Ambos, em virtude da alta diversidade de espécies e do elevado grau de ameaça antropogênica a que estão submetidos, estão entre os 25 *hotspots* mundiais, considerados prioritários para a conservação da biodiversidade global (Myers et al. 2000). Cerrado e Mata Atlântica ocorrem ao longo de vastas zonas de contato (Durigan & Ratter 2006). Isso é particularmente comum no sudeste do Brasil, onde a floresta estacional semidecidual (FES), uma subformação da Mata Atlântica, e o cerradão, a fitofisionomia florestal do bioma Cerrado, estão entre os tipos vegetacionais dominantes (Kronka et al. 2005). No entanto, mesmo quando próximos e sob clima similares, cerradão e FES são consideravelmente distintos em estrutura e composição florística, com poucas espécies arbóreas comuns às duas formações (Projeto Parcelas Permanentes/Biota/Fapesp 2006). Investigações prévias sugerem que o cerradão ocorreria sobre solos de menor disponibilidade de nutrientes, enquanto a FES ocorreria sobre solos mais férteis (Furley & Ratter 1988, Ruggiero et al. 2002).

Estudos têm relatado diferenças entre AFFs de espécies savânicas e florestais em várias regiões do planeta (Fensham & Bowman 1995, Högberg & Alexander 1995, Hoffmann & Franco 2003, Hoffmann et al. 2005). De modo geral, comparativamente às espécies florestais, as plantas das savanas alocam mais biomassa nas raízes (Paulilo & Felipe 1998, Moreira & Klink 2000, Hoffmann & Franco 2003) e tenderiam a ter maior EUA (Hoffmann et al. 2005). Por outro lado, espécies florestais tendem a ter maiores investimento em biomassa da parte aérea e taxa de crescimento relativo, ao menos no estágio de plântulas (Hoffmann & Franco 2003). Além disso, espécies florestais têm maiores AFE e concentração foliar de nutrientes, especialmente N (Hoffmann et al.

2005). A concentração foliar de N tem correlação positiva com AFE e ambos se correlacionam positivamente com a taxa fotossintética, expressa pela máxima taxa de assimilação líquida (A_{max}) (Evans 1989, Reich et al. 1999, Prior et al. 2003, Wright et al. 2004). Dessa forma, as estratégias de investimento das espécies florestais sugeririam adaptações para um ambiente mais competitivo, onde a maximização do crescimento é importante. Por outro lado, atributos funcionais de espécies do Cerrado sugeririam adaptação para tolerar a baixa disponibilidade de água e nutrientes.

A razão N:P das folhas é outro atributo funcional importante, pois permite diagnosticar a natureza da limitação por nutrientes em plantas e ecossistemas (Güsewell 2004). Em nível de espécie, uma razão N:P < 16 indica maior limitação por N, razões entre 14 e 16 indicam colimitação por P e N e razões N:P > 16 indicam maior limitação por P (Aerts & Chapin 2000). Estudos recentes sugerem que a razão N:P é indicativa de limitação por P tanto para florestas neotropicais quanto para áreas de Cerrado (Hoffmann et al. 2005, Nardoto et al. 2006, Nardoto et al. 2008) e menor em espécies da floresta do que em espécies savânicas (Hoffmann et al. 2005).

Apesar das diferenças gerais nos atributos foliares de espécies das savanas e das florestas, não houve até o momento uma comparação destes atributos nas condições específicas do cerradão e da floresta estacional do sudeste do Brasil. Dessa forma, o objetivo deste estudo foi comparar vários AFFs de espécies comuns, congêneres e abundantes em áreas de cerradão e de FES do sudeste do Brasil. Considerando as diferenças ambientais entre cerradão e FES descritas anteriormente e que a seleção natural eventualmente elimina estratégias de investimentos que não são economicamente viáveis para um ambiente específico (Wright et al. 2004), a hipótese deste estudo é de que espécies arbóreas da FES apresentam folhas maiores, com maior AFE e maiores teores de nutrientes. Por outro lado, espécies do cerradão teriam maiores EF e/ou DF e maior EUA. Uma vez que a EUA pode ser estimada pela mensuração do $\delta^{13}C$ foliar e que o $\delta^{13}C$ foliar tem correlação positiva com a EUA (Farquhar & Richards 1984), espera-se que as plantas do cerradão apresentem maiores valores de $\delta^{13}C$ foliar.

Material e métodos

Áreas de estudo e espécies selecionadas

O estudo foi realizado com amostras de plantas do cerradão e da FES coletadas na Estação Ecológica de Assis (22°32-39'S, 50°22-24'W) e na Estação Ecológica dos Caetetus (22°22-26'S, 49°40-44'W), respectivamente. Ambas as áreas são unidades de conservação pertencentes ao estado de São Paulo. O cerradão é uma fitofisionomia florestal com abundância de espécies arbustivas e arbóreas e com cobertura da área pelas copas variável entre 50 e 90% (Ribeiro & Walter 1998). A FES é uma formação florestal de dossel fechado, porém com abertura sazonal, devido à perda de folhas por parcela significativa das árvores do dossel (20-50%) durante os meses mais secos (Veloso 1992). Ambas as formações têm um clima tropical sazonal (tabela 1), no qual menos de 25% da precipitação pluviométrica anual cai durante os meses de abril a setembro (estação seca de inverno). Embora distantes apenas 100 km e sob climas similares, EEA e EEC são florística e estruturalmente distintos. O cerradão da EEA tem quase o dobro de árvores com diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 5 cm por hectare, entretanto, na FES as árvores têm um DAP médio aproximadamente quatro vezes maior (Projeto Parcelas Permanentes/Biota/Fapesp 2006). Além disso, apenas 18 das mais de 110 espécies arbóreas de cada formação ocorrem tanto no cerradão quanto na FES (Projeto Parcelas Permanentes/Biota/Fapesp 2006). Em geral, o solo da FES é mais fértil, tendo maiores pH, disponibilidade de macronutrientes, capacidade de troca catiônica e menor concentração de Al (tabela 1). Além disso, o solo da FES apresenta, em relação ao cerradão, maior quantidade de argila nos horizontes mais profundos do perfil do solo, o que propicia maior retenção e, conseqüentemente, maior disponibilidade de água às plantas durante a estação seca (Projeto Parcelas Permanentes/Biota/Fapesp 2006).

Foram selecionados seis pares de espécies (pares congêneros - gêneros com espécies distintas em cada área), 11 espécies comuns a ambas as áreas e 12 das 14 espécies mais abundantes em cada formação (tabela 2). As espécies mais abundantes foram selecionadas com base em levantamentos prévios feitos em parcelas permanentes de 10,24 ha, localizadas no interior de cada área (Projeto Parcelas Permanentes/Biota/Fapesp 2006). As espécies mais abundantes do cerradão e da FES representam respectivamente 68,9% e 75,6% da abundância da comunidade arbórea em cada área (Projeto Parcelas Permanentes/Biota/Fapesp 2006). Algumas das 14 espécies mais abundantes de cada área não foram incluídas por estarem sem folhas durante o período em que foram coletadas no campo. Ao todo, 25 espécies (17 famílias)

do cerradão e 26 (17 famílias) da FES foram coletadas. A avaliação de espécies comuns e pares congêneros permite a inferência do efeito das áreas (cerradão e FES) respectivamente sobre populações e espécies filogeneticamente próximas. O uso de pares congêneros de diferentes famílias garante independência filogenética, uma vez que a divergência das espécies pode ocorrer de forma independente em cada gênero (Hoffmann et al. 2005).

Mensuração dos atributos foliares

As folhas foram coletadas no campo no fim da estação seca (setembro-outubro de 2008). Em cada área foram coletadas, para cada espécie estudada, oito folhas de seis plantas diferentes (total de 48 folhas). Para as espécies de folhas compostas, coletou-se um folíolo por folha, sempre da mesma porção da folha, de no mínimo oito folhas por planta. Durante as análises, os folíolos foram considerados folhas. Foram coletadas somente folhas totalmente expandidas, obtidas de porções da copa expostas ao sol, exceto no caso de espécies encontradas apenas no subosque (*Cupania tenuivalvis* e *Siparuna guianensis*). Folhas danificadas por herbívoros e patógenos foram evitadas. Para *Cecropia pachystachya* e *Syagrus romanzoffiana* somente parte de cada folha foi coletada, devido à grande dimensão das folhas dessas espécies. Depois de coletadas, as folhas foram acondicionadas em sacos plásticos contendo papel toalha umedecido, conduzidas ao laboratório e mantidas sob refrigeração (4°C) até a realização das medições.

No laboratório, as folhas frescas foram pesadas após terem a superfície enxugada com papel toalha (peso saturado), digitalizadas e colocadas a secar em estufa de circulação de ar a 60°C, por no mínimo 48 horas. A área da lâmina foliar foi determinada analisando-se as folhas digitalizadas com programa computacional específico para análise de imagens (*Image J*). A AFE foi calculada dividindo-se a área foliar pela massa seca das folhas. A EF foi medida nas porções médias da lâmina das folhas frescas, evitando-se nervuras proeminentes. A DF foi calculada dividindo-se a massa seca das folhas pelo volume das folhas (área foliar multiplicada pela EF). EF e DF foram obtidos por serem os componentes principais da variação na AFE e pelo fato de variarem independentemente (Witkowski & Lamont 1991). A suculência foliar (SF) foi obtida dividindo-se a massa de água da folha (massa saturada da folha - massa seca da folha) pela sua área (Mantovani 1999). O conteúdo de água por unidade de massa seca da folha no turgor máximo (MA/MS) foi calculado como: (massa fresca saturada da

folha - massa seca da folha) / massa seca da folha (Hao et al. 2008). A análise da MA/MS pode indicar a capacidade das espécies em tolerar baixos potenciais da água, uma vez que a MA/MS tem correlação positiva com a pressão de perda de turgor da folha (Hao et al. 2008).

Amostras foliares secas e moídas foram analisadas em relação ao conteúdo de C e N (% de peso seco) e à razão de isótopos estáveis de C por meio de analisador elementar e de espectrômetro de massa de razão isotópica sob fluxo contínuo (analisador elementar ANCA/SL, Sercon, Cheshire, Reino Unido, acoplado a espectrômetro de massa Finnigan MAT Delta^{Pius} XL, Thermo Scientific, Bremen, Alemanha), no *Center for Stable Isotope Biogeochemistry*, Universidade da Califórnia, Berkeley, Estados Unidos. A razão isotópica de C é expressa em notação "delta" por mil ($\delta^{13}\text{C}\%$) e considera a composição isotópica de um material em relação ao de um padrão universal: $(R_{\text{amostra}}/R_{\text{padrão}}-1) \times 1000$, onde R é a razão molecular do isótopo pesado de C sobre o leve. O padrão universal para C é o V-PDB (ver Dawson et al. 2002). O material de referência NIST SMR 1547 (folhas de pêssigo) foi utilizado como padrão de calibração. Padrões de calibração foram analisados a cada dez amostras, visando a correção da deriva no decorrer das análises e a correção de não linearidade devido a variação no peso das amostras. Com os procedimentos de calibração e correção adotados, a precisão em longo prazo das análises de isótopos estáveis de C, para o laboratório em que as análises foram processadas, tem sido 0,14%.

Análises da concentração foliar de P, K, Ca, Mg, S, Cu, Fe, Mn e Al com base na matéria seca foram realizadas na Universidade da Califórnia, Berkeley, Estados Unidos, por meio da técnica de plasma acoplado indutivamente, utilizando-se espectrômetro de emissão óptica (Perkin Elmer 5300 DV). Amostras foliares para as análises acima foram previamente secas, moídas e submetidas a digestão em ácido nítrico (Zarcinas et al. 1987).

Análises dos dados

Comparações entre os dois tipos vegetacionais foram realizadas com todas as espécies de cada formação juntas e considerando apenas as espécies comuns às duas áreas, os pares congêneros ou as espécies mais abundantes de cada formação. Espécies comuns às duas áreas e pares congêneros foram comparados por ANOVA fatorial, considerando tipo vegetacional e espécies/gêneros como fatores de variação.

Na ANOVA fatorial, espécies e gêneros foram tratados como efeitos aleatórios, uma vez que o interesse maior eram generalizações para os tipos vegetacionais a partir do grupo de espécies analisadas. Individualmente, os atributos de cada espécie e gênero foram comparados entre as duas áreas por meio de um teste *t* de *Student* para dados não pareados, com cada planta sendo uma repetição. Espécies mais abundantes foram comparadas entre os tipos vegetacionais por meio de um teste *t* de *Student* para dados não pareados, considerando as espécies como amostras independentes. Quando necessário, os dados foram transformados com a função \log_{10} previamente as análises, visando atender aos pressupostos de normalidade e homogeneidade de variância da estatística paramétrica. Para possibilitar a transformação logarítmica, os valores de $\delta^{13}\text{C}(\text{‰})$ foram primeiramente convertidos para valores positivos, por meio da eliminação do sinal negativo de cada amostra. Com o propósito de determinar a fração da variância de cada AFF atribuída às diferenças entre gêneros/espécies e entre tipos de vegetação (cerradão e FES), o r^2 da ANOVAS fatoriais foi calculado segundo Rosenthal & Rosnow (1985) como $r^2_x = SS_x / SS_{\text{total}}$, onde SS_x é a soma dos quadrados dos tipos de vegetação, gêneros ou espécies e SS_{total} é a soma dos quadrados totais.

Análises de correlação de Pearson foram realizadas para a verificação de associações entre os AFFs. Exceto para a razão N:P, essas análises foram realizadas separadamente por tipo vegetacional, de forma a avaliar a existência de relações entre AFFs distintas para cada ambiente. Valores médios de cada espécie foram tratados como repetições. As correlações envolvendo razão N:P e concentração foliar de Al e nutrientes, exceto N, foram calculadas somente para espécies comuns e pares congêneros, uma vez que as análises destes atributos não foram feitas para as espécies mais abundantes.

Contrastes filogenéticos independentes (CFIs) foram calculados para todos os atributos, considerando todas as espécies juntas e a formação vegetacional como um fator binário, conforme descrito em Webb et al. (2008). Nessas comparações, espécies comuns às duas áreas foram tratadas como contrastes de táxons irmãos. Depois de avaliada a normalidade (teste de *Shapiro-Wilk*), os contrastes entre os táxons irmãos foram comparados pelo teste *t* de *Student* para uma amostra para verificar se diferiam de uma hipótese nula com média igual a zero (Webb et al. 2008). Por fim, a evolução correlacionada entre a AFE e DF, EF e concentração foliar de nutrientes também foi avaliada usando os CFIs (Felsenstein 1985). Todos os CFIs foram analisados por meio do programa computacional *Phylocom* (Webb et al. 2008). Espécies foram arranjadas

em uma árvore filogenética usando o *PhyloMatic* (Webb & Donoghue 2005). As filogenias foram obtidas com a opção de árvore conservativa para plantas com sementes. Todos os comprimentos de ramos foram padronizados como 1. Segundo Ackerly (2000), o tratamento de todos os ramos com comprimento igual fornece uma boa aproximação quando os comprimentos não estão disponíveis para todos os táxons.

Resultados

Espécies comuns às duas áreas

No geral, os AFFs das espécies comuns não divergiram entre áreas, exceto para SF e concentração foliar de K, Ca, Fe e Al (tabela 3). SF e concentração foliar de Fe e Al foram maiores para as populações do cerradão, enquanto concentração foliar de K e Ca foram maiores nas populações da FES (tabela 3).

Individualmente, para cada AFF avaliado, pelo menos uma das 11 espécies comuns apresentou divergência entre as populações das duas áreas estudadas (cerradão e FES) (fig. 1-2). Alguns dos AFFs das espécies comuns indicaram divergências unidirecionais. AFE, por exemplo, diferiu para três das 11 espécies comuns, com valores maiores sempre para as populações da FES (fig. 1). Este mesmo padrão foi encontrado para razão N:P e concentração foliar de K e Ca, enquanto o contrário (populações do cerradão com valores maiores) foi encontrado para EF, DF, SF, $\delta^{13}\text{C}$ e concentração foliar de P, Fe e Al (fig. 1). *Croton floribundus*, *Myrcia splendens* e *Mabea fistulifera* tiveram maior AFE e menores DF e EF (somente as duas últimas espécies) na FES; porém nenhuma dessas espécies apresentou diferenças na concentração foliar de N entre as populações das duas áreas. *Siparuna guianensis* teve uma concentração foliar de Al aproximadamente 4,2 e 4,4 vezes maior que as médias da FES e do cerradão, respectivamente. Além disso, a concentração média de Al nas folhas da população de *S. guianensis* do cerradão foi superior a 1.000 mg.kg^{-1} .

As espécies comuns às duas áreas diferiram significativamente entre si para todos os AFFs, exceto para a concentração foliar de Fe (tabela 3). Além disso, apesar do efeito significativo do tipo vegetacional sobre cinco dos AFFs das espécies comuns às duas formações (tabela 3), a fração da variância total explicada pelas espécies foi maior que a explicada pelo tipo vegetacional para todos os atributos investigados (tabela 4). Portanto, para as espécies comuns às duas formações, a variação de um

atributo específico deve-se mais às diferenças entre as espécies do que a divergências entre as duas áreas (FES e cerradão) para uma mesma espécie.

Pares congêneros

No geral, espécies da FES apresentaram maior AFE, porém não divergiram das espécies congêneres do cerradão em relação à EF, DF e SF (tabela 3). Espécies da FES tiveram menor razão C:N, mas também não diferiram das espécies congêneres do cerradão em relação à concentração foliar de C e N (tabela 3). A comparação dos pares congêneros revelou ainda divergência para MA/MS e concentração foliar de K, S, Fe e Al. Espécies da FES apresentaram maiores MA/MS e concentrações foliares de K e S, enquanto as do cerradão tiveram maior concentração foliar de Fe e Al (tabela 3).

Individualmente, todos os gêneros apresentaram maiores concentrações foliares de K e S na FES. Para os demais AFFs, divergências não foram encontradas para todos os pares estudados, ou quando encontradas para todos os pares (ex. AFE), a direção das divergências variou entre os gêneros (fig. 3-4). A MA/MS, por exemplo, foi maior na FES para todos os gêneros, mas significativamente diferente entre as áreas apenas para três deles (fig. 3). Dos cinco gêneros com maior AFE na FES, quatro (*Duguetia*, *Hymenaea*, *Machaerium* e *Roupala*) tiveram menor EF e um (*Ocotea*) menor DF na FES. Três dos cinco gêneros com maior AFE na FES tiveram também maior concentração foliar de N nessa mesma formação (fig. 4).

Divergência entre os gêneros estudados foram observadas para concentração foliar de N, K, Zn e Al e para a razão C:N (tabela 3). No entanto, a fração da variância total explicada pelo gênero foi maior do que a fração explicada pelo tipo vegetacional para todos os AFFs, exceto para as concentrações foliares de K, S e Fe, que foram explicadas mais por diferenças entre os tipos de vegetação do que por diferenças entre os gêneros (tabela 4).

Tendências gerais, espécies mais abundantes e CFIs com as espécies agrupadas

A comparação das espécies mais abundantes de cada área revelou maiores área foliar (lâmina foliar), AFE, concentração foliar de N e menor razão C:N para as espécies da FES (tabela 5). Apesar da divergência na AFE, não houve diferenças em relação à EF, DF e SF entre espécies mais abundantes de cada área (tabela 5).

A análise dos CFIs com todas as espécies agrupadas confirmou maiores AFE (teste *t* de *Student* para uma amostra, $gl = 18$; $p = 0,007$) e concentração foliar de N (gl

= 18; $p = 0,038$), K ($gl = 16$; $p < 0,001$), Ca ($gl = 16$; $p = 0,001$) e S ($gl = 16$; $p = 0,003$) e menores EF ($gl = 18$; $p = 0,020$), razão C:N ($gl = 18$; $p = 0,024$) e concentração foliar de Fe ($gl = 16$; $p < 0,001$) e Al ($gl = 16$; $p < 0,001$) para as espécies da FES. Para os demais AFFs, a comparação dos CFIs não revelou divergências entre as áreas ($p > 0,05$).

O $\delta^{13}\text{C}$ foliar variou de -32,61‰ a -27,8‰ no cerradão e de -31,98‰ a -28,05‰ na FES, porém, não foi diferente entre as áreas em nenhuma das comparações efetuadas (CFIs, espécies comuns, congêneres e mais abundantes) (tabela 3 e 5). A razão N:P variou de 13,3 para *Hymenaea courbaril* (FES) a 38,5 para *Machaerium acutifolium* (cerradão). A razão N:P média (17 espécies em cada área) foi 23,7 para o cerradão e 25,4 para a FES. Todas as 22 espécies tiveram uma razão N:P superior a 16, exceto *H. courbaril* (fig. 3 e 5).

Correlação entre os atributos

Considerando todas as espécies juntas, os valores de $\delta^{13}\text{C}$ tiveram correlação negativa com os valores de AFE ($r = -0,37$; $p = 0,009$; $n = 51$) e a razão N:P ($r = -0,52$; $p = 0,002$; $n = 34$) e positiva com a concentração foliar de C ($r = 0,40$; $p = 0,004$; $n = 51$) e P ($r = 0,47$; $p = 0,005$; $n = 34$). Não houve correlação entre $\delta^{13}\text{C}$ e concentração foliar de N ($r = 0,18$; $p = 0,219$; $n = 51$). Em ambos os tipos de vegetação, MA/MS apresentou correlação positiva com SF (cerradão: $r = 0,54$; $p = 0,005$; $n = 25$; FES: $r = 0,56$; $p = 0,003$; $n = 26$) e negativa com DF (cerradão: $r = -0,54$; $p = 0,05$; $n = 25$; FES: $r = -0,41$; $p = 0,037$; $n = 26$) e concentração foliar de C (cerradão: $r = -0,46$; $p = 0,020$; $n = 25$; FES: $r = -0,48$; $p = 0,013$; $n = 26$). A razão N:P teve correlação negativa com a concentração foliar de P em ambos os tipos vegetacionais (cerradão: $r = -0,53$; $p = 0,028$; FES: $r = -0,67$; $p = 0,003$; $n = 17$), porém não se correlacionou com a concentração foliar de N (cerradão: $r = 0,16$; $p = 0,356$; FES: $r = 0,18$; $p = 0,483$; $n = 17$).

Em ambas as áreas, a AFE correlacionou-se negativamente com a EF, porém, não apresentou associação com a DF (fig. 5). Este mesmo resultado foi encontrado para as correlações dos CFIs (fig. 7). EF e DF apresentaram correlação negativa entre si, em ambas as áreas de estudo (cerradão: $r = -0,54$; $p = 0,005$; $n = 25$; FES: $r = -0,67$; $p < 0,001$; $n = 26$). No cerradão, AFE apresentou correlação positiva com a concentração foliar dos dez nutrientes analisados. Para a FES, a AFE se correlacionou positivamente apenas com a concentração foliar de N, Ca e Mg (fig. 6). A análise dos

CFIs indicou correlação entre AFE e concentração foliar de N na FES e entre AFE e todos os nutrientes, exceto Ca, Cu e Mn, no cerradão (fig. 7).

Discussão

A maior AFE das espécies da FES em todas as comparações efetuadas, exceto quando consideradas apenas as espécies comuns às duas áreas, confirma parte da hipótese deste estudo e corrobora outras investigações que demonstraram maior AFE para espécies de ambientes com maior disponibilidade de água e nutrientes (Wright & Westoby 1999, Hoffmann et al. 2005, Scarpa 2007). Considerando que o cerradão tem menor disponibilidade de água e nutrientes no solo, um menor investimento em área foliar por unidade de massa (menor AFE) seria vantajoso para suas espécies, uma vez que o decréscimo em AFE é geralmente associado a um decréscimo na suscetibilidade das folhas a danos mecânicos e por herbivoria e, conseqüentemente, a um aumento na longevidade foliar (Reich et al. 1992). A longevidade foliar está associada com o tempo médio de residência dos nutrientes na folha, que, por sua vez, está relacionado diretamente à eficiência de uso de nutrientes (Aerts & Chapin III 2000). Dessa forma, a menor AFE das espécies do cerradão indica uma estratégia de investimento mais conservadora em relação ao uso de nutrientes.

Variações na AFE ocorrem pela variação da EF e/ou da DF. Entretanto, o componente principal de variação na AFE pode variar em função da espécie e dos ambientes (Witkowski & Lamont 1991). Neste estudo, os resultados das análises de CFIs e das correlações entre AFFs sugerem que, em ambas as áreas, a variação na AFE se deve a variações em EF e não em DF. Estes resultados contradizem outros estudos, inclusive comparações entre espécies de ambientes contrastantes em relação à disponibilidade de nutrientes, que encontraram variação na massa por área foliar (inverso da AFE, massa seca por área foliar) associada à variação em DF e não em EF (Garnier & Laurent 1994, Castro-Díez et al. 2000). Folhas de maior densidade tendem a ter lâminas foliares com maiores porções de tecidos esclerificados (Castro-Díez et al. 2000), de tal modo que o decréscimo em AFE, associado ao aumento da DF, representa um decréscimo na capacidade fotossintética por unidade de massa foliar. Por outro lado, o decréscimo em AFE pelo aumento da EF é geralmente encontrado em comparações ao longo de gradientes de luz e comumente reflete o aumento do parênquima paliçádico da folha e, conseqüentemente, do número de cloroplastos por unidade de área foliar (Lambers et al. 2008). Portanto, isso sugere que o mecanismo de

variação em AFE em espécies de ambos os ambientes (FES e cerradão) estaria relacionado com a variação da intensidade luminosa e não necessariamente a um gradiente de disponibilidade de nutrientes.

Apesar da maior AFE e menor razão C:N na FES quando espécies congêneres, mais abundantes e CFIs foram analisados, a concentração foliar de N não chegou a ser significativamente maior para as espécies congêneres da FES ($p = 0,06$). Este resultado pode ser consequência do baixo número de gêneros investigados (apenas seis). No entanto, houve forte correlação positiva entre AFE e concentração foliar de N, corroborando os resultados de várias outras investigações (Reich et al. 1999, Prior et al. 2003, Wright et al. 2004, Hoffmann et al. 2005). Folhas com maior AFE e, conseqüentemente, maior concentração foliar de N, também apresentam maiores quantidades da enzima de carboxilação Rubisco em seu aparato fotossintético (Lambers et al. 2008). Conseqüentemente, espécies com maior AFE e concentração foliar de N têm maior capacidade fotossintética (A_{max}) por área (Evans 1989, Reich et al. 1999, Prior et al. 2003, Wright et al. 2004, Franco et al. 2005). Dessa forma, a tendência de maiores AFE e concentração foliar de N nas plantas da FES em relação às do cerradão evidencia que a FES é um ambiente mais competitivo, em que a ocorrência e/ou abundância de uma espécie seria favorecida por uma maior capacidade fotossintética e uma maior taxa de crescimento.

No cerradão, a correlação positiva entre AFE e concentração de nutrientes na folha para a maioria dos nutrientes investigados demonstra que, nessa formação, o aumento da AFE está associado ao aumento da concentração de nutrientes na folha e sugere que a disponibilidade de nutrientes tem um papel importante na modulação da AFE de espécies do cerradão. Por outro lado, na FES a AFE teve correlação positiva somente com Ca e Mg (somente quando CFIs foram analisados) e com N, que, como já demonstrado, é uma relação encontrada com frequência, em vários ecossistemas mundiais (Reich et al. 1999, Wright et al. 2004). Isto indica que nas plantas da FES, o aumento na AFE não é necessariamente seguido pelo aumento geral na quantidade de nutrientes na folha e sugere que a disponibilidade de nutrientes possivelmente não é o principal fator que afeta um maior investimento em AFE nesses ambientes.

O tamanho foliar (área da lâmina foliar) divergiu entre as áreas somente quando as espécies mais abundantes foram analisadas, confirmando apenas parte da hipótese inicial de que plantas do cerradão teriam folhas de menor tamanho. Esperava-se que as folhas fossem, de maneira geral, menores no cerradão, pois a disponibilidade de água e

nutrientes tende a afetar positivamente este atributo (Fonseca et al. 2000). Entretanto, vários outros fatores interferem no tamanho foliar (ver Moles & Westoby 2000, Falster & Westoby 2003, Wright et al. 2007), de tal forma que os custos e benefícios envolvidos com as variações no tamanho da folha não são totalmente compreendidos (Westoby et al. 2002). Scarpa (2007) comparou atributos foliares de espécies congêneres da Mata Atlântica e do Cerrado brasileiro e não encontrou diferenças entre os biomas em relação ao tamanho foliar. Além disso, o autor sugeriu que, para esses biomas, a razão da área foliar pela sua massa (AFE) seria uma adaptação convergente mais significativa do ponto de vista ecológico do que a área foliar absoluta.

Maiores concentrações foliares de Fe e Al nas plantas do cerradão são coerentes com as características do solo dessa formação, uma vez que o solo do cerradão apresenta maior concentração de Al (tabela 1) e níveis de Fe similares aos encontrados no solo da FES (ver tabela 2 no capítulo 1). No entanto, apesar da maior disponibilidade de macronutrientes, de Mn e de Zn no solo da FES (ver tabela 2 no capítulo 1), foi encontrada maior concentração foliar de nutrientes para as espécies da FES, independentemente do grupo de espécies analisado, somente para o K, e no caso dos CFIs, para N, K, S e Ca. Portanto, a hipótese de maior concentração de nutrientes para as espécies da FES foi confirmada apenas parcialmente. A ausência de diferenças na concentração foliar de nutrientes entre espécies do cerradão e da FES para nutrientes com maior disponibilidade no solo da FES seria uma indicação de que a demanda das plantas por esses nutrientes é inferior à disponibilidade no solo, mesmo sob as condições de baixa fertilidade do cerradão. No entanto, esta não parece ser uma explicação plausível para a ausência de diferenças na concentração foliar de P entre as plantas das duas áreas, uma vez que os altos valores da razão N:P sugerem limitação por P em ambas as áreas. A razão N:P superior a 16 para 21 das 22 espécies sugere que P é mais limitante para o crescimento do que N, em ambas as comunidades (Aerts & Chapin III 2000, Güsewell 2004). Este resultado corrobora os encontrados por Hoffmann et al. (2005), na comparação entre espécies de cerrado *sensu stricto* e de matas de galeria no Brasil central e reforça a idéia de que formações tropicais, de modo geral, são mais limitadas por P do que por N (Vitousek 1984, Nardoto et al. 2006, Kozovits et al. 2007). A associação positiva da razão N:P com P e a ausência de associação com N corrobora vários estudos que demonstraram que a razão N:P é determinada pela variação em P e não pela variação na concentração foliar de N (Bedford et al. 1999, Güsewell & Koerselman 2002, Güsewell 2004).

Siparuna guianensis apresentou concentração de Al na folha sensivelmente superior à das demais espécies. No cerradão, esses valores foram inclusive superiores a 1.000 mg.kg^{-1} , o que indica que *S. guianensis* é acumuladora de Al (ver Janzen et al. 2002). Muitas espécies do Cerrado absorvem e acumulam Al nas folhas em grandes quantidades, em vez de excluí-lo (Haridasan 1987, Haridasan 2008). Segundo Haridasan (2008), o acúmulo de Al seria uma estratégia de sucesso para a ocorrência nos solos ácidos do Cerrado. Haridasan & Araujo (2005) investigaram a concentração foliar de Al em uma FES no sudeste do Brasil e não encontraram níveis de acumuladora de Al em *S. guianensis*, por outro lado, os autores encontraram outras espécies de ocorrência na FES acumulando Al, reforçando a idéia de que a distribuição de espécies acumuladoras de Al não está restrita às formações de solos ácidos e distróficos. Por fim, embora a presença de altas concentrações de Al dependa das características ambientais (solos com alta concentração de Al), a habilidade de hiperacumular Al é geneticamente determinada e comum em plantas da família Siparunaceae (Janzen et al. 2002).

Contrariando a hipótese deste estudo, as plantas do cerradão não apresentaram valores de $\delta^{13}\text{C}$ foliar maiores (menos negativos) que os das espécies da FES, sugerindo ausência de diferenças entre plantas do cerradão e da FES em relação à EUA em longo prazo. Este resultado contradiz os encontrados por Hoffmann et al. (2005), que observaram, no Brasil central, maior EUA ($\delta^{13}\text{C}$ menos negativo) em árvores do cerrado *sensu stricto* em relação a árvores das matas de galeria e também não corrobora os resultados de Fyllas et al. (2009), que encontraram, em formações da Amazônia, valores de $\delta^{13}\text{C}$ foliar maiores em áreas com maior disponibilidade de nutrientes no solo. Além disso, embora os valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ (29,96‰ para o cerradão e 29,71‰ para a FES) encontrados sejam, de modo geral, comparáveis aos de outras áreas do Cerrado (Hoffmann et al. 2005, Coletta et al. 2009) e de florestas tropicais (Bonal et al. 2000, Ometto et al. 2006), eles indicam uma EUA relativamente baixa e sugerem alta condutância estomática e/ou baixa capacidade de carboxilação pelas plantas (Virgona & Farquhar 1996, Scheidegger et al. 2000). A ausência de correlação positiva entre $\delta^{13}\text{C}$ e a concentração foliar de N corrobora com os resultados de Hoffmann et al. (2005), que argumentaram que a estrutura foliar, mais do que a disponibilidade de água, poderia explicar a diferença em EUA entre espécies do cerrado *sensu stricto* e das matas de galeria no Brasil central. A análise de $\delta^{13}\text{C}$ indica a

composição isotópica do C quando este é incorporado às folhas (Dawson et al. 2002). Entretanto, em florestas tropicais pode ocorrer um atraso significativo entre o momento em que o C é fixado pela fotossíntese e o momento em que este é incorporado aos tecidos foliares (Ometto et al. 2006). Além disso, folhas formadas na estação chuvosa ou com reservas acumuladas durante a estação chuvosa podem confundir a interpretação da EUA para o período em que as folhas são coletadas no campo (Lajtha & Marshall 1994). Para a maioria das espécies estudadas não há dados disponíveis sobre fenologia foliar e sobre o papel das reservas das plantas na formação das folhas, de modo que é difícil interpretar se a baixa EUA das plantas dos dois ambientes reflete efetivamente a EUA das plantas durante o fim da estação seca, quando as folhas foram coletadas.

O maior conteúdo de água por unidade de massa seca no turgor completo (MA/MS) para espécies congêneres da FES contradiz os resultados de Hao et al. (2008), que não encontraram divergências em MA/MS entre espécies do cerrado *sensu stricto* e de matas de galeria no Brasil central. No entanto, os mesmos autores encontraram correlação positiva entre MA/MS e potencial hídrico de perda de turgor da folha. Se esta associação for verdadeira também para as condições deste estudo, significaria dizer que espécies da FES perderiam o turgor foliar com potenciais hídricos menos negativos que espécies congêneres do cerradão e que espécies do cerradão teriam uma maior capacidade de tolerar baixos potenciais hídricos. Essa convergência adaptativa é de certa forma condizente com as condições do cerradão da EEA, já que durante a estação seca (abril a setembro), os solos da EEA apresentam decréscimo severo na disponibilidade de água (Juhász et al. 2006). No entanto, como não foram diretamente estudadas as relações hídricas de espécies do cerradão e da FES, recomendam-se futuras investigações nesse sentido, para um melhor entendimento da habilidade efetiva dessas plantas em tolerar diferentes níveis de estresse hídrico e para a elucidação do papel da disponibilidade de água na ocorrência de cerradão ou FES em áreas de transição.

Espécies comuns às duas áreas, em geral, não variaram seus AFFs em função do tipo vegetacional. Na maioria dos casos, essas espécies se comportaram como generalistas e não apresentaram plasticidade fenotípica para os atributos morfofisiológicos avaliados. A plasticidade fenotípica era esperada, uma vez que é a variação em atributos funcionais que permite espécies ocorrerem simultaneamente em habitats com características ambientais contrastantes. Várias são as explicações

possíveis para estes resultados. Possivelmente, populações dessas espécies têm plasticidade fenotípica em outros atributos funcionais não avaliados. De fato, vários estudos relataram a importância de alterações na morfologia de raízes e nos atributos hidráulicos de folhas e ramos para a ocorrência de plantas em ambientes pobres em nutrientes e limitados em água, respectivamente (Wright & Westoby 1999, Choat et al. 2007, Bhaskar et al. 2007). Outra possível explicação é que essas espécies ocorreriam em ambas as formações, mas estariam na verdade ocupando microhabitats de solo similares nas duas áreas (John et al. 2007). Entretanto, não foi possível testar esta hipótese, pois não foram avaliados os atributos físico-químicos do solo ao redor de cada indivíduo amostrado. Uma última possibilidade é que espécies ocorrem em ambas as áreas sem necessariamente mudar seus AFFs, mas alterando suas taxas de crescimento de acordo com a disponibilidade de recursos. *Croton floribundus* e a palmeira *Syagrus romanzoffiana*, por exemplo, têm um DAP médio de 10,92 cm ($n = 106$) e 11,5 cm (267) no cerradão, enquanto na FES essas mesmas espécies têm um DAP médio de 53,5 cm (451) e 64,4 cm (305), respectivamente (Projeto Parcelas Permanentes/Biota/Fapesp 2006).

Entre os resultados obtidos destacam-se as maiores AFE e concentração foliar de N nas plantas da FES em relação às do cerradão, o que sugere que as adaptações nos AFFs para a ocorrência na FES estão relacionadas a estratégias de investimento que maximizam a habilidade competitiva. Por outro lado, os resultados indicam que espécies do cerradão evoluíram para serem mais tolerantes ao estresse e, portanto, mais conservadoras em relação ao uso de nutrientes. Apesar dessas considerações, a maioria dos AFFs não variou em função do tipo vegetacional, mas variou consideravelmente entre as espécies, de tal forma que para as espécies comuns às duas áreas e aos pares congenéricos, a maior parte da variação interespecífica dos AFFs foi atribuída à filogenia (espécies ou gêneros) e não às divergências entre as áreas. Estes resultados foram encontrados inclusive para AFE e MA/MS, por exemplo, que variaram significativamente entre os tipos de vegetação. Dessa forma, apesar das diferenças consideráveis na disponibilidade de recursos entre o cerradão e a FES, principalmente de nutrientes (tabela 1, ver também tabela 2 no capítulo 1), e da divergência entre as áreas para alguns atributos chaves, os resultados sugerem (1) diversidade de estratégias de crescimento e alocação de recursos e de histórias de vida entre espécies de uma mesma comunidade (ver Ackerly et al. 2002, Knight & Ackerly 2003) e (2) conservação de AFFs em espécies relacionadas filogeneticamente. De fato,

a inércia filogenética para atributos funcionais foliares tem sido relatada em estudos comparativos de savanas e florestas (Hoffmann & Franco 2003, Hao et al. 2008).

Referências

- Ackerly, D.D. & Reich, P.B. 1999. Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts. **American Journal of Botany** 86(9):1272-1281.
- Ackerly, D.D. 2000. Taxon sampling, correlated evolution, and independent contrasts. **Evolution** 54:1480-1492.
- Ackerly, D.D.; Knight, C.A.; Weiss, S.B.; Barton, K. & Starmer, K.P. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. **Oecologia** 130:449-457.
- Aerts, R. & Chapin III, F.S. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. **Advances in Ecological Research** 30:1-67.
- Aerts, R. 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. **Journal of Experimental Botany** 50:29-37.
- Bedford, B.L.; Walbridge, M.R. & Aldous, A. 1999. Patterns in nutrient availability and plant diversity of temperate North American wetlands. **Ecology** 80:2151-2169.
- Bhaskar, R.; Valiente-Banuet, V. & Ackerly, D.D. 2007. Evolution of hydraulic traits in closely related species pairs from mediterranean and nonmediterranean environments of North America. **New Phytologist** 176:718-726.
- Bonal, D.; Sabatier, D.; Montpied, P.; Tremeaux, D. & Guehl, J.M. 2000. Interspecific variability of $\delta^{13}\text{C}$ among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration. **Oecologia** 124:454-468.
- Castro-Díez, P.; Puyravaud, J.P. & Cornelissen, J.H.C. 2000. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types. **Oecologia** 124:476-486.
- CEPAGRI – Centro de Pesquisas meteorológicas e climáticas aplicadas à agricultura. 2009. **Clima dos Municípios Paulistas**. Disponível em: <http://www.cpa.unicamp.br/outras-informacoes/clima-dos-municipios-paulistas.html>; Acesso em 22.XI.2009.
- Choat, B.; Sack, L. & Holbrook, N.M. 2007. Diversity of hydraulic traits in nine *Cordia* species growing in tropical forests with contrasting precipitation. **New Physiology** 175:686-698.

- Coletta, L.D.; Nardoto, G.B.; Latansio-Aidar, S.R.; Rocha, H.R.; Aidar, M.P.M. & Ometto, J.P.H.B. 2009. Isotopic view of vegetation and carbon and nitrogen cycles in a cerrado ecosystem, southeastern Brazil. **Scientia Agricola** 66(4):467-475.
- Dawson, T.E.; Mambelli, S.; Plamboeck, A.H.; Templer, P.H. & Tu, K.P. 2002. Stable isotopes in plant ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics** 33:507-559.
- Durigan, G. & Ratter, J.A. 2006. Successional changes in Cerrado and Cerrado/Forest Ecotonal vegetation in western São Paulo State, Brazil, 1962-2000. **Edinburg Journal of Botany** 63(1):119-130.
- Evans, J.R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. **Oecologia** 78:9-19.
- Falster, D.S. & Westoby, M. 2003. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? **New Phytologist** 158:509-525.
- Farquhar, G.D. & Richards, R.A. 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. **Australian Journal of Plant Physiology** 11:539-552.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. **Evolution** 39:783-791,
- Fensham, R.J. & Bowman, D.M.J.S. 1995. A comparison of foliar nutrient concentration in trees from monsoon rainforest and savanna in northern Australia. **Australian Journal of Ecology** 20:335-339.
- Field, C.; Merino, J. & Mooney, H.A. 1983. Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens. **Oecologia** 60:384-389.
- Fonseca, C.R.; Overton, J.M.; Collins, B. & Westoby, M. 2000. Shifts in trait combinations along rainfall and phosphorus gradients. **Journal of Ecology** 88:964-977.
- Franco, A.C.; Bustamante, M.; Caldas, L.S.; Goldstein, G.; Meinzer, F.C.; Kozovits, A.R.; Rundel, R. & Coradin, V.T.R. 2005. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. **Trees** 19:326-335.
- Furley, P.A. & Ratter, J.A. 1988. Soil resources and plant communities of the central Brazilian Cerrado and their development. **Journal of Biogeography** 15:97-108.
- Fyllas, N.M., Patiño, S.; Baker, T.R.; Nardoto, G.B.; Martinelli, L.A.; Quesada, Q.A.; Paiva, R.; Schwarz, M.; Horna, V.; Mercado, L.M.; Santos, A.; Arroyo, L.; Jiménez,

- E.M.; Luizão, F.J.; Neill, D.A.; Silva, N.; Prieto, A.; Rudas, A.; Silveira, M.; Vieira, I.C.G.; Lopez-Gonzalez, G.; Malhi, Y.; Phillips, O.L. & Lloyd, J. 2009. Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: phylogeny, soils and climate. **Biogeosciences Discussions** 6:3707-3769.
- Garnier, E. & Laurent, G. 1994. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. **New Phytologist** 128:725-736.
- Güsewell, S. & Koerselman, W. 2002. Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants. **Perspectives in Ecology, Evolution and Systematics** 5:37-61.
- Güsewell, S. 2004. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. **New Phytologist** 164:243-266.
- Hao, G.; Hoffmann, W.A.; Scholz, F.G.; Bucci, S.J.; Meinzer, F.C.; Franco, A.C.; Cao, K. & Goldstein, G. 2008. Stem and leaf hydraulics of congeneric tree species from adjacent tropical savanna and forest ecosystems. **Oecologia** 155(3):405-415.
- Haridasan, M. & Araújo, G.M. 2005. Perfil nutricional de espécies lenhosas de duas florestas semidecíduas em Uberlândia, MG. **Revista Brasileira de Botânica** 28:295-303.
- Haridasan, M. 1987. Distribution and mineral nutrition of aluminum accumulating species in different plant communities of the cerrado region of central Brazil. pp. 309-348. In: San José, J.J. & Montes, R. (eds.). **La Capacidad Bioproductiva de Sabanas**. I.V.I.C., Caracas, Venezuela.
- Haridasan, M. 2008. Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. **Brazilian Journal of Plant Physiology** 20(3):183-195.
- Hoffmann, W.A. & Franco, A.G. 2003. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. **Journal of ecology** 91:475-484.
- Hoffmann, W.A.; Franco, A.C.; Moreira, M.Z. & Haridasan, M. 2005. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. **Functional Ecology** 19:932-940.
- Högberg, P. & Alexander, I.J. 1995. Roles of root symbioses in African woodland and forest: evidence from ¹⁵N abundance and foliar analyses. **Journal of Ecology** 83:217-224.
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia Estatística. 2006. **Mapa de Biomas e de Vegetação**. Disponível em <http://www.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/noticia>

[visualiza.php?id_noticia=169&id_pagina=1](#); Acesso em 27.III.2009.

- Jansen, S.; Broadley, M.R.; Robbrecht, E. & Smets, E. 2002. Aluminum hyperaccumulation in angiosperms: a review of its phylogenetic significance. **Botanical Review** 68:235-269.
- John, R.; Dalling, J.W.; Harms, K.E.; Yavitt, J.B.; Stallard, R.F.; Mirabello, M.; Hubbell, S.P.; Valencia, R.; Navarrete, H.; Vallejo, M. & Foster, R.B. 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 104(3):864-869.
- Juhász, C.E.P.; Cursi, P.R.; Cooper, M.; Oliveira, T.C. & Rodrigues, R.R. 2006. Dinâmica físico-hídrica de uma toposseqüência de solos sob savana florestada (Cerradão) em Assis, SP. **Revista Brasileira de Ciência do Solo** 30:401-412.
- Knight, C.A. & Ackerly, D.D. 2003. Evolution and plasticity of photosynthetic thermal tolerance, specific leaf area and leaf size: congeneric species from desert and coastal environments. **New Phytologist** 160:337-347.
- Knight, C.A.; Vogel, H.; Kroymann, J.; Shumate, A.; Witsenboer, H. & Mitchell-Olds, T. 2006. Expression profiling and local adaptation of *Boechera holboellii* populations for water use efficiency across a naturally occurring water stress gradient. **Molecular Ecology** 15:1229-1237.
- Kronka, F.J.N.; Nalon, M.A.; Matsukuma, C.K.; Kanashiro, M.S.S.; Pavão, M.; Shida, C.N.; Joly, C.A.; Couto, H.T.Z.; Baitello, J.B. & Guillaumon, J.R. 2005. **Inventário florestal da vegetação natural do Estado de São Paulo**. Secretaria de Estado do Meio Ambiente, São Paulo, Brasil.
- Kozovits, A.R.; Bustamante, M.M.C.; Garofalo, C.R.; Bucci, S.; Franco, A.C.; Goldstein, G. & Meinzer, F.C. 2007. Nutrient resorption and patterns of litter production and decomposition in a Neotropical Savanna. **Functional Ecology** 21:1034-1043.
- Lajtha, K. & Marshall, J.D. 1994. Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. pp. 1-21. In: Lajtha, K. & Michener, R.H. (eds.). **Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science**. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Lambers, H.; Chapin III, F.S.; Pons, T.L. 2008. **Plant Physiological Ecology**. 2nd ed. Springer, New York, USA.
- Mantovani, A. 1999. A method to improve leaf succulence quantification. **Brazilian Archives of Biology and Technology** 42:(1)9-14.
- Moles, A.; Westoby, M. 2000. Do small leaves expand faster than large leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage? **Oikos** 90:517-526.

- Moreira, A.G. & Klink, C.A. 2000. Biomass allocation and growth of tree seedlings from two contrasting Brazilian Savannas. **Ecotropicos** 13:43-51.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** 403:853-858.
- Nardoto, G.B.; Bustamante, M.M.C.; Pinto, A.S. & Klink, C. A. 2006. Nutrient use efficiency at ecosystem and species level in savanna areas of Central Brazil and impacts of fire. **Journal of Tropical Ecology** 22(2):191-201.
- Nardoto, G.B.; Ometto, J.P.H.B.; Ehleringer, J.R.; Higuchi, N.; Bustamante, M.M.C. & Martinelli, L.A. 2008. Understanding the Influences of Spatial Patterns on N Availability Within the Brazilian Amazon Forest. **Ecosystems** 11:1234-1246.
- Ometto, J.P.H.B.; Ehleringer, J.R.; Domingues, T.F.; Berry, J.A.; Ishida, F.Y.; Mazzi, E.; Higuchi, N.; Flanagan, L.B.; Nardoto, G.B. & Martinelli, L.A. 2006. The stable carbon and nitrogen isotopic composition of vegetation in tropical forests of the Amazon Basin, Brazil. **Biogeochemistry** 79:251-274.
- Paulilo, M.T.S. & Felipe, G.M. 1998. Growth of the shrub-tree flora of the Brazilian Cerrados-a review. **Tropical Ecology** 39(2):165-174.
- Prior, L.D.; Eamus, D. & Bowman, D.M.J.S. 2003. Leaf Attributes in the Seasonally Dry Tropics: A Comparison of Four Habitats in Northern Australia. **Functional Ecology** 17(4):504-515.
- Projeto Parcelas Permanentes/Biota/Fapesp. 2006. **IV Relatório Temático do Projeto Parcelas Permanentes.**
- Reich, P.B.; Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. **Ecological Monographs** 62(3):365-392.
- Reich, P.B.; Walters, M.B.; Ellsworth, D.S.; Vose, J.M.; Volin, J.C.; Gresham, C. & Bowman, W. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. **Ecology** 80(6):1955-1969.
- Reich, P.B.; Wright, I.J.; Cavender-Bares, J.; Craine, J.M.; Oleksyn, J.; Westoby, M. & Walters, M.B. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Sciences** 164:143-164.
- Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do Bioma Cerrado. Pp. 89-166. In: Sano, S. & Almeida, S. (eds.). **Cerrado: ambiente e flora**. Embrapa-CPAC, Brasília, Brasil.

- Rosenthal, R. & Rosnow, R.L. 1985. **Contrast Analysis: Focused Comparisons in the Analysis of Variance**. Cambridge University Press, New York, USA.
- 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):1-16.
- Scarpa, F.M. 2007. Estudo comparativo do crescimento de plântulas e dos atributos foliares em espécies do Cerrado e da Mata Atlântica. Tese de doutorado, UNICAMP, Brasil.
- Scheidegger, Y.; Saurer, M.; Bahn, M. & Siegwolf, R. 2000. Linking stable oxygen and carbon isotopes with stomatal conductance and photosynthetic capacity: a conceptual model. **Oecologia** 125:350-357.
- Veloso, H.P. 1992. **Manual técnico da vegetação brasileira**. IBGE-Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro, Brasil.
- Virgona, J.M. & Farquhar, G.D. 1996. Genotypic variation in relative growth rate and carbon isotope discrimination in sunflower is related to photosynthetic capacity. **Aust. Journal of Plant Physiology** 23:227-44.
- Vitousek, P.M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. **Ecology** 65:285-298.
- Webb, C.O. & Donoghue, M.J. 2005. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. **Molecular Ecology Notes** 5:181-183.
- Webb, C.O.; Ackerly, D.D. & Kembel, S.W. 2008. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and character evolution. **Bioinformatics** 24:2098-2100.
- Westoby, M.; Falster, D.S.; Moles, A.T.; Vesk, P.A. & Wright, I.J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology and Systematics** 33:125-159.
- Witkowski, E.T.F. & Lamont, B.B. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia** 88:486-493.
- Wright, I.J. & Westoby, M. 1999. Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rain gradients. **Journal of Ecology** 87:85-97.
- Wright, I.J.; Ackerly, D.D.; Bongers, F.; Harms, K.E.; Ibarra-Manríquez, G.; Martínez-Ramos, M.; Mazer, S.J.; Muller-Landau, H.C.; Paz, H.; Pitman, N.C.A.; Poorter, L.; Silman, M.; Vriesendorp, C.F.; Webb, C.O.; Westoby, M. & Wright, S.J. 2007.

Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. **Annals of Botany** 99:1003-1015.

- Wright, I.J.; 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, U.; Oleksyn, 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.
- Zarcinas, B.A.; Cartwright, B. & Spouncer, L.R. 1987. Nitric acid and multi-element analysis of plant material by inductively coupled plasma spectrometry. **Communications in soil science and plant analysis** 18(1):131-146.

Tabela 1. Principais características das áreas de cerradão e de FES estudadas.

Característica ¹	Área	
	Cerradão (Estação Ecológica de Assis)	FES (Estação Ecológica dos Caetetus)
Área (ha)	1.312	2.178
Riqueza de espécies arbóreas (DAP > 5 cm)	118 (44 famílias)	148 (44 famílias)
Altitude média (m)	505	522
Clima		
Precipitação pluviométrica anual (mm)	1.440	1.465
Temperatura média anual (°C)	22,1	21,3
Tipo climático (sistema de classificação de Koeppen)	Cwa - mesotérmico, subtropical com estação seca no inverno	Cwa - mesotérmico, subtropical com estação seca no inverno
Solo		
pH (solução de KCl)	3,92 ± 0,01 b	5,35 ± 0,04 a
P (mg.dm ⁻³)	3,53 ± 0,06 b	4,88 ± 0,15 a
Soma de bases ³ (mmol _c .dm ⁻³)	3,91 ± 0,11 b	50,64 ± 1,83 a
Al (mmol _c .dm ⁻³)	11,35 ± 0,13 a	0,55 ± 0,07 b
CTC ⁴ (mmol _c .dm ⁻³)	43,14 ± 0,59 b	67,32 ± 0,18 a
Tipo de solo predominante	Latossolo amarelo, bem drenado, textura arenosa	Argissolo vermelho-amarelo, bem drenado, textura média argilosa

¹Fontes: dados climáticos obtidos de CEPAGRI 2009, demais dados obtidos do Projeto Parcelas Permanentes/Biota/Fapesp (2006); para os atributos químicos do solo, as amostras foram coletadas na profundidade de 5-20 cm. Para cada atributo, médias seguidas de letras diferentes indicam diferenças significativas entre as áreas (teste *t*, *p* < 0,05). ³Bases incluem K, Ca, e Mg. ⁴CTC: capacidade de troca catiônica (Soma de bases + Al + H).

Tabela 2. Espécies arbóreas selecionadas para a comparação dos atributos foliares funcionais do cerrado e da floresta estacional semidecidual (FES) e os respectivos grupos em que foram incluídas para as análises (espécies comuns às duas áreas, pares congênericos ou espécies mais abundantes).

Espécie	Família	Espécies comuns	Pares congênericos		Espécies mais abundantes	
			Cerradão	FES	Cerradão	FES
<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll. Arg.	Apocynaceae					X
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	Anacardiaceae					X
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	Meliaceae	X				
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Salicaceae	X				
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	Urticaceae	X				
<i>Centrolobium tomentosum</i> Guillemin ex Benth.	Fab.-Faboideae					X
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl.	Sapotaceae					X
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Fab.-Caesalpinioideae	X				X
<i>Croton floribundus</i> Spreng.	Euphorbiaceae	X				X
<i>Cupania tenuivalvis</i> Radlk.	Sapindaceae	X				
<i>Duguetia furfuracea</i> (A. St.-Hil.) Saff.	Annonaceae		X			
<i>Duguetia lanceolata</i> A. St.-Hil.	Annonaceae			X		
<i>Esenbeckia leiocarpa</i> Engl.	Rutaceae					X
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	Fab.-Caesalpinioideae			X		
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne	Fab.-Caesalpinioideae		X			
<i>Mabea fistulifera</i> Mart.	Euphorbiaceae	X				
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	Fab.-Faboideae		X			X
<i>Machaerium stipitatum</i> (DC.) Vogel	Fab.-Faboideae			X		
<i>Metrodorea nigra</i> A. St.-Hil.	Rutaceae					X
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	Myrtaceae	X				
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	Myrtaceae					X
<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.	Myrtaceae					X
<i>Nectandra cuspidata</i> Nees	Lauraceae		X			X
<i>Nectandra oppositifolia</i> Nees & Mart.	Lauraceae			X		
<i>Ocotea corymbosa</i> (Meisn.) Mez	Lauraceae		X			X
<i>Ocotea indecora</i> (Schott) Mez	Lauraceae			X		X
<i>Pera obovata</i> (Klotzsch) Baill.	Euphorbiaceae					X
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	Burseraceae					X
<i>Roupala brasiliensis</i> Klotzsch	Proteaceae			X		
<i>Roupala montana</i> Aubl.	Proteaceae		X			
<i>Savia dictyocarpa</i> Müll. Arg.	Phyllanthaceae					X
<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	Siparunaceae	X				
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	Arecaceae	X				X
<i>Symplocos mosenii</i> Brand	Symplocaceae					X
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Anacardiaceae					X
<i>Trichilia catigua</i> A. Juss.	Meliaceae					X
<i>Trichilia clausenii</i> C. DC.	Meliaceae					X
<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	Vochysiaceae					X
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	Annonaceae					X
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	Rutaceae	X				

Tabela 3. Valores médios (\pm erro padrão) dos atributos foliares funcionais de árvores do cerradão e da floresta estacional semidecidual (FES). Níveis de significância em negrito indicam diferença significativa entre os tipos de vegetação ou entre espécies (ANOVA fatorial; $p < 0,05$).

Atributo foliar	Espécies comuns				Pares congenéricos			
	cerradão	FES	$P_{\text{tipo de vegetação}}$	$P_{\text{espécies}}$	cerradão	FES	$P_{\text{tipo de vegetação}}$	$P_{\text{gêneros}}$
Tamanho da folha (cm ²)	23,65 \pm 3,65	27,56 \pm 4,18	0,105	<0,001	28,81 \pm 2,66	27,81 \pm 3,49	0,692	0,128
AFE (cm ² .g ⁻¹)	116,45 \pm 3,98	125,54 \pm 3,7	0,124	0,004	74,21 \pm 4,79	116,82 \pm 8,23	0,029	0,133
EF (mm)	0,23 \pm 0,01	0,23 \pm 0,01	0,456	<0,001	0,32 \pm 0,02	0,23 \pm 0,01	0,095	0,122
DF (g.cm ⁻³)	0,44 \pm 0,02	0,42 \pm 0,02	0,087	<0,001	0,49 \pm 0,01	0,43 \pm 0,01	0,077	0,174
SF (g.m ⁻²)	14,39 \pm 0,56	12,96 \pm 0,63	0,016	<0,001	12,99 \pm 0,76	14,52 \pm 0,84	0,524	0,201
MA/MS (g.g ⁻¹)	1,98 \pm 0,09	1,92 \pm 0,09	0,224	<0,001	1,47 \pm 0,09	1,88 \pm 0,06	0,045	0,077
C (%)	48,57 \pm 0,25	47,98 \pm 0,32	0,167	0,001	50,8 \pm 0,26	48,87 \pm 0,34	0,059	0,378
N (%)	2,41 \pm 0,05	2,41 \pm 0,06	0,991	0,002	2,04 \pm 0,14	2,52 \pm 0,14	0,060	0,008
P (%)	0,11 \pm 0,004	0,11 \pm 0,004	0,240	<0,001	0,08 \pm 0,003	0,10 \pm 0,009	0,227	0,076
K (%)	0,76 \pm 0,05	1,19 \pm 0,08	<0,001	<0,001	0,35 \pm 0,02	0,89 \pm 0,04	<0,001	0,014
Ca (%)	0,75 \pm 0,06	1,04 \pm 0,08	0,006	<0,001	0,48 \pm 0,03	0,84 \pm 0,11	0,209	0,289
Mg (%)	0,38 \pm 0,02	0,31 \pm 0,02	0,247	0,006	0,17 \pm 0,01	0,21 \pm 0,01	0,247	0,451
S (%)	0,19 \pm 0,01	0,19 \pm 0,01	0,478	0,002	0,12 \pm 0,003	0,20 \pm 0,004	<0,001	0,091
Fe (mg.kg ⁻¹)	212,87 \pm 9,42	155,79 \pm 6,95	0,005	0,075	166,45 \pm 12,1	94,29 \pm 5,64	0,007	0,114
Mn (mg.kg ⁻¹)	1019,41 \pm 113,72	681,09 \pm 70,46	0,052	0,001	468,56 \pm 65,59	475,07 \pm 56,5	0,867	0,733
Zn (mg.kg ⁻¹)	20,69 \pm 1,1	25,11 \pm 1,81	0,125	0,001	14,89 \pm 1,11	17,96 \pm 1,52	0,128	0,002
Cu (mg.kg ⁻¹)	9,27 \pm 0,52	8,58 \pm 0,41	0,358	0,007	6,57 \pm 0,79	9,51 \pm 0,79	0,099	0,066
Al (mg.kg ⁻¹)	306,36 \pm 41,08	199,24 \pm 29,68	<0,001	<0,001	231,36 \pm 20,85	156,13 \pm 16,53	0,022	0,005
Razão C:N	20,85 \pm 2,57	20,61 \pm 2,54	0,731	0,006	28,28 \pm 1,6	22,4 \pm 1,64	0,045	0,010
Razão N:P	22,43 \pm 0,49	23,98 \pm 0,68	0,112	0,001	25,99 \pm 1,11	28,04 \pm 1,61	0,787	0,084
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-29,95 \pm 0,17	-30,06 \pm 0,16	0,683	0,025	-29,59 \pm 0,14	-30,51 \pm 0,29	0,266	0,830

Tabela 4. Fração da variância total explicada pelo tipo vegetacional (cerradão ou FES) ou pelas espécies/gêneros.

Atributo foliar	Espécies comuns		Pares congênericos	
	Tipo vegetacional	Espécies	Tipo vegetacional	Gêneros
Tamanho da folha (cm ²)	0,006	0,931	0,008	0,672
AFE (cm ² .g ⁻¹)	0,024	0,532	0,321	0,506
EF (mm)	0,001	0,867	0,157	0,571
DF (g.cm ⁻³)	0,005	0,879	0,121	0,300
SF (g.m ⁻²)	0,028	0,778	0,024	0,573
MA/MS (g.g ⁻¹)	0,005	0,778	0,173	0,490
C (%)	0,018	0,636	0,231	0,262
N (%)	< 0,001	0,577	0,078	0,801
P (%)	0,008	0,732	0,057	0,607
K (%)	0,146	0,607	0,709	0,118
Ca (%)	0,071	0,675	0,091	0,371
Mg (%)	0,018	0,656	0,071	0,232
S (%)	0,005	0,654	0,792	0,080
Fe (mg.kg ⁻¹)	0,167	0,340	0,332	0,283
Mn (mg.kg ⁻¹)	0,041	0,739	0,003	0,256
Zn (mg.kg ⁻¹)	0,018	0,639	0,024	0,796
Cu (mg.kg ⁻¹)	0,010	0,568	0,105	0,559
Al (mg.kg ⁻¹)	0,100	0,668	0,090	0,650
Razão C:N	0,001	0,514	0,099	0,777
Razão N:P	0,018	0,602	0,003	0,677
δ ¹³ C (‰)	0,002	0,386	0,096	0,123

Tabela 5. Valores médios (\pm erro padrão) dos atributos foliares das espécies mais abundantes do cerradão e da floresta estacional semidecidual (FES). Níveis de significância em negrito indicam diferença significativa entre os tipos de vegetação (teste *t*; *g*/ = 1,22 exceto para tamanho da folha em que *g*/ = 1,21; *p* < 0,05).

Atributo foliar	Cerradão	FES	<i>p</i>
Tamanho da folha (cm ²)	18,61 \pm 2,16	44,75 \pm 9,36	0,033
AFE (cm ² .g ⁻¹)	98,82 \pm 4,31	128,29 \pm 6,85	0,013
EF (mm)	0,25 \pm 0,01	0,22 \pm 0,01	0,217
DF (g.cm ⁻³)	0,44 \pm 0,02	0,41 \pm 0,02	0,456
SF (g.m ⁻²)	14,94 \pm 1,17	13,11 \pm 0,62	0,473
MA/MS (g.g ⁻¹)	2,24 \pm 0,15	2,09 \pm 0,11	0,553
C (%)	48,48 \pm 0,68	47,96 \pm 0,33	0,666
N (%)	2,09 \pm 0,14	2,71 \pm 0,08	0,009
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-29,96 \pm 0,23	-29,71 \pm 0,26	0,598
Razão C:N	25,13 \pm 1,43	18,21 \pm 0,61	0,004

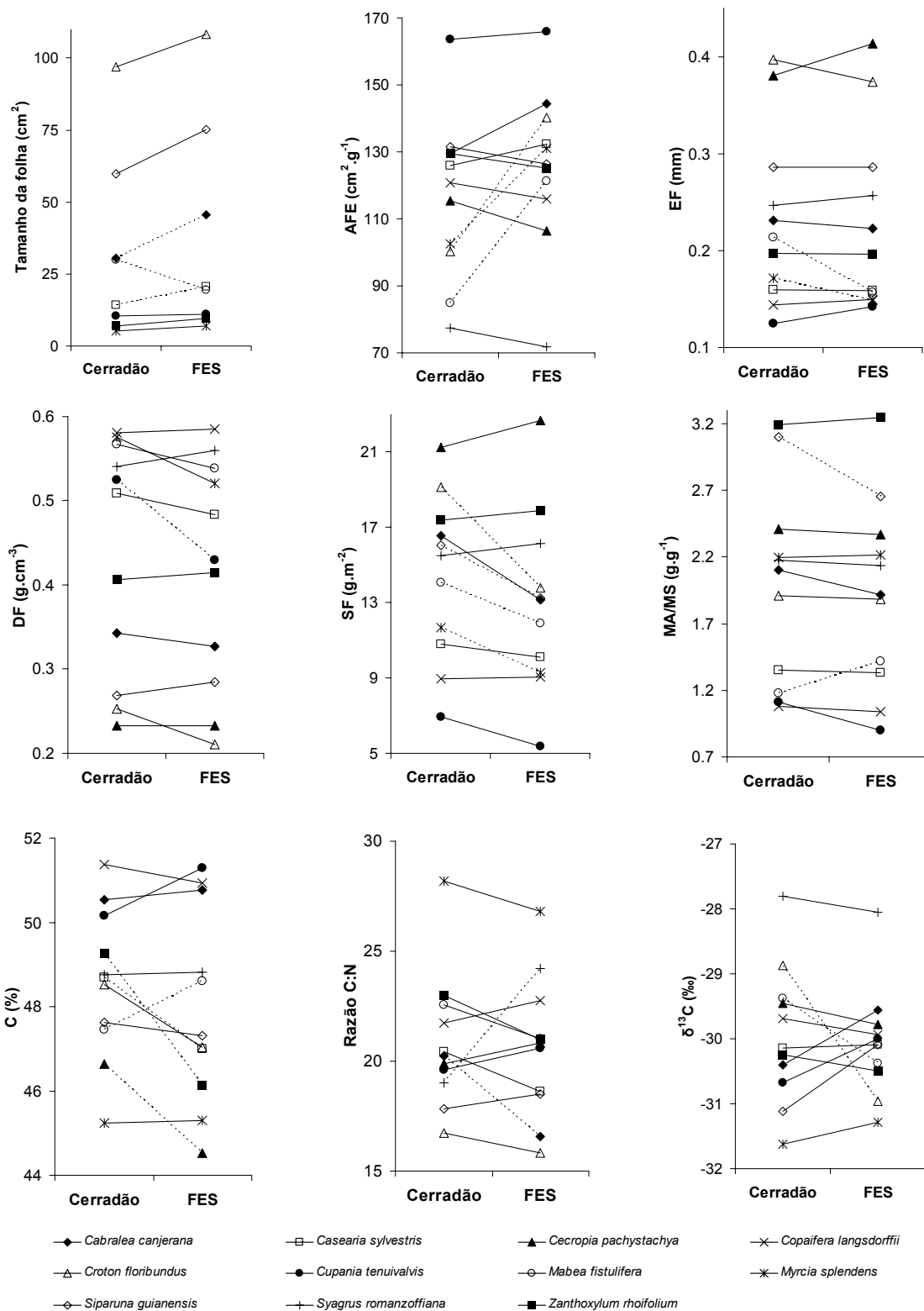


Figura 1. Atributos foliares funcionais de espécies comuns ao cerradão e a FES. Linhas tracejadas indicam diferenças significativas entre as populações de cada tipo vegetal (teste *t*; *gl* = 1,10; *p* < 0,05).

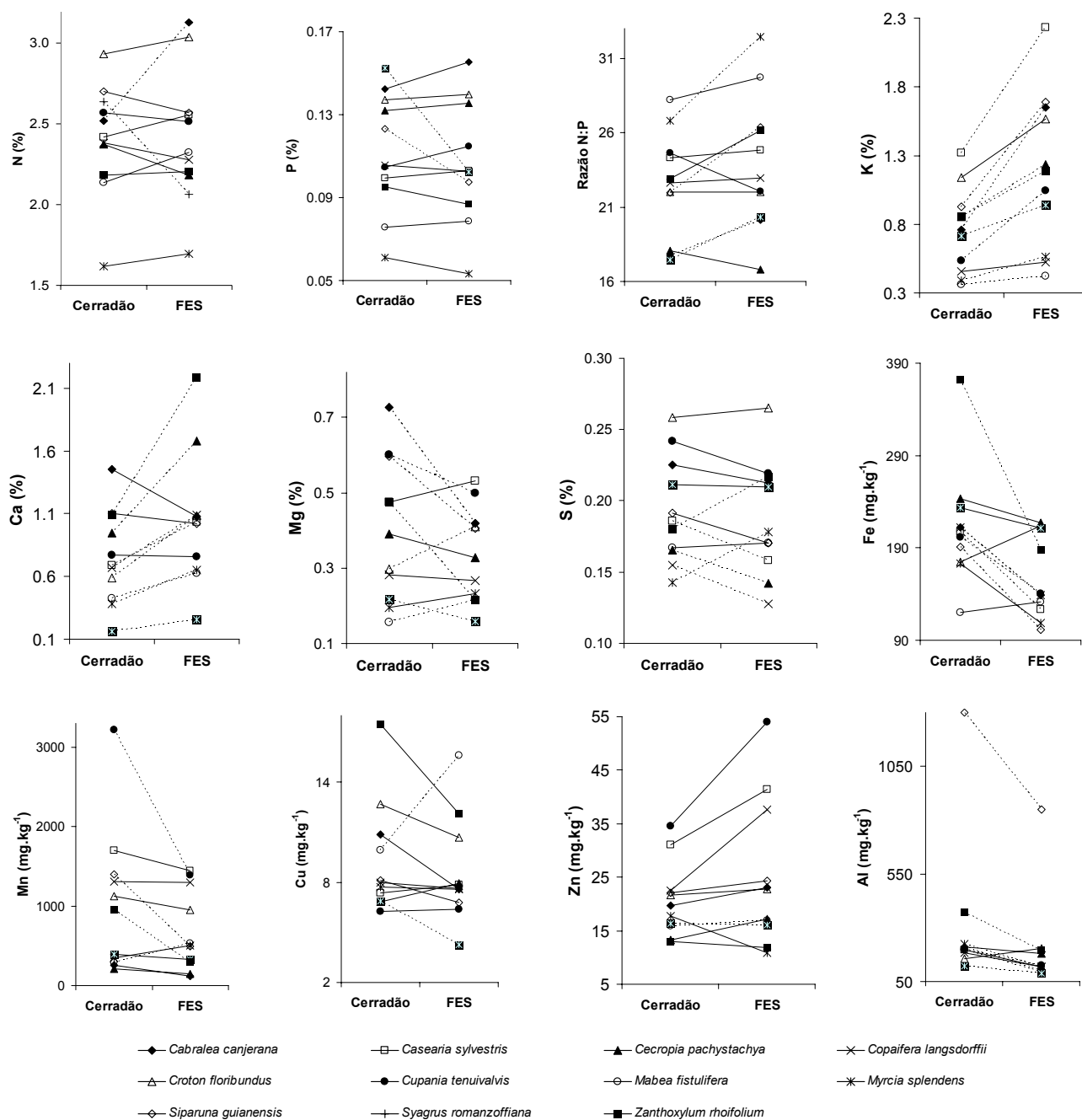


Figura 2. Concentração foliar de nutrientes e Al e razão N:P de espécies comuns ao cerrado e a FES. Linhas tracejadas indicam diferenças significativas entre as populações de cada tipo vegetacional (teste t ; $g/l = 1,10$; $p < 0,05$).

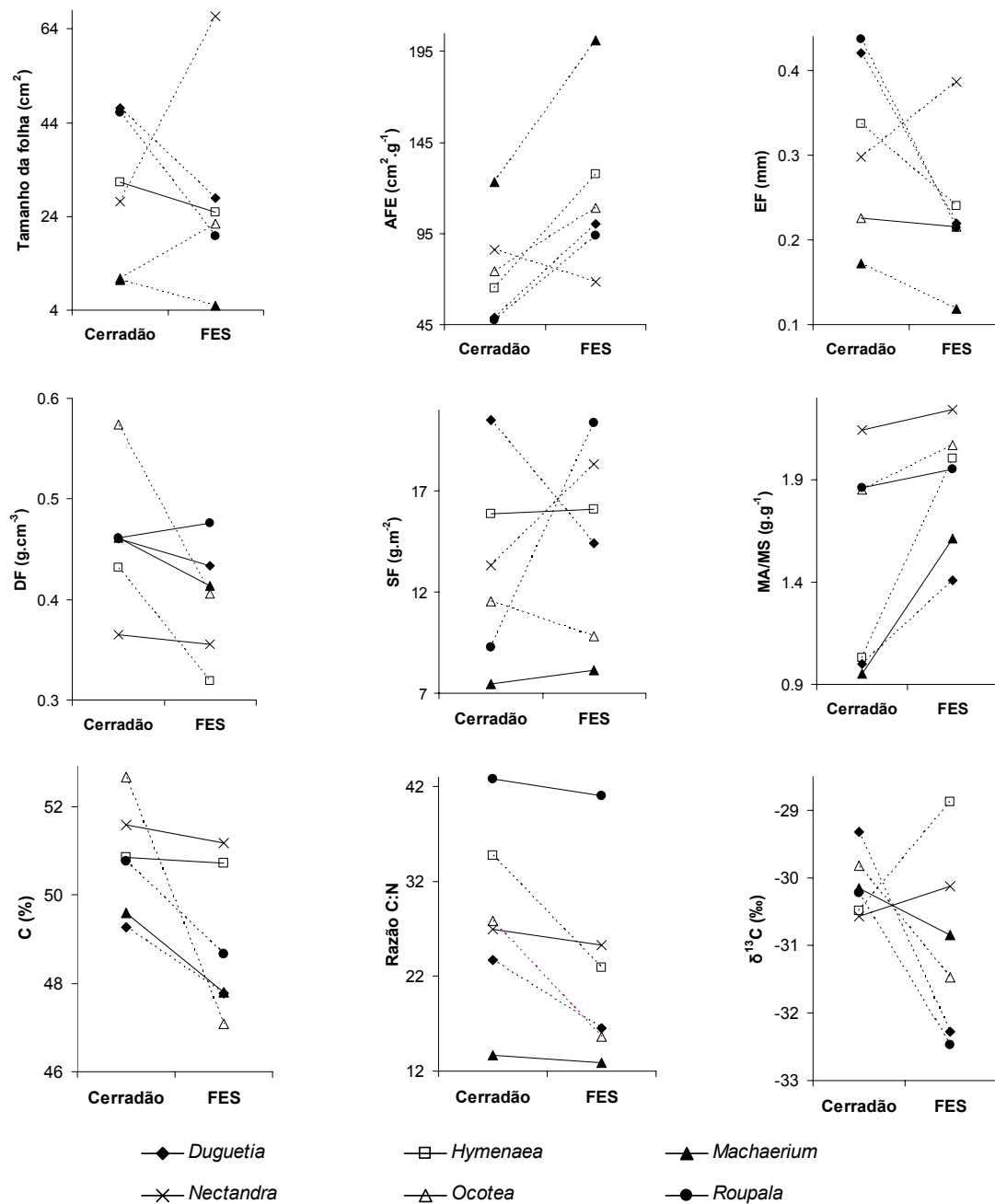


Figura 3. Atributos foliares funcionais de pares congênericos do cerradão e da FES. Linhas tracejadas indicam diferenças significativas entre espécies de cada tipo vegetacional (teste *t*; *gl* = 1,10; *p* < 0,05).

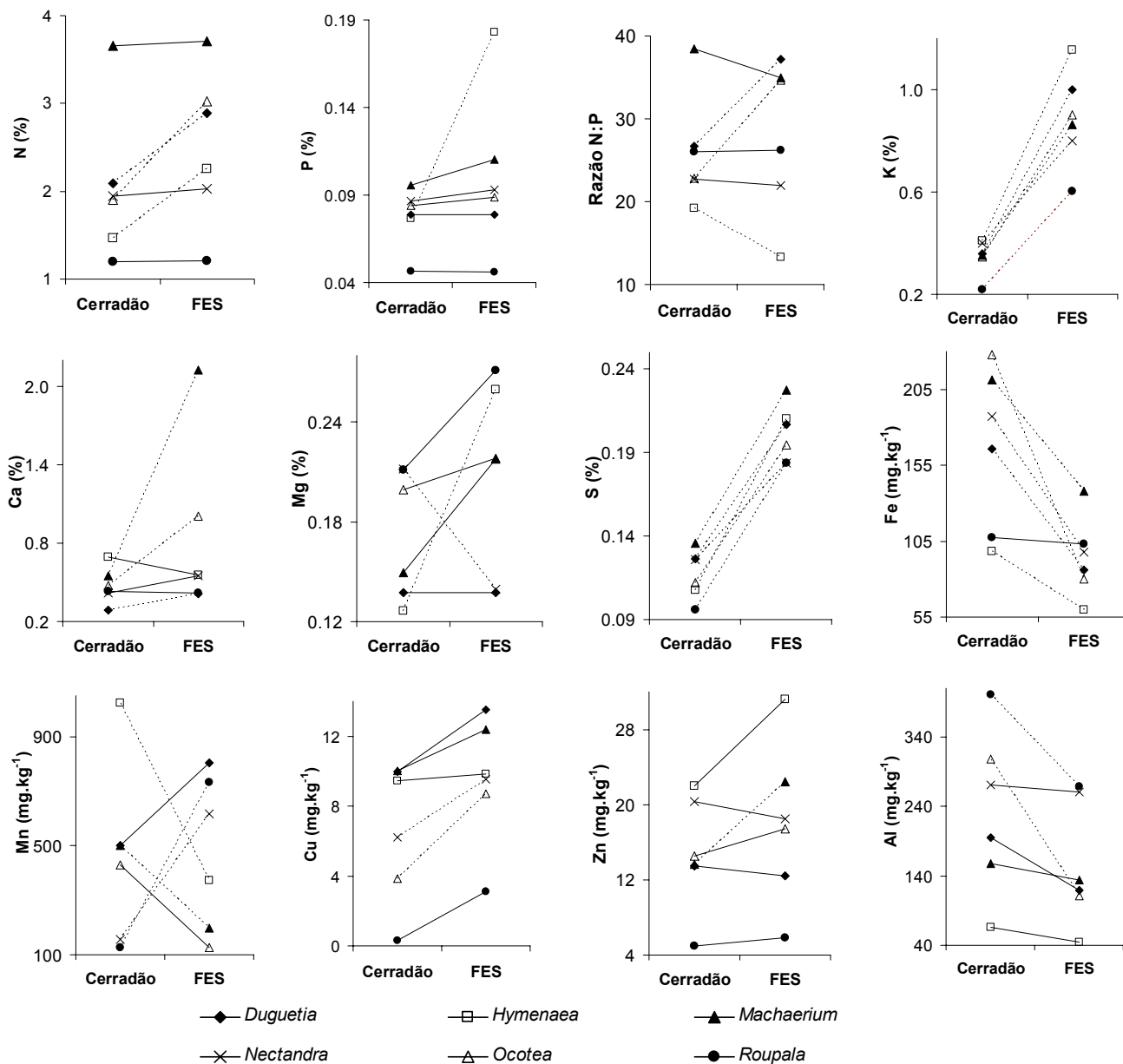


Figura 4. Concentração foliar de Al e nutrientes e razão N:P de pares congêneros do cerrado e da FES. Linhas tracejadas indicam diferenças significativas entre as espécies de cada tipo vegetacional (teste t , $gl = 1,10$; $p < 0,05$).

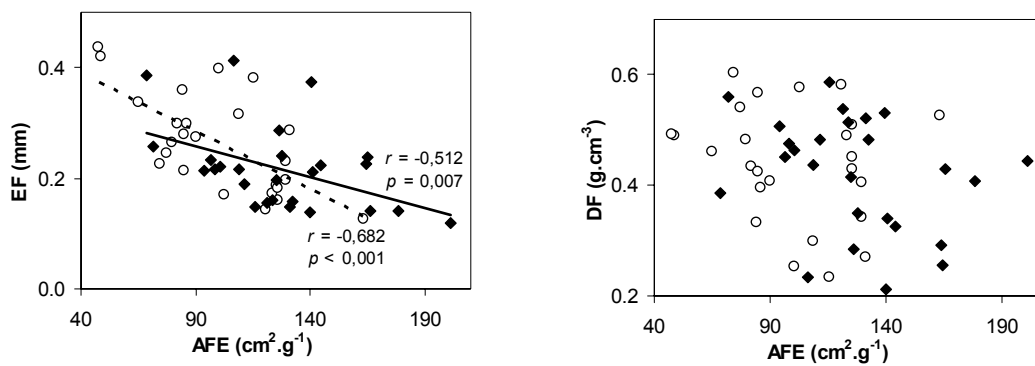


Figura 5. Correlação entre área foliar específica (AFE) e espessura foliar (EF) e entre AFE e densidade do tecido foliar (DF). Quando a linha de regressão está presente, o coeficiente de correlação de Pearson (r) é significativo ($p < 0,05$). $n = 25$ para o cerradão e 26 para a FES. Cerradão: círculos vazios e linhas tracejadas, FES: losangos cheios e linhas contínuas.

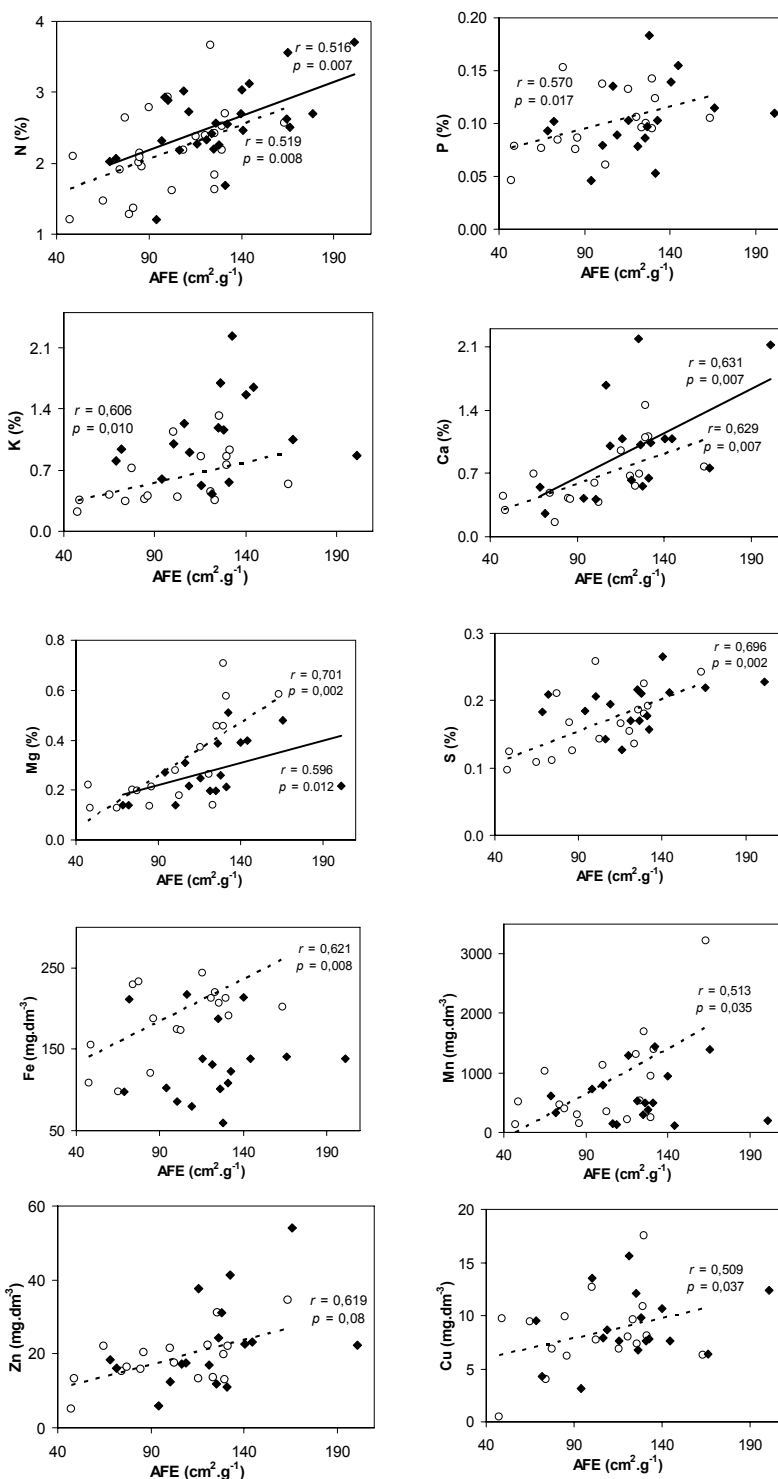


Figura 6. Correlação entre AFE e concentração foliar de nutrientes para o cerradão e a FES. Quando a linha de regressão está presente, o coeficiente de correlação de Pearson (r) é significativo ($p < 0,05$). Para N, $n = 25$ para o cerradão e 26 para a FES. Para os demais nutrientes $n = 17$. Cerradão: círculos vazios e linhas tracejadas, FES: losangos cheios e linhas contínuas.

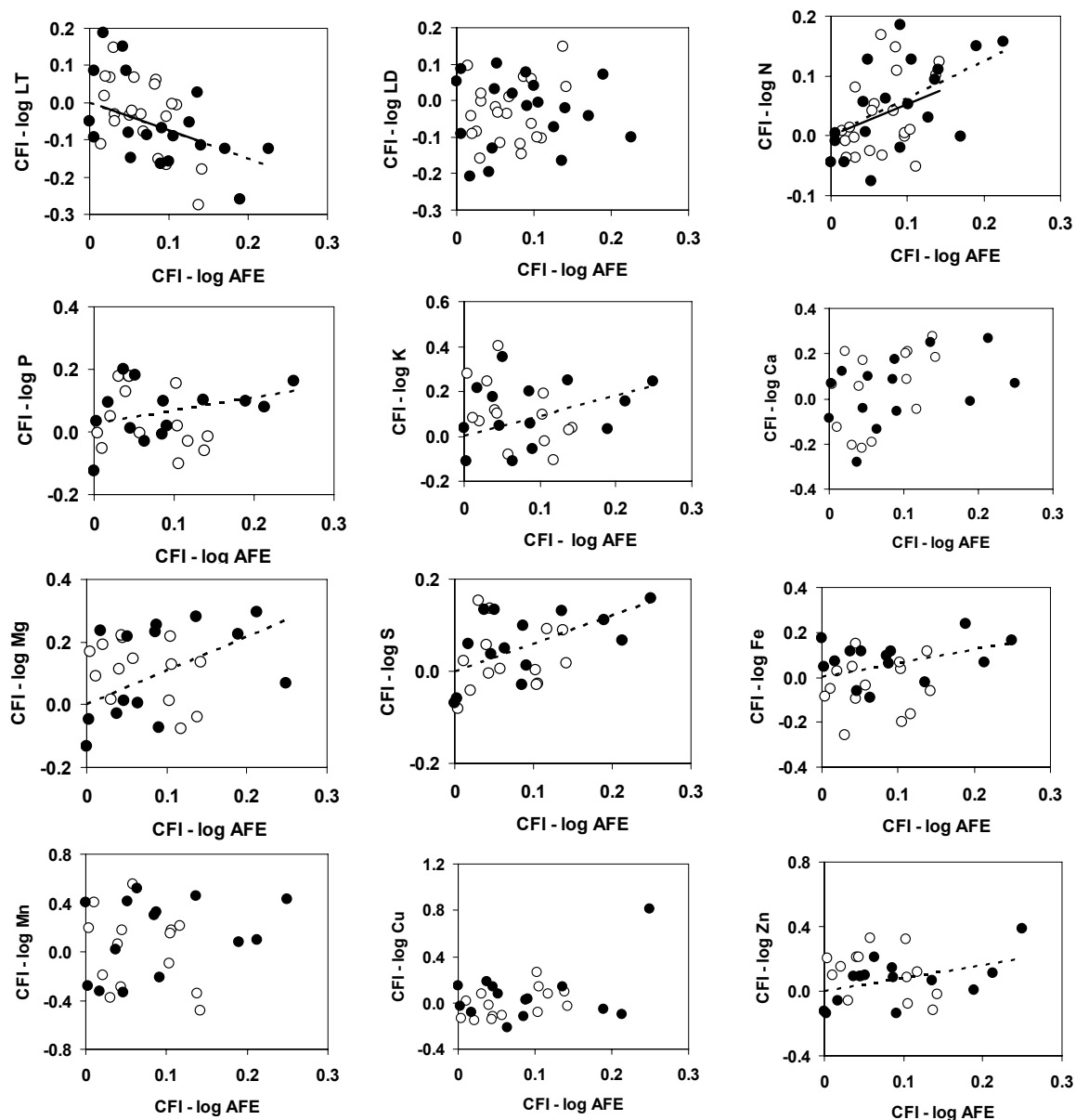


Figura 7. Correlação da área foliar específica (AFE) com a densidade (DF) e a espessura foliar (EF) e com a concentração foliar de nutrientes considerando os contrastes filogenéticos independentes (CFIs). Quando a linha de regressão está presente, o coeficiente de correlação de Pearson (r) é significativo ($p < 0,05$). Cerradão: círculos cheios e linhas tracejadas, FES: círculos vazios e linhas contínuas.

Capítulo 3 - Diferenças funcionais entre o cerrado e a floresta estacional semidecidual do sudeste do Brasil: evidências a partir da abundância natural de ^{15}N

Resumo - A mensuração da abundância natural de ^{15}N é uma ferramenta relativamente simples e eficiente para o entendimento da dinâmica de N em um ecossistema. O objetivo deste estudo foi comparar a abundância natural de ^{15}N em cerrado (savana florestada) e em floresta estacional semidecidual (FES) no sudeste do Brasil. Foram testadas as hipóteses de que a FES, mais rica em N, teria valores de $\delta^{15}\text{N}$ no solo e nas folhas das plantas mais positivos, enquanto o cerrado, mais pobre em N, teria maior amplitude nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar. Mediu-se a concentração de N e o $\delta^{15}\text{N}$ em duas profundidades de solo e nas folhas de 27 espécies arbóreas do cerrado e 26 da FES. A concentração total de N diminuiu, enquanto o $\delta^{15}\text{N}$ aumentou com a profundidade do solo. Independentemente da profundidade, o solo da FES apresentou maiores concentração total de N e valores de $\delta^{15}\text{N}$ quando comparado ao solo do cerrado. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar variaram de -6,35‰ a 5,90‰ no cerrado e de -2,34‰ a 8,43‰ na FES. A análise de contrastes filogenéticos e a comparação dos valores médios das espécies mais abundantes e das espécies comuns ao cerrado e a FES evidenciaram valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar significativamente maiores para as plantas da FES. No entanto, exceto para as espécies mais abundantes, não houve diferença entre os tipos de vegetação em relação aos valores de $\Delta\delta^{15}\text{N}$ ($\delta^{15}\text{N}$ folha - $\delta^{15}\text{N}$ solo). Os resultados confirmaram a hipótese de maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$ para a FES em relação ao cerrado e corroboram a idéia de aumento nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar e do solo com o aumento da disponibilidade de N no solo. Embora a variação nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar tenha sido ligeiramente superior no cerrado, ambas as áreas apresentaram grande variação interespecífica nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar, sugerindo que ambos, cerrado e FES, teriam alta diversidade nas estratégias de uso do N.

Palavras-chaves: ecologia comparativa, floresta tropical, savana, isótopos estáveis, nitrogênio

Abstract - Functional differences between cerrado and seasonally dry forests from southeastern Brazil: evidences from ^{15}N natural abundance: Measurement of ^{15}N natural abundance is a relatively simple and efficient tool to assess ecosystem N dynamics. The objective of this study was to compare ^{15}N natural abundance in cerrado (Brazilian savanna woodland) and seasonally dry forest (SDF) from southeastern Brazil. We tested the hypotheses that N-richer SDF would have higher soil and leaf $\delta^{15}\text{N}$, while N-poor cerrado would have a larger range of leaf $\delta^{15}\text{N}$ values. We measured N concentration and $\delta^{15}\text{N}$ in two soil depths and in the leaf of 27 and 26 woody species in cerrado and SDF, respectively. Soil total N concentration decreased while soil $\delta^{15}\text{N}$ value increased with soil depth. Regardless of soil depth, SDF soils had higher $\delta^{15}\text{N}$ and total N concentration compared to cerrado soils. Leaf $\delta^{15}\text{N}$ values varied from -6.35‰ to 5.90‰ in cerrado and from -2.34‰ to 8.43‰ in SDF plants. Phylogenetically independent contrasts analysis and comparisons of $\delta^{15}\text{N}$ mean values for most abundant species and species co-occurring in both sites indicated higher $\delta^{15}\text{N}$ values for SDF plants. However, except for most abundant species, no across site difference was found for $\Delta\delta^{15}\text{N}$ values ($\delta^{15}\text{N}$ leaf - $\delta^{15}\text{N}$ soil). Our results confirm the hypothesis of higher $\delta^{15}\text{N}$ for SDF in comparison to cerrado, and corroborate the idea of increase in soil and leaf $\delta^{15}\text{N}$ values with increase in soil N availability. Variation of leaf $\delta^{15}\text{N}$ was large in both sites and only slightly higher in cerrado; therefore it apparently suggests high diversity of N use strategies for both cerrado and SDF communities.

Keywords: comparative ecology, tropical forest, savanna, stable isotopes, nitrogen

Introdução

O Nitrogênio (N) é frequentemente limitante para o crescimento das plantas em seus habitats naturais (Vitousek & Howarth, 1991). A disponibilidade e a dinâmica de N exercem papel importante para o funcionamento de ecossistemas e a distribuição de espécies vegetais (Tanner et al. 1998, Schimann et al. 2008). A abundância natural de isótopos de N no solo e em plantas é um integrador do ciclo do N em ecossistemas naturais (Martinelli et al. 1999, Amundson et al. 2003, Craine et al. 2009). Na escala de ecossistemas e paisagens, o $\delta^{15}\text{N}$ aumenta significativamente com o aumento da

disponibilidade de N (Schmidt & Stewart 2003, Craine et al. 2009). Ecossistemas com maior disponibilidade de N têm maiores perdas de N, o que tende a elevar os valores de $\delta^{15}\text{N}$ no sistema solo-planta (Martinelli et al. 1999, Nardoto et al. 2008). Isto ocorreria porque os processos de transformação do N no solo mediados por microorganismos, tais como mineralização, desnitrificação e nitrificação, discriminam o ^{15}N , deixando o solo com porções enriquecidas em ^{15}N , com diferentes assinaturas isotópicas (Mariotti et al. 1981, Högberg 1997, Robinson 2001). Este padrão de discriminação explicaria os menores valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar e do solo encontrados em ecossistemas limitados em N, em comparação aos ecossistemas de maior disponibilidade deste nutriente (Schulze et al. 1994, Michelsen et al. 1996, Nadelhoffer et al. 1996, Martinelli et al. 1999).

Na escala de indivíduos, o valor de $\delta^{15}\text{N}$ foliar é influenciado pela razão isotópica da fonte externa de N (orgânico, NH_4^+ ou NO_3^-), pela disponibilidade de cada fonte de N e por complexos mecanismos internos das plantas (Evans 2001). Ademais, plantas com associação com fungos micorrízicos tendem a ter menores valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar, principalmente porque ocorre discriminação do ^{15}N durante a assimilação do N pelo fungo (Högberg et al. 1996, Hobbie et al. 2000). As leguminosas, que obtêm porção significativa de seu N por meio da associação com bactérias fixadoras do N_2 atmosférico, tendem a ter, além de valores de concentração foliar de N maiores que os de não leguminosas (Vitousek et al. 2002, Bustamante et al. 2004, Coletta et al. 2009), valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar entre 0-2‰ (Högberg 1997). Isso ocorreria porque não há, por parte das bactérias nitrificantes, fracionamento isotópico durante o processo de fixação biológica do N_2 atmosférico, que tem valor de $\delta^{15}\text{N}$ igual a 0‰ (veja Dawson et al. 2002).

Considerando que cada fonte de N tem um valor de $\delta^{15}\text{N}$ distinto e que as fontes de N refletem diretamente os valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar das plantas (Evans 2001, Kahmen et al. 2008), alguns autores têm sugerido que uma variação ampla nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar em uma comunidade indicaria diversidade nas estratégias para aquisição de N (Schulze et al. 1994, Michelsen et al. 1996, Nadelhoffer et al. 1996, Mardegan et al. 2009) e partição de recursos entre as plantas de um dado ambiente (Bustamante et al. 2004). Além disso, considerando que os modelos de partição de recursos sugerem que a disponibilidade de nutrientes é um fator crítico para a coexistência de várias espécies em uma mesma área (Tilman 1982), alguns autores têm sugerido que a amplitude dos

valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar seria maior em ambientes pobres em N (ver Bustamante et al. 2004).

Savanas e florestas tropicais são biomas amplamente distribuídos no planeta. No Brasil, o Cerrado (bioma savânico) e a Mata Atlântica são respectivamente o segundo e o terceiro bioma em área, cobrindo 37% do território brasileiro (IBGE 2006). Ambos, devido ao grau de ameaça a que estão submetidos e à elevada diversidade de espécies, estão entre os 25 *hotspots* mundiais, considerados prioritários para a conservação da biodiversidade global (Myers et al. 2000). Cerrado e Mata Atlântica ocorrem ao longo de vastas zonas de contato (Durigan & Ratter 2006). Isso é particularmente comum no sudeste do Brasil, onde a floresta estacional semidecidual (FES), uma subformação da Mata Atlântica, e o cerradão, a fitofisionomia florestal do bioma Cerrado, estão entre os tipos vegetacionais dominantes (Kronka et al. 2005).

Estudos prévios apontam que cerradão e FES são mantidos por diferenças na disponibilidade de água e nutrientes no solo (Ratter 1992, Ruggiero et al. 2002). De acordo com Furley & Ratter (1988), o cerradão ocorreria sobre solos de menor disponibilidade de nutrientes, enquanto a FES ocorreria sobre solos mais férteis. Nesse sentido, a FES supostamente teria maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$ e de concentração de N no solo e nas folhas das plantas, como consequência da maior disponibilidade de nutrientes e das taxas de transformações de N mais intensas. Já o cerradão, hipoteticamente, teria uma maior amplitude nos valores de $\delta^{15}\text{N}$, como resultado do desenvolvimento de diferentes estratégias de aquisição de N pelas suas espécies, de forma a permitir a ocorrência em um ambiente com disponibilidade limitada de N. Para testar estas hipóteses, comparou-se a abundância natural de ^{15}N e a concentração foliar de N em amostras de solo e de folhas de várias espécies arbóreas do cerradão e da FES do sudeste do Brasil.

Material e métodos

Áreas de estudo

Amostras foliares e de solo do cerradão e da FES foram coletadas respectivamente na Estação Ecológica de Assis (EEA) (22°32-39'S, 50°22-24'W) e na Estação Ecológica dos Caetetus (EEC) (22°22-26'S, 49°40-44'W) (fig. 1). Ambas as áreas são unidades de conservação pertencentes ao estado de São Paulo. O cerradão é uma fitofisionomia florestal com abundância de espécies arbustivas e arbóreas e com

cobertura da área pelas copas variável entre 50 a 90% (Ribeiro & Walter 1998). A EEA localiza-se em região de tipo climático Cwa de acordo com a classificação de Koeppen, com temperatura média anual de 22,1°C e precipitação pluviométrica de aproximadamente 1.440 mm por ano (CEPAGRI 2009). Sua altitude média é de 505 m. Na EEA predominam latossolos vermelhos profundos, bem drenados, distróficos e arenosos, com restrição severa na disponibilidade de água nos meses mais secos (Juhász et al. 2006). A FES é caracterizada pela perda das folhas por parcela significativa das árvores do dossel (20-50%) durante os meses mais secos (Veloso 1992). A EEC também se localiza em região de tipo climático Cwa, com temperatura média anual de 21,3°C e precipitação pluviométrica de 1.460 mm por ano (CEPAGRI 2009). Sua altitude média é de 522 m. O principal tipo de solo da EEC é o argissolo de textura média argilosa, fértil e bem drenado (Projeto Parcelas Permanentes/Biota/Fapesp 2006). Em ambos os tipos vegetacionais, menos de 25% da precipitação pluviométrica anual cai durante os meses de abril a setembro, evidenciando sazonalidade na distribuição das chuvas e a existência de uma estação seca para esse período.

Embora distantes apenas 100 km e sob climas similares, EEA e EEC são florística e estruturalmente distintos. O cerradão da EEA tem quase o dobro de árvores com diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 5 cm por hectare. Entretanto, na FES as árvores têm um DAP médio aproximadamente quatro vezes maior. Além disso, apenas 18 das mais de 110 espécies arbóreas de cada formação ocorrem tanto no cerradão quanto na FES (Projeto Parcelas Permanentes/Biota/Fapesp 2006).

Amostragem do solo e das plantas

Foram coletadas folhas de 27 espécies arbóreas (18 famílias) do cerradão e 26 (17 famílias) da FES, incluindo seis pares de espécies (pares congêneros - gêneros com espécies distintas em cada área), 11 espécies comuns às duas áreas e 12 das 14 espécies mais abundantes em cada formação (tabela 2). As espécies mais abundantes foram selecionadas com base em levantamentos prévios feitos em parcelas permanentes de 10,24 ha, localizadas no interior de cada área (Projeto Parcelas Permanentes/Biota/Fapesp 2006). As espécies mais abundantes do cerradão e da FES representam respectivamente 68,9% e 75,6% da abundância da comunidade arbórea em cada área (Projeto Parcelas Permanentes/Biota/Fapesp 2006). Algumas das 14

espécies mais abundantes de cada área não foram incluídas por estarem sem folhas durante o período em que as mesmas foram coletadas no campo.

As folhas foram coletadas no campo no fim da estação seca (setembro-outubro de 2008). Em cada área foram coletadas, para cada espécie estudada, oito folhas de seis plantas diferentes (total de 48 folhas). Para as espécies de folhas compostas, coletou-se um folíolo por folha, sempre da mesma porção da folha, de no mínimo oito folhas por planta. Foram coletadas somente folhas totalmente expandidas, obtidas de porções da copa expostas ao sol, exceto no caso de espécies encontradas apenas no subosque (*Cupania tenuivalvis* e *Siparuna guianensis*). Folhas danificadas por herbívoros e patógenos foram evitadas. Para *Cecropia pachystachya* e *Syagrus romanzoffiana* somente parte de cada folha foi coletada, devido à grande dimensão das folhas dessas espécies.

As espécies estudadas foram classificadas em não leguminosas, leguminosas não fixadoras e leguminosas fixadoras de N_2 atmosférico. Foram chamadas de fixadoras as leguminosas com potencial de associação com bactérias fixadoras de N_2 atmosférico e de não fixadoras, as leguminosas sem este potencial. A separação das leguminosas em fixadoras e não fixadoras foi realizada com base em Sylvester-Bradley et al. (1980) e Faria et al. (1984, 1987, 1994) ou, no caso de *Stryphnodendron obovatum*, pela observação da nodulação em plântulas cultivadas em casa de vegetação. Não foram encontrados estudos sobre a ocorrência de nodulação em *Machaerium acutifolium*, no entanto, esta espécie foi também considerada como leguminosa fixadora, pois apresenta potencial de associação com bactérias fixadoras de N_2 atmosférico (S. Faria, comunicação pessoal).

Amostras de solo do cerradão e da FES foram coletadas das camadas de 0-10 e de 10-30 cm de profundidade, em seis pontos distintos da EEA e da EEC, respectivamente. Em ambas as formações, os pontos de coleta de solo foram locados ao longo de transectos pré-existentes em cada área, respeitando-se uma distância mínima de 500 m entre pontos. Após a coleta no campo, os solos foram peneirados para a eliminação de folhas, ramos e outros resíduos vegetais.

Análises isotópicas

As amostras de solo e de folhas secas e moídas foram analisadas em relação ao conteúdo de N (% de peso seco) e à razão de isótopos estáveis de N por meio de analisador elementar e de espectrômetro de massa de razão isotópica sob fluxo contínuo (analisador elementar ANCA/SL, Sercon, Cheshire, Reino Unido, acoplado a espectrômetro de massa Finnigan MAT Delta^{Pius} XL, Thermo Scientific, Bremen, Alemanha), no *Center for Stable Isotope Biogeochemistry*, Universidade da Califórnia, Berkeley, Estados Unidos. A razão isotópica de N é expressa em notação "delta" por mil ($\delta^{15}\text{N}\%$) e considera a composição isotópica de um material em relação ao de um padrão universal: $(R_{\text{amostra}}/R_{\text{padrão}}-1) \times 1000$, onde R é a razão molecular do isótopo pesado de N sobre o leve. Para o N, o padrão universal é o N atmosférico (ver Dawson et al. 2002). O material de referência NIST SMR 1547 (folhas de pêssigo) foi utilizado como padrão de calibração. Padrões de calibração foram analisados a cada dez amostras, visando à correção da deriva no decorrer das análises e à correção de não linearidade devida à variação no peso das amostras. Com os procedimentos de calibração e correção adotados, a precisão em longo prazo das análises de isótopos estáveis de N, para o laboratório onde as análises foram processadas, tem sido 0,18‰.

Análise dos dados e estatística

Os valores de $\delta^{15}\text{N}$ e de concentração total de N do solo para cada profundidade de amostragem foram comparados entre os tipos de vegetação (cerradão e FES) por meio de um teste *t* de *Student* para dados não pareados, considerando cada ponto de coleta do solo como uma amostra independente. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ e de concentração total de N do solo foram comparados também entre as profundidades de amostragem para cada tipo vegetacional, pelo teste *t* de *Student* para dados pareados, com cada ponto de coleta de solo representando um par.

Para a correção das diferenças nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar causadas por diferenças específicas no solo de origem de cada planta, foi calculado o $\Delta\delta^{15}\text{N}$ foliar, que consiste na diferença entre o $\delta^{15}\text{N}$ foliar e o $\delta^{15}\text{N}$ do solo de ocorrência da planta (Amundson et al. 2003). Portanto, valores de $\Delta\delta^{15}\text{N}$ foliar representam a depleção em

^{15}N da folha da planta em relação ao $\delta^{15}\text{N}$ do seu próprio solo (Kahmen et al. 2008). Para cada formação vegetacional, o $\Delta\delta^{15}\text{N}$ foi calculado utilizando-se o valor médio de $\delta^{15}\text{N}$ do solo, considerando-se as duas profundidades de amostragem (0-10 e 10-30 cm).

Comparações entre os dois tipos vegetacionais foram realizadas com todas as espécies estudadas juntas e separadamente para as espécies comuns, para os pares congênericos e para as espécies mais abundantes de cada formação. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ e $\Delta\delta^{15}\text{N}$ foliar e de concentração de N na folha das espécies comuns às duas áreas e dos pares congênericos foram comparados por ANOVA fatorial, considerando tipo vegetacional e espécies/gêneros como fatores de variação. Na ANOVA fatorial, espécies e gêneros foram tratados como efeitos aleatórios, uma vez que o interesse maior eram generalizações para os tipos vegetacionais a partir do grupo de espécies analisadas. Individualmente, os atributos de cada espécie e gênero foram comparados entre as duas áreas por meio de um teste *t* de *Student* para dados não pareados com cada planta sendo uma repetição. Espécies mais abundantes e o conjunto total de espécies foram comparados entre os tipos vegetacionais por meio de um teste *t* de *Student* para dados não pareados, considerando-se as espécies como repetições.

Contrastes filogenéticos independentes (CFIs) foram calculados considerando todas as espécies juntas e a formação vegetacional como um fator binário, conforme descrito em Webb et al. (2008). Nessas comparações, espécies comuns às duas áreas foram tratadas como contrastes de táxons irmãos. Depois de avaliada a normalidade (teste de *Shapiro-Wilk*), os contrastes entre os táxons irmãos foram comparados pelo teste *t* de *Student* para uma amostra para verificar se diferiam de uma hipótese nula com média igual a zero (Webb et al. 2008). Os CFIs foram analisados por meio do programa computacional *Phylocom* (Webb et al. 2008). Espécies foram arranjadas em uma árvore filogenética usando o *Phyloomatic* (Webb & Donoghue 2005). As filogenias foram obtidas com a opção de árvore conservativa para plantas com sementes. Todos os comprimentos de ramos foram padronizados como 1. Segundo Ackerly (2000), o tratamento de todos os ramos com comprimento igual fornece uma boa aproximação quando os comprimentos não estão disponíveis para todos os táxons.

Quando necessário, os dados foram transformados com a função \log_{10} previamente às análises, visando atender aos pressupostos de normalidade e homogeneidade de variância da estatística paramétrica. Valores originais de $\delta^{15}\text{N}$ e

$\Delta\delta^{15}\text{N}$ englobam números positivos e negativos. Nos casos em que foi necessária a transformação dos dados dessas variáveis, os valores originais foram primeiramente convertidos para valores positivos, adicionando-se a cada amostra um valor maior que o mínimo apresentado pela variável.

Resultados

Teor de N e $\delta^{15}\text{N}$ no solo

O $\delta^{15}\text{N}$ do solo variou de 1,9 a 7,0‰ (amplitude de 5,1‰) no cerradão e de 3,0 a 8,5‰ (amplitude de 6,6‰) na FES. A concentração total de N no solo variou de 0,04 a 0,12% no cerradão e de 0,07 a 0,77% na FES. O solo da FES apresentou maior concentração total de N e valores de $\delta^{15}\text{N}$ mais positivos, em ambas as profundidades de solo (fig. 2a-b). Independentemente do tipo de vegetação, a concentração de N no solo diminuiu com a profundidade do solo, enquanto os valores de $\delta^{15}\text{N}$ aumentaram (fig. 2c-d).

Valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar

Os valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar variaram de -6,35‰ (*Ocotea corymbosa*, Lauraceae) a 5,90‰ (*Roupala montana*, Proteaceae) (amplitude de 12,25‰) no cerradão e de -2,34‰ (*Nectandra oppositifolia*) a 8,43‰ (*Duguetia lanceolata*, Annonaceae) (amplitude de 10,77‰) na FES. Os valores médios de $\delta^{15}\text{N}$ foliar para o cerradão e a FES foram -0,52‰ e 2,30‰ (diferença de 2,82‰), respectivamente. A maioria das plantas do cerradão teve valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar negativos, enquanto que, para a maioria das árvores da FES, os valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar foram positivos (fig. 3, tabela 1). Valores médios de $\Delta\delta^{15}\text{N}$ ($\delta^{15}\text{N}$ foliar - $\delta^{15}\text{N}$ do solo) foram -3,90‰ e -3,67‰ (diferença de 0,23‰) no cerradão e na FES e negativos para todas as espécies, exceto para *D. furfuracea* (Annonaceae) e *R. montana* (Proteaceae), no cerradão (tabela 1).

As espécies mais abundantes da FES tiveram valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($t = -6,35$; $gl = 22$; $p < 0,001$) e de $\Delta\delta^{15}\text{N}$ foliar ($t = -2,35$; $gl = 22$; $p = 0,028$) maiores que as espécies mais abundantes do cerradão. Quando todas as espécies foram incluídas na análise, houve

divergência entre o cerradão e a FES para os valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($t = -6,08$; $gl = 51$; $p < 0,001$). Porém, os tipos vegetacionais não diferiram entre si em relação ao $\Delta\delta^{15}\text{N}$ foliar ($t = -0,50$; $gl = 51$; $p = 0,623$). CFIs com todas as espécies juntas corroboraram estes últimos resultados, revelando maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar na FES (teste de uma amostra; $gl = 19$; $p < 0,001$), mas ausência de diferença entre as áreas para os valores de $\Delta\delta^{15}\text{N}$ (teste t de uma amostra; $gl = 19$; $p = 0,965$)

A variação dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ e de $\Delta\delta^{15}\text{N}$ dos pares congêneros foi maior entre gêneros do que entre áreas (cerradão e FES) (tabela 2). Para as espécies comuns, essa variação foi maior entre áreas do que entre as espécies (tabela 2). Populações de espécies comuns às duas áreas tiveram maior $\delta^{15}\text{N}$ foliar quando na FES, mas não divergiram em relação ao $\Delta\delta^{15}\text{N}$ foliar (tabela 2). Individualmente, sete das 11 espécies comuns às duas áreas tiveram maior $\delta^{15}\text{N}$ foliar na FES, enquanto quatro não tiveram divergências entre as populações de cada formação (fig. 4a). Quatro das 11 espécies comuns às duas áreas revelaram diferenças entre as áreas para o $\Delta\delta^{15}\text{N}$ foliar, porém duas com maiores valores de $\Delta\delta^{15}\text{N}$ no cerradão e outras duas com valores maiores na FES (fig. 4b). No geral, não houve diferença nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ e $\Delta\delta^{15}\text{N}$ entre espécies congêneros do cerradão e da FES (tabela 2). Individualmente, quatro dos seis gêneros indicaram divergência entre os valores de $\delta^{15}\text{N}$ do cerradão e da FES, porém três tiveram maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar na FES e um no cerradão (fig. 4d). Três gêneros também tiveram maiores valores de $\Delta\delta^{15}\text{N}$ foliar no cerradão (fig. 4e).

Leguminosas e não leguminosas não diferiram em relação ao $\delta^{15}\text{N}$ foliar ($t = 0,444$; $gl = 51$; $p = 0,660$). Os valores médios de $\delta^{15}\text{N}$ foliar para leguminosas e não leguminosas foram $0,54\text{‰}$ e $-0,70\text{‰}$ no cerradão e $1,84\text{‰}$ e $2,39\text{‰}$ na FES. Em ambas as formações houve sobreposição nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar de leguminosas e não leguminosas (tabela 1). As médias de $\delta^{15}\text{N}$ foliar para leguminosas fixadoras e não fixadoras de N_2 atmosférico foram $-0,42\text{‰}$ e $1,49\text{‰}$ no cerradão e $1,35\text{‰}$ e $2,33\text{‰}$ na FES. No cerradão, as duas leguminosas fixadoras tiveram médias de $\delta^{15}\text{N}$ foliar menores que as duas espécies leguminosas não fixadoras, porém, na FES houve

sobreposição das médias de $\delta^{15}\text{N}$ foliar de leguminosas fixadoras e não fixadoras de N_2 atmosférico (tabela 1).

Concentração foliar de N

A concentração foliar de N variou de 1,20% (*Roupala montana*) a 3,66% (*Machaerium acutifolium*) nas plantas do cerradão e de 1,20% (*Roupala brasiliensis*) a 3,71% (*Machaerium stipitatum*) nas plantas da FES. Espécies da FES tiveram uma concentração foliar de N maior que espécies do cerradão quando analisadas todas as espécies ($t = -2,48$; $gl = 51$; $p < 0,017$), somente as espécies mais abundantes ($t = -2,89$; $gl = 22$; $p = 0,008$) e os CFIs com todas as espécies juntas (teste t de uma amostra; $gl = 19$; $p = 0,028$). Para as espécies congêneres (análise dos pares congêneros), os valores da concentração foliar de N não diferiram entre as áreas ($p = 0,06$) (tabela 2). Individualmente, três dos seis pares congêneros avaliados demonstraram valores de N foliar maiores na FES e nenhum apresentou valores significativamente maiores na concentração foliar de N no cerradão (fig. 4f). No geral, espécies comuns às duas áreas não indicaram divergência entre o cerradão e a FES para a concentração foliar de N (tabela 2). Individualmente, somente duas das 11 espécies comuns às duas áreas apresentaram concentrações foliares de N divergentes entre suas populações do cerradão e da FES, com cada espécie apresentando um valor de N maior em uma formação (fig. 4c).

Leguminosas e não leguminosas não diferiram na concentração foliar de N ($t = 1,395$; $gl = 51$; $p = 0,169$). Houve sobreposição na concentração foliar de N de leguminosas e não leguminosas. Para as leguminosas, a concentração foliar de N variou de 1,46% a 3,66%, enquanto que para as não leguminosas, variou de 1,20% a 3,55%. Entretanto, independentemente do tipo de vegetação, não houve sobreposição na concentração foliar de N de leguminosas fixadoras (de 2,48% a 3,66%) e não fixadoras de N_2 atmosférico (de 1,46% a 2,38%), com as primeiras apresentando valores significativamente maiores ($t = 2,62$; $gl = 6$; $p = 0,040$). Ademais, as leguminosas fixadoras *Machaerium acutifolium* e *Machaerium stipitatum* foram as espécies com maior concentração foliar de N no cerradão e na FES, respectivamente (tabela 1). Por outro lado, espécies de *Roupala* tiveram a menor concentração foliar de N em ambas as áreas (tabela 1).

Discussão

A diminuição na quantidade de N com o aumento da profundidade do solo corrobora os resultados de investigações em outras savanas e florestas tropicais (Bustamante et al. 2004, Ometto et al. 2006, Mardegan et al. 2009) e provavelmente reflete a diminuição no conteúdo de serapilheira e matéria orgânica ao longo do perfil vertical do solo. O maior conteúdo de N no solo da FES também corrobora outros estudos que encontraram um padrão geral de maior disponibilidade de nutrientes, incluindo uma maior quantidade de matéria orgânica e de N mineral, para a FES em relação ao cerradão (Ruggiero et al. 2002, ver também capítulo 1).

O aumento do $\delta^{15}\text{N}$ do solo com o aumento da profundidade, independentemente da formação vegetacional, corrobora o padrão normalmente encontrado para outros ecossistemas, incluindo outras savanas e florestas tropicais (Piccolo et al. 1996, Koopmans et al. 1997, Bustamante et al. 2004, Brenner et al. 2005, Ometto et al. 2006). A explicação mais plausível para o enriquecimento do solo em ^{15}N com o aumento da profundidade está relacionada ao aumento do fracionamento contra o ^{15}N durante a mineralização da matéria orgânica (Högberg 1997), que deixa o solo com uma matéria orgânica decomposta com valores de $\delta^{15}\text{N}$ maiores. Além disso, os valores de $\delta^{15}\text{N}$ das plantas são geralmente menores que o do solo, de tal forma que a deposição de serapilheira diminui os valores de $\delta^{15}\text{N}$ das camadas de solo mais superficiais (Bustamante et al. 2004). De fato, neste estudo, as médias de $\delta^{15}\text{N}$ foliar das plantas foram -0,52‰ no cerradão e 2,30‰ na FES, enquanto o solo superficial (0-10 cm de profundidade) dessas mesmas áreas teve um $\delta^{15}\text{N}$ médio de 2,77‰ (enriquecimento de 3,29‰ em relação às plantas) e 4,73‰ (enriquecimento de 2,43‰), respectivamente. Ademais, todas as espécies, exceto duas espécies do cerradão, tiveram valores negativos de $\Delta\delta^{15}\text{N}$, que é calculado como o $\delta^{15}\text{N}$ foliar subtraído do $\delta^{15}\text{N}$ médio do solo.

O maior $\delta^{15}\text{N}$ do solo da FES em relação ao solo do cerradão confirma a hipótese deste estudo e corrobora os resultados encontrados por Schmidt & Stewart (2003) na comparação da abundância natural de ^{15}N em savanas tropicais e florestas de monções da Austrália. Essa diferença considerável no $\delta^{15}\text{N}$ do solo da FES e do cerradão é, provavelmente, decorrente de diferenças no ciclo de N entre as duas áreas. O solo da FES tem maior concentração de N total (fig. 2) e inorgânico (ver capítulo 1)

que o solo do cerradão. Esses aspectos juntos sugerem que a FES estaria sujeita a maiores perdas de N e a maiores taxas de conversão (*turnover*) de N (ver Martinelli 1999). Os processos de transformação do N por microorganismos do solo tais como denitrificação e nitrificação, discriminam o ^{15}N e deixam o solo enriquecido no isótopo mais pesado do N (Mariotti et al. 1981, Högberg 1997, Robinson 2001). Além disso, várias investigações têm demonstrado correlação positiva entre disponibilidade de N, nitrificação e taxas de mineralização e valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar e de solo, para a escala de comunidades e ecossistemas (Schmidt & Stewart 2003, Kahmen et al. 2008, Crane et al. 2009). Dessa forma, embora medições diretas das transformações de N não tenham sido efetuadas, os resultados sugerem que os processos de transformação do N do solo são mais intensos na FES do que no cerradão.

Plantas da FES tiveram valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar significativamente maiores que plantas do cerradão, exceto quando espécies congêneres foram comparadas (tabela 2). O maior valor de $\delta^{15}\text{N}$ foliar para plantas de florestas tropicais em relação às plantas de ecossistemas savânicos corrobora novamente os resultados de Schmidt & Stewart (2003), que compararam florestas de monções e savanas tropicais do norte da Austrália. Segundo Schmidt & Stewart (2003), os maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar nas plantas das florestas em relação às plantas das savanas podem ser originados por (1) maior $\delta^{15}\text{N}$ das fontes de N do solo da floresta, como resultado de maiores taxas de conversão, nitrificação e/ou perda de N, (2) alto uso de NO_3^- comparado ao uso de NH_4^+ , associado a um baixo fracionamento do ^{15}N durante a aquisição, (3) menor contribuição de fungos micorrízicos na aquisição de N pela planta, associada a uma baixa discriminação do ^{15}N durante a transferência do N pelo fungo. Recentemente, Houlton et al. (2006) propuseram que diferenças na assinatura isotópica de N entre ecossistemas tropicais estão relacionadas principalmente à discriminação isotópica por microorganismos denitrificantes. Entretanto, esta hipótese foi testada ao longo de gradientes de precipitação, onde há diferenças significantes nas perdas gasosas de N via denitrificação (Houlton et al. 2006), sendo difícil estabelecer relações com as diferenças observadas entre o cerradão e a FES neste estudo.

Quando corrigidas em função do $\delta^{15}\text{N}$ do solo ($\Delta\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{15}\text{N}$ folha - $\delta^{15}\text{N}$ solo) e analisadas para as espécies comuns às duas áreas e pelos CFIs, folhas das plantas do cerradão e da FES não divergiram entre si em relação à abundância natural de ^{15}N . Isso sugere que a diferença no $\delta^{15}\text{N}$ foliar de plantas do cerradão e da FES reflete

principalmente diferenças nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ do solo entre as duas comunidades. No entanto, não é possível afirmar se os valores similares de $\Delta\delta^{15}\text{N}$ de espécies relacionadas ou de populações de uma mesma espécie indicam o uso de uma mesma fonte de N nas duas áreas. Isto porque a média de $\delta^{15}\text{N}$ do solo não é um bom indicador do valor específico de $\delta^{15}\text{N}$ das fontes disponíveis para cada planta (Högberg 1997).

Os valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar apresentaram grande amplitude de variação em ambas as áreas. Elevada variação nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar tem sido encontrada em vários ecossistemas, incluindo ambientes com baixa disponibilidade de N (Nadelhoffer et al. 1996, Michelsen et al. 1996, Bustamante et al. 2004, Coletta et al. 2009) e formações relativamente ricas em N (Ometto et al. 2006). Argumenta-se que diferenças na abundância natural de ^{15}N entre plantas de um mesmo local indicam que as espécies coexistem explorando diferentes fontes de N (ver Nadelhoffer et al. 1996, Michelsen et al. 1996, Bustamante et al. 2004, Schimann et al. 2008). Bustamante et al. (2004) sugerem, com base no mecanismo de partição de recursos (Tilman 1982) e na idéia de “nicho de N” - a diferenciação de um recurso único (N) em vários recursos (Handley & Scrimgeour 1997), que a exploração de diversas fontes de N pelas plantas seria um dos mecanismos mantenedores da alta diversidade em áreas pobres em N como o Cerrado brasileiro. Neste estudo, embora o cerradão, relativamente mais pobre em N, tenha apresentado maior amplitude nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar do que a FES, essa diferença parece bastante tênue (1,48‰) para caracterizar maior diversidade nas estratégias de uso de N pelas plantas do cerradão. A diferença na amplitude dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar do cerradão e da FES é, por exemplo, consideravelmente menor do que a diferença entre o cerradão (variação de 12,25‰ nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar) e outras áreas de Cerrado no sudeste brasileiro (variação de 7‰) (Coletta et al. 2009). A FES estudada também apresentou amplitude dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar maior que a de outras florestas Neotropicais (ver Aidar et al. 2003, Ometto et al. 2006). Dessa forma, independentemente da pequena diferença na amplitude dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre a FES e o cerradão, a comparação com outros ecossistemas indica que tanto o cerradão quanto a FES têm uma variação nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ das plantas relativamente alta (maior que 10‰). Isto, por sua vez, sugere que as espécies estão explorando diferentes fontes de N e dividindo o mesmo habitat pela presença de diferentes estratégias de uso

de N em ambas as formações. Além disso, estes resultados demonstram que a diversificação de estratégias de uso de N ocorre não apenas em ambientes pobres em N, como são os diferentes ecossistemas do Cerrado, mas também em ambientes relativamente mais ricos em nutrientes, como a FES do sudeste brasileiro. Ressalta-se, no entanto, que essa abordagem é especulativa e que a idéia de que divergências nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliares de plantas de uma mesma comunidade refletem efetivamente diferentes estratégias de uso de N podem ser testadas somente com estudos específicos que avaliem simultaneamente o $\delta^{15}\text{N}$ e a estratégia de uso de N pelas plantas por métodos convencionais (ver Aidar et al. 2003, Houlton et al. 2007).

Apesar da grande variação interespecífica nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ em ambas as áreas, não houve variação significativa dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ e $\Delta\delta^{15}\text{N}$ entre as espécies, quando consideradas somente as espécies comuns às duas formações (tabela 2). Por outro lado, foi encontrada variação significativa nos valores de $\Delta\delta^{15}\text{N}$ entre os gêneros (comparação de pares congêneros). Hoffmann et al. (2005) também encontraram diferenças consistentes no $\delta^{15}\text{N}$ foliar entre espécies, mas não encontraram diferenças significativas no $\delta^{15}\text{N}$ foliar entre 14 gêneros e interpretaram os resultados como uma evidência de que este atributo não é altamente conservado em nível de gêneros. Os resultados contrastantes deste estudo com os de Hoffmann et al. (2005) são difíceis de serem explicados. Possivelmente, isto esteja relacionado ao baixo número de gêneros avaliados neste estudo (somente seis). A ocorrência simultânea de processos bióticos e abióticos dificulta a interpretação do uso de diferentes fontes de N pelas plantas, com base somente nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar (Högberg 1997, Robinson 2001). Embora a assinatura isotópica de N de uma planta seja determinada principalmente pelo $\delta^{15}\text{N}$ de sua fonte (Kahmen et al. 2008), as assinaturas isotópicas do NH_4^+ e do NO_3^- não são universais e ambas podem variar significativamente entre ecossistemas, dependendo da natureza de seu ciclo de N (Kahmen et al. 2008). Kahmen et al. (2008), por exemplo, encontraram enriquecimento em ^{15}N quando plantas aumentaram a aquisição de NO_3^- em relação a NH_4^+ , enquanto Miller & Bowman (2002) e Falkengren-Grerup et al. (2004) observaram que os valores de $\delta^{15}\text{N}$ das plantas diminuíram com o aumento da aquisição de NO_3^- em relação a NH_4^+ .

Somente duas das 42 espécies (*Duguetia furfuracea* e *Roupala montana*) tiveram valores positivos de $\Delta\delta^{15}\text{N}$. A predominância de valores negativos de $\Delta\delta^{15}\text{N}$

entre as espécies é coerente com as investigações realizadas em outros ecossistemas (Amundson et al. 2003, Kahmen et al. 2008). Valores negativos de $\Delta\delta^{15}\text{N}$ são indicativos da aquisição de N mineral do solo, uma vez que estes são geralmente empobrecidos em ^{15}N quando comparados ao N orgânico do solo (Mariotti et al. 1981, Robinson 2001).

Roupala montana, no cerradão, apresentou o maior valor médio de $\delta^{15}\text{N}$ foliar, mesmo quando as espécies da FES foram consideradas. Esta espécie foi também relatada como a de maior $\delta^{15}\text{N}$ foliar dentre várias espécies investigadas no Cerrado do Brasil central (Bustamante et al. 2004). Membros da família Proteaceae têm, frequentemente, apresentado os maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar em diversas comunidades vegetais, tal como observado nos *fynbos* da África do Sul (Stock et al. 1995) e em savanas e florestas de monções do norte da Austrália (Schmidt & Stewart 2003). Segundo Smirnov et al. (1984), espécies da família Proteaceae têm valores de nitrato reductase consistentemente baixos em suas folhas e isso pode ser um dos fatores responsáveis pelos seus altos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar (Bustamante et al. 2004). Além disso, espécies dessa família não apresentam associação com fungos micorrízicos (Lamont et al. 1982). Fungos micorrízicos fornecem N empobrecido em ^{15}N para as plantas (Högberg 1997, Hobbie et al. 2000, Evans 2001, Crane et al. 2009), de tal forma que plantas que obtêm grande parte de seu N da associação com fungos micorrízicos tendem a ser as mais empobrecidas em ^{15}N na comunidade (Schmidt & Stewart 2003). Independentemente das possíveis explicações, investigações futuras são necessárias para melhor entender as estratégias de uso de N em *Roupala*, incluindo a avaliação de sua habilidade de adquirir fontes de N orgânico, uma vez que seus valores positivos de $\Delta\delta^{15}\text{N}$ são sugestivos em relação a essa capacidade.

Crane et al. (2009) sugeriram que a transferência de N de fungos micorrízicos arbusculares (FMA) para plantas hospedeiras funciona de maneira similar ao estabelecido para simbioses com ectomicorrizas. Investigações no Cerrado e na FES têm demonstrado que a maioria das espécies arbóreas dessas formações desenvolve associação com FMA (Carneiro et al. 1998, Zangaro et al. 2002), mas que a colonização das raízes pelos FMA e, conseqüentemente, a transferência de N dos fungos para as plantas são distintas entre espécies de diferentes grupos sucessionais (Zangaro et al. 2002, Zangaro et al. 2005) e consideravelmente sazonais (Aidar et al. 2004). Dessa forma, parece plausível que tanto no cerradão quanto na FES a

associação das plantas com FMA seja uma importante fonte de variação nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar da comunidade.

A ausência de diferença nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ de leguminosas e não leguminosas não significa necessariamente que as leguminosas não estejam associadas a bactérias fixadoras de N_2 atmosférico, uma vez que os valores de $\delta^{15}\text{N}$ de não leguminosas sobrepuseram os das leguminosas. De fato, quando as leguminosas foram separadas em fixadoras e não fixadoras de N_2 atmosférico, as espécies fixadoras apresentaram valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar negativos e próximos a 0‰, exceto para *Machaerium stipitatum*. Embora isso sugira fixação de N_2 atmosférico pelas leguminosas fixadoras, a estimativa da contribuição do N_2 do ar a partir da análise de $\delta^{15}\text{N}$ é problemática, uma vez que vários fatores abióticos e bióticos, atuando simultaneamente, afetam a variação das assinaturas isotópica de N das plantas (Högberg 1997, Evans 2001).

A maior concentração foliar de N na FES sugere diferenças nas estratégias de investimento de recursos pelas plantas do cerradão e da FES. Maiores concentrações de N nas folhas estão associadas a maiores taxas fotossintéticas e de crescimento (Wright et al. 2004, Poorter & Bongers 2006). Dessa forma, estes resultados reforçam a idéia de que a FES, devido à sua maior disponibilidade de nutrientes em relação ao cerradão, é um ambiente mais competitivo, onde espécies que maximizam o crescimento são favorecidas (ver capítulo 1). A não diferença na concentração foliar de N entre leguminosas e não leguminosas é contrastante com os resultados de outras investigações que observaram maiores teores de N nas folhas das leguminosas (Vitousek et al. 2002, Aidar et al. 2003, Bustamante et al. 2004, Nardoto et al. 2008). No entanto, as espécies de maior concentração foliar de N no cerradão e na FES foram, respectivamente, as leguminosas fixadoras de N *Machaerium acutifolium* e *Machaerium stipitatum* (tabela 1). Além disso, as leguminosas fixadoras tiveram concentração foliar de N aparentemente maior que as não fixadoras, sugerindo que a associação com bactérias fixadoras de N_2 atmosférico é uma estratégia eficiente, empregada por algumas leguminosas para aumentar a sua concentração foliar de N em comparação com outras leguminosas (Mckey 1994).

Por fim, apesar da similaridade do cerradão e da FES em relação à temperatura média e à precipitação pluviométrica anual, a FES apresenta valores de $\delta^{15}\text{N}$ e concentração de N no solo e nas folhas significativamente maiores. Os resultados deste estudo reforçam as evidências de que ecossistemas com maior disponibilidade de N

têm maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar e no solo (Martinelli et al. 1999, Crane et al. 2009). Além disso, os resultados revelaram que o cerrado e a FES têm alta variação interespecífica no $\delta^{15}\text{N}$ foliar, o que sugere usos de diferentes fontes de N pelas espécies arbóreas em ambas as comunidades. No entanto, em nível específico, novas investigações detalhadas das estratégias de uso de N empregadas pelas plantas seriam necessárias para (1) entender melhor os fatores que afetam as variações de $\delta^{15}\text{N}$ foliar entre espécies de uma mesma comunidade e (2) verificar se populações de espécies comuns ou de espécies congêneres do cerrado e da FES empregam a mesma estratégia de uso de N nas duas formações, apesar das diferenças na abundância e dinâmica do N entre esses ecossistemas.

Referências

- Ackerly, D.D. 2000. Taxon sampling, correlated evolution, and independent contrasts. **Evolution** 54:1480-1492.
- 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.
- Aidar, M.P.M.; Carrenho, R. & Joly, C.A. 2004. Aspects of arbuscular mycorrhizal fungi in an Atlantic Forest chronosequence in Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), SP. **Biota Neotropica** 4:1-15.
- Amundson, R.; Austin, A.T.; Schuur, E.A.G.; Yoo, K.; Matzek, V.; Kendall, C.; Uebersax, A.; Brenner, D. & Baisden, W.T. 2003. Global patterns of the isotopic composition of soil and plant nitrogen. **Global Biogeochemical Cycles** 17:31.1-31.10.
- Brenner, R.E.; Boone, R.D. & Ruess, R.W. 2005. Nitrogen additions to pristine, high-latitude, forest ecosystems: consequences for soil nitrogen transformations and retention in mid and late succession. **Biogeochemistry** 72(2):257-282.
- Bustamante, M.M.C.; Martinelli, L.A.; Silva, D.A.; Camargo, P.B.; Klink, C.A.; Domingues, T.F. & Santos, R.V. 2004. ^{15}N natural abundance in woody plants and soils of central Brazilian savannas (Cerrado). **Ecological Applications** 14:200-213.
- Carneiro, M.A.C.; Siqueira, J.O.; Moreira, F.M.S.; Carvalho, D.; Botelho, S.A. & Saggin-Junior, O.J. 1998. Micorriza arbuscular em espécies arbóreas e arbustivas de ocorrência no sudeste do Brasil. **Cerne** 4(1):129-145.

- CEPAGRI – Centro de Pesquisas meteorológicas e climáticas aplicadas à agricultura. 2009. **Clima dos Municípios Paulistas**. Disponível em: <http://www.cpa.unicamp.br/outras-informacoes/clima-dos-municipios-paulistas.html>; Acesso em 22.XI.2009.
- Coletta, L.D.; Nardoto, G.B.; Latansio-Aidar, S.R.; Rocha, H.R.R; Aidar, M.P.M; Ometto, J.P.H.B. 2009. Isotopic view of vegetation and carbon and nitrogen cycles in a cerrado ecosystem, southeastern Brazil. **Scientia Agricola** 66(4):467-475.
- Craine, J.M.; Elmore, A.J.; Aidar, M.P.M.; Bustamante, M.; Dawson, T.E.; Hobbie, E.A.; Kahmen, A.; Mack, M.C.; McLauchlan, K.K.; Michelsen, A.; Nardoto, G.B.; Pardo, L.H.; Peñuelas, J.; Reich, P.B.; Schuur, E.A.G.; Stock, W.D.; Templer, P.H.; Virginia, R.A.; Welker, J.M. & Wright, I.J. 2009. Global patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability. **New Phytologist** 183:980-992.
- Dawson, T.E.; Mambelli, S.; Plamboeck, A.H.; Templer, P.H. & Tu, K.P. 2002. Stable isotopes in plant ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics** 33:507-559.
- Durigan, G. & Ratter, J.A. 2006. Successional changes in Cerrado and Cerrado/Forest Ecotonal vegetation in western São Paulo State, Brazil, 1962-2000. **Edinburg Journal of Botany** 63(1):119-130.
- Evans, R.D. 2001. Physiological mechanisms influencing plant nitrogen isotope composition. **Trends in Plant Science** 6:121-126.
- Falkengren-Grerup, U.; Michelsen, A.; Olsson, M.O.; Quarmby, C. & Sleep, D. 2004. Plant nitrate use in deciduous woodland: the relationship between leaf N, ¹⁵N natural abundance of forbs and soil N mineralisation. **Soil Biology & Biochemistry** 36:1885-1891.
- Faria, S.M.; Franco, A.; Menandro, M.S.; de Jesus, R.M.; Baitello, J.B.; de Aguiar, O.T. & Dobereiner, J. 1984. Levantamento da nodulação de leguminosas florestais nativas na região sudeste do Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira** 19:143-153.
- Faria, S.M.; Lima, H.C.; Carvalho, A.M.; Gonçalves, V.F. & Sprent, J.I. 1994. Occurrence of nodulation in legume species from Bahia, Minas Gerais and Espírito Santo states of Brazil. Pp. 17-23. In: Sprent, J.I. & D. McKey, (eds.). **Advances in legume systematics. 5. The nitrogen factor**. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.

- Faria, S.M.; Lima, H.C.; Franco, A.A.; Mucci, E.S.F. & Sprent, J.I. 1987. Nodulation of legume trees from South-East Brazil. **Plant & Soil** 99(2-3):347-356.
- Furley, P.A. & Ratter, J.A. 1988. Soil resources and plant communities of the central Brazilian Cerrado and their development. **Journal of Biogeography** 15:97-108.
- Handley, L.L. & Scrimgeour, C.M. 1997. Terrestrial plant ecology and ^{15}N natural abundance: the present limits to interpretation for uncultivated systems with original data from a Scottish Old Field. **Advances in Ecological Research** 27:133-212.
- Hobbie, E.A.; Macko, S.A. & Williams, M. 2000. Correlations between foliar $\delta^{15}\text{N}$ and nitrogen concentrations may indicate plant-mycorrhizal interactions. **Oecologia** 122:273-283.
- Hoffmann, W.A.; Franco, A.C.; Moreira, M.Z. & Haridasan, M. 2005. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. **Functional Ecology** 19:932-940.
- Högberg, P. 1997. ^{15}N natural abundance in soil-plant system. **New Phytologist** 137:179-203.
- Högberg, P.; Högbom, L.; Schinkel, H.; Högberg, M.; Johannisson, C. & Wallmark, H. 1996. ^{15}N abundance of surface soils, roots and mycorrhizas in profiles of European forest soils. **Oecologia** 108:207-214.
- Houlton, B.Z.; Sigman, D.M. & Redin, L.O. 2006. Isotopic evidence for large gaseous nitrogen losses from tropical rainforests. **Proceedings of the Natural Academy of Science** 103(23):8745-8750.
- Houlton, B.Z.; Sigman, D.M.; Schuur, E.A.G. & Hedin, L.O. 2007. A climate driven switch in plant nitrogen acquisition within tropical forest communities. **Proceedings of the Natural Academy of Science** 104:8902-8906.
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia Estatística. 2006. **Mapa de Biomas e de Vegetação**. Disponível em http://www.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/noticia_visualiza.php?id_noticia=169&id_pagina=1; Acesso em 27.III.2009.
- Juhász, C.E.P.; Cursi, P.R.; Cooper, M.; Oliveira, T.C. & Rodrigues, R.R. 2006. Dinâmica físico-hídrica de uma topossequência de solos sob savana florestada (Cerradão) em Assis, SP. **Revista Brasileira de Ciência do Solo** 30:401-412.
- Kahmen, A.; Wanek, W. & Buchmann, N. 2008. Foliar $\delta^{15}\text{N}$ values characterize soil N cycling and reflect nitrate or ammonium preference of plants along a temperate grassland gradient. **Oecologia** 156:861-870.

- Koopmans, C.J.; Van Dam, D.; Tietema, A. & Verstraten, J.M. 1997. Natural ^{15}N abundance in two nitrogen saturated forest ecosystems. **Oecologia** 111:470-480.
- Kronka, F.J.N.; Nalon, M.A.; Matsukuma, C.K.; Kanashiro, M.S.S.; Pavão, M.; Shida, C.N.; Joly, C.A.; Couto, H.T.Z.; Baitello, J.B. & Guillaumon, J.R. 2005. **Inventário florestal da vegetação natural do Estado de São Paulo**. Secretaria de Estado do Meio Ambiente, São Paulo, Brasil.
- Lamont, B. 1982. Mechanisms for enhancing nutrient uptake in plants, with particular reference to Mediterranean South Africa and Western Australia. **Botanical Review** 48:597-689.
- Mardegan, S.R.; Nardoto, G.B.; Higuchi, N.; Moreira, M.Z. & Martinelli, L.A. 2009. Nitrogen availability patterns in white-sand vegetations of Central Brazilian Amazon. **Trees** 23:479-488.
- Mariotti, A.; Germon, G.C.; Hubert, P.; Kaiser, P.; Létolle, R.; Tardieux, A. & Tardieux, P. 1981. Experimental determination of nitrogen kinetic isotope fractionation—some principles illustration for the denitrification and nitrification processes. **Plant Soil** 62:413-430.
- Martinelli, L.A.; Piccolo, M.C.; Townsend, A.R.; Vitousek, P.M.; Cuevas, E.; McDowell, W.H.; Robertson, G.P.; Santos, O.C. & Treseder, K. 1999. Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: tropical versus temperate forests. **Biogeochemistry** 46:45-65.
- McKey, D. 1994. Legumes and nitrogen: the evolutionary ecology of a nitrogen-demanding lifestyle. Pp. 211-228. In: Sprent, J.I. & McKey, D. (eds.). **Advances in legume systematics. 5. The nitrogen factor**. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- Michelsen, A.; Schmidt, I.K.; Jonasson, S.; Quarmby, C. & Sleep, D. 1996. Leaf ^{15}N abundance of subarctic plants provides field evidence that ericoid, ectomycorrhizal and non- and arbuscular mycorrhizal species access different sources of soil nitrogen. **Oecologia** 105:53-63.
- Miller, A.E. & Bowman, W.D. 2002. Variation in N natural abundance and nitrogen uptake traits among co-occurring alpine species: do species partition by nitrogen form? **Oecologia** 130:609-616.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** 403:853-858.
- Nadelhoffer, K.; Shaver, G.; Fry, B.; Giblin, A.; Johnson, L. & McKane, R. 1996. ^{15}N natural abundance and N use by tundra plants. **Oecologia** 107:386-394.

- Nardoto, G.B.; Ometto, J.P.H.B.; Ehleringer, J.R.; Higuchi, N.; Bustamante, M.M.C. & Martinelli, L.A. 2008. Understanding the influences of spatial patterns on the N availability within the Brazilian Amazon Forest. **Ecosystems** 11:1234-1246.
- Ometto, J.P.H.B.; Ehleringer, J.R.; Domingues, T.F.; Berry, J.A.; Ishida, F.Y.; Mazzi, E.; Higuchi, N.; Flanagan, L.B.; Nardoto, G.B. & Martinelli, L.A. 2006. The stable carbon and nitrogen isotopic composition of vegetation in tropical forests of the Amazon Basin, Brazil. **Biogeochemistry** 79:251-274.
- Piccolo, M.C.; Neill, C.; Melillo, J.M.; Cerri, C.C. & Steudler, P.A. 1996. ^{15}N natural abundance in forest and pasture soils of the Brazilian Amazon Basin. **Plant and Soil**, 182(2):249-258.
- Poorter, L. & Bongers, F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. **Ecology** 87(7):1733-1743.
- Projeto Parcelas Permanentes/Biota/Fapesp. 2006. **IV Relatório Temático do Projeto Parcelas Permanentes.**
- Ratter, J.A. 1992. Transition between cerrado and forest vegetation in Brazil. Pp. 417-429. In: Furley, P.A.; Proctor, J.; Ratter, J.A. (eds.). Nature and dynamics of forest-savanna boundaries. Chapman and Hall, London, UK.
- Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do Bioma Cerrado. Pp. 89-166. In: Sano, S. & Almeida, S. (eds.). **Cerrado: ambiente e flora**. Embrapa-CPAC, Brasília, Brasil.
- Robinson, D. 2001. $\delta^{15}\text{N}$ as an integrator of the nitrogen cycle. **Trends in Ecology and Evolution** 16:153-162.
- 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):1-16.
- Schimann, H.; Ponton, S., Hattenschwiler, S.; Ferry, B.; Lensi, R.; Domenach, A.M. & Roggy, J.C. 2008. Differing nitrogen use strategies of two tropical rainforest late successional tree species in French Guiana: Evidence from ^{15}N natural abundance and microbial activities. **Soil Biology & Biochemistry** 40: 487-494.
- Schmidt, S. & Stewart, G.R. 2003. $\delta^{15}\text{N}$ values of tropical savanna and monsoon forest species reflect root specializations and soil nitrogen status. **Oecologia** 134:569-577.
- Schulze, E.D.; Chapin III, F.S. & Gebauer, G. 1994. Nitrogen nutrition and isotope differences among life forms at the northern treeline of Alaska. **Oecologia** 100:406-412.

- Smirnov, N.; Tood, P. & Stewart, G.R. 1984. The occurrence of nitrate reduction in the leaves of woody plants. **Annual Botanical** 54:363-374.
- Stock, W.D., Wienand, K.T. & Baker, A.C. 1995. Impacts of invading N₂-fixing *Acacia* species on patterns of nutrient cycling in two Cape ecosystems: evidence from soil incubation studies and ¹⁵N natural abundance. **Oecologia** 101:375-382.
- Sylvester-Bradley, R.; de Oliveira, L.A.; de Podesta Filho, J.A. & St. John, T.V. 1980. Nodulation of legumes, nitrogenase activity of roots and occurrence of nitrogen-fixing *Azospirillum* in representative soils of Central Amazonia. **Agro-Ecosystems** 6(3):249-266.
- Tanner, E.V.J.; Vitousek, P.M. & Cuevas, E. 1998. Experimental investigation of the role of nutrient supplies in the limitation of forest growth and stature on wet tropical mountains. **Ecology** 79:10-22.
- Tilman, D. 1982. **Resource competition and community structure**. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Veloso, H.P. 1992. **Manual técnico da vegetação brasileira**. IBGE-Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro, Brasil.
- Vitousek, P.M. & Howarth, R.W. 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea-how can it occur? **Biogeochemistry** 13:87-115.
- Vitousek, P.M.; Cassman, K.; Cleveland, C.; Crews, T.; Field, C.B.; Grimm, N.B.; Howarth, R.W.; Marino, R.; Martinelli, L.A.; Rastetter, E.B. & Sprent, J.I. 2002. Towards an ecological understanding of biological nitrogen fixation. **Biogeochemistry** 57:1-45.
- Webb, C.O. & Donoghue, M.J. 2005. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. **Molecular Ecology Notes** 5:181-183.
- Webb, C.O.; Ackerly, D.D. & Kembel, S.W. 2008. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and character evolution. **Bioinformatics** 24:2098-2100.
- Wright, I.J.; 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, U.; Oleksyn, 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.

- Zangaro, W.; Nishidate, F.R.; Camargo, F.R.S.; Romagnoli, G.G. & Vandressen, J. 2005. Relationships among arbuscular mycorrhizas, root morphology and seedling growth of tropical native woody species in southern Brazil. **Journal of Tropical Ecology** 21:529-540.
- Zangaro, W.; Nisizaki, S.M.A.; Domingos, J.C.B. & Nakano, E.M. 2002. Micorriza arbuscular em espécies arbóreas nativas da bacia do rio Tibagi, Paraná. **Cerne** 8(1):77-87.

Tabela 1. $\delta^{15}\text{N}$ e $\Delta\delta^{15}\text{N}$ foliar e concentração de N nas folhas (média \pm erro padrão) de espécies arbóreas do cerradão e da FES. $n = 6$, exceto para espécies comuns às duas áreas ($n = 12$, 6 por tipo vegetacional).

Espécie	Família	Cerradão			FES		
		$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\Delta\delta^{15}\text{N}$ (‰)	N (%)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\Delta\delta^{15}\text{N}$ (‰)	N (%)
<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll. Arg.	Apocynaceae				4,10 \pm 0,26	-1,88 \pm 0,26	2,31 \pm 0,08
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	Anacardiaceae				1,59 \pm 0,28	-4,39 \pm 0,28	2,69 \pm 0,08
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	Meliaceae	-2,36 \pm 0,50	-5,74 \pm 0,50	2,52 \pm 0,09	1,42 \pm 0,26	-4,56 \pm 0,26	3,13 \pm 0,19
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Salicaceae	-0,24 \pm 0,47	-3,62 \pm 0,47	2,42 \pm 0,13	0,44 \pm 0,51	-5,54 \pm 0,51	2,55 \pm 0,12
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	Urticaceae	-1,24 \pm 1,51	-4,62 \pm 1,51	2,37 \pm 0,13	1,70 \pm 0,40	-4,28 \pm 0,43	2,16 \pm 0,12
<i>Centrolobium tomentosum</i> Guillemain ex Benth. (+) ¹	Fab.Faboideae				-0,18 \pm 0,59	-6,16 \pm 0,59	2,63 \pm 0,10
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl.	Sapotaceae				4,84 \pm 0,49	-1,14 \pm 0,49	2,93 \pm 0,19
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. (-)	Fab.Caesalpinioideae	0,65 \pm 0,39	-2,73 \pm 0,39	2,38 \pm 0,10	1,52 \pm 0,36	-4,46 \pm 0,36	2,28 \pm 0,14
<i>Croton floribundus</i> Spreng.	Euphorbiaceae	-0,85 \pm 0,36	-4,23 \pm 0,36	2,93 \pm 0,14	1,99 \pm 1,11	-3,99 \pm 1,11	3,04 \pm 0,21
<i>Cupania tenuivalvis</i> Radlk.	Sapindaceae	-1,87 \pm 0,14	-5,25 \pm 0,14	2,57 \pm 0,06	2,28 \pm 0,69	-3,70 \pm 0,63	2,51 \pm 0,11
<i>Duguetia furfuracea</i> (A. St.-Hil.) Saff.	Annonaceae	3,55 \pm 0,30	0,17 \pm 0,30	2,09 \pm 0,07			
<i>Duguetia lanceolata</i> A. St.-Hil.	Annonaceae				2,61 \pm 1,43	-3,37 \pm 1,43	2,89 \pm 0,05
<i>Esenbeckia leiocarpa</i> Engl.	Rutaceae				2,78 \pm 0,28	-3,20 \pm 0,28	3,56 \pm 0,09
<i>Gochnatia polymorpha</i> (Less.) Cabrera	Asteraceae	-0,25 \pm 0,35	-3,63 \pm 0,35	2,12 \pm 0,12			
<i>Hymenaea courbaril</i> L. (-)	Fab.Caesalpinioideae				3,13 \pm 0,75	-2,85 \pm 0,75	2,26 \pm 0,15
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne (-)	Fab.Caesalpinioideae	2,33 \pm 0,15	-1,05 \pm 0,15	1,46 \pm 0,01			
<i>Mabea fistulifera</i> Mart.	Euphorbiaceae	0,33 \pm 0,90	-3,05 \pm 0,90	2,14 \pm 0,12	1,83 \pm 0,25	-4,15 \pm 0,25	2,32 \pm 0,08
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel (+)	Fab.Faboideae	-0,65 \pm 0,66	-4,03 \pm 0,66	3,66 \pm 0,14			
<i>Machaerium stipitatum</i> (DC.) Vogel (+)	Fab.Faboideae				2,89 \pm 0,49	-3,09 \pm 0,49	3,71 \pm 0,09
<i>Metrodorea nigra</i> A. St.-Hil.	Rutaceae				4,09 \pm 0,30	-1,89 \pm 0,30	2,47 \pm 0,05
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	Myrtaceae	-0,55 \pm 0,40	-3,93 \pm 0,40	1,62 \pm 0,07	1,89 \pm 0,38	-4,09 \pm 0,38	1,69 \pm 0,04
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	Myrtaceae	0,67 \pm 0,58	-2,71 \pm 0,58	1,37 \pm 0,05			
<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.	Myrtaceae	-1,17 \pm 0,42	-4,55 \pm 0,42	1,63 \pm 0,04			
<i>Nectandra cuspidata</i> Nees	Lauraceae	-3,94 \pm 0,81	-7,32 \pm 0,81	1,95 \pm 0,11			
<i>Nectandra oppositifolia</i> Nees & Mart.	Lauraceae				-0,62 \pm 0,53	-6,60 \pm 0,53	2,03 \pm 0,05
<i>Ocotea corymbosa</i> (Meisn.) Mez	Lauraceae	-2,94 \pm 0,83	-6,32 \pm 0,83	1,90 \pm 0,08			
<i>Ocotea indecora</i> (Schott) Mez	Lauraceae				1,69 \pm 0,23	-4,29 \pm 0,23	3,02 \pm 0,08

Espécie	Família	Cerradão			FES		
		$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\Delta\delta^{15}\text{N}$ (‰)	N (%)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\Delta\delta^{15}\text{N}$ (‰)	N (%)
<i>Pera obovata</i> (Klotzsch) Baill.	Euphorbiaceae	-1,49 ± 0,33	-4,87 ± 0,33	2,79 ± 0,10			
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	Burseraceae	-2,65 ± 0,47	-6,03 ± 0,47	1,83 ± 0,08			
<i>Roupala brasiliensis</i> Klotzsch	Proteaceae				2,92 ± 0,57	-3,06 ± 0,57	1,20 ± 0,07
<i>Roupala montana</i> Aubl.	Proteaceae	5,20 ± 0,23	1,82 ± 0,23	1,20 ± 0,06			
<i>Savia dictyocarpa</i> Müll. Arg.	Phyllanthaceae				4,32 ± 0,50	-1,66 ± 0,50	2,70 ± 0,18
<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	Siparunaceae	-0,32 ± 0,41	-3,70 ± 0,41	2,70 ± 0,13	1,98 ± 0,50	-4,00 ± 0,50	2,57 ± 0,07
<i>Stryphnodendron obovatum</i> Benth. (+)	Fab.-Mimosoideae	-0,19 ± 0,73	-3,57 ± 0,73	2,48 ± 0,17			
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	Arecaceae	-1,12 ± 0,21	-4,50 ± 0,21	2,64 ± 0,18	1,81 ± 0,38	-4,17 ± 0,38	2,06 ± 0,15
<i>Symplocos mosenii</i> Brand	Symplocaceae	-1,19 ± 0,42	-4,57 ± 0,42	2,19 ± 0,11			
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Anacardiaceae	-3,64 ± 0,24	-7,02 ± 0,24	1,27 ± 0,05			
<i>Trichilia catigua</i> A. Juss.	Meliaceae				4,08 ± 0,23	-1,90 ± 0,23	2,73 ± 0,06
<i>Trichilia clausenii</i> C. DC.	Meliaceae				2,44 ± 0,39	-3,54 ± 0,39	2,42 ± 0,05
<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	Vochysiaceae	0,04 ± 0,55	-3,34 ± 0,55	2,01 ± 0,10			
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	Annonaceae	0,62 ± 0,73	-2,76 ± 0,73	2,08 ± 0,05			
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	Rutaceae	-0,83 ± 0,27	-4,21 ± 0,27	2,18 ± 0,12	2,48 ± 0,51	-3,50 ± 0,51	2,20 ± 0,05

1. (+) leguminosa fixadora de N₂, (-) leguminosa não fixadora de N₂. Ver Sylvester-Bradley et al. (1980) e Faria et al. (1984, 1987, 1994).

Tabela 2. $\delta^{15}\text{N}$ e $\Delta\delta^{15}\text{N}$ foliar e concentração de N nas folhas (média \pm erro padrão) de pares congêneros e de espécies arbóreas comuns ao cerradão e a FES. Níveis de significância em negrito indicam diferença significativa entre os tipos de vegetação ou entre espécies/gêneros (ANOVA fatorial; $p < 0,05$).

Atributo foliar	Espécies comuns				Pares congêneros			
	cerradão	FES	$P_{\text{tipo de vegetação}}$	$P_{\text{espécies}}$	cerradão	FES	$P_{\text{tipo de vegetação}}$	$P_{\text{gêneros}}$
N (%)	2,41 \pm 0,05	2,41 \pm 0,06	0,991	0,002	2,04 \pm 0,14	2,52 \pm 0,14	0,060	0,008
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	-0,76 \pm 0,27	1,76 \pm 0,16	< 0,001	0,706	1,03 \pm 1,50	2,10 \pm 0,58	0,175	0,021
$\Delta\delta^{15}\text{N}$ (‰)	-5,65 \pm 0,27	-5,46 \pm 0,16	0,581	0,706	-4,30 \pm 1,50	-5,12 \pm 0,58	0,152	0,003

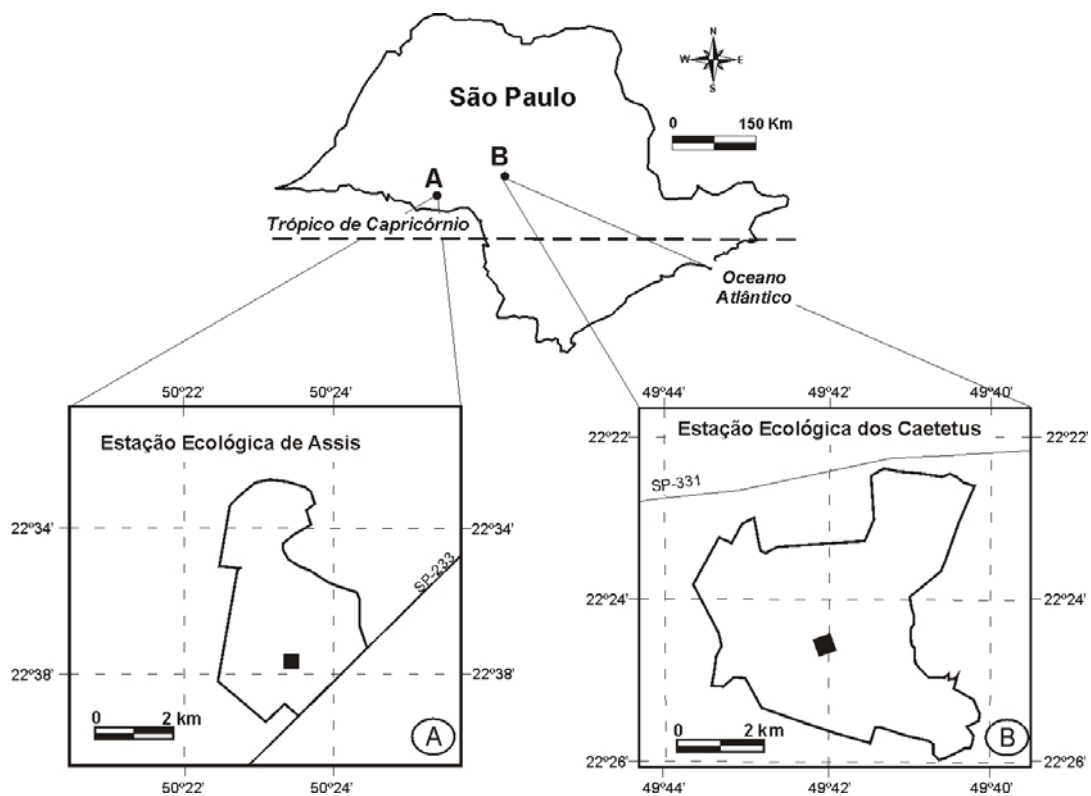


Figura 1. Localização da Estação Ecológica de Assis (Assis-SP) (A) e da Estação Ecológica dos Caetetus (Gália-SP) (B). Os quadrados negros em cada estação são as parcelas permanentes de 10,24 ha do projeto Biota - Parcelas Permanentes, onde levantamentos florísticos e outros estudos ecológicos foram feitos.

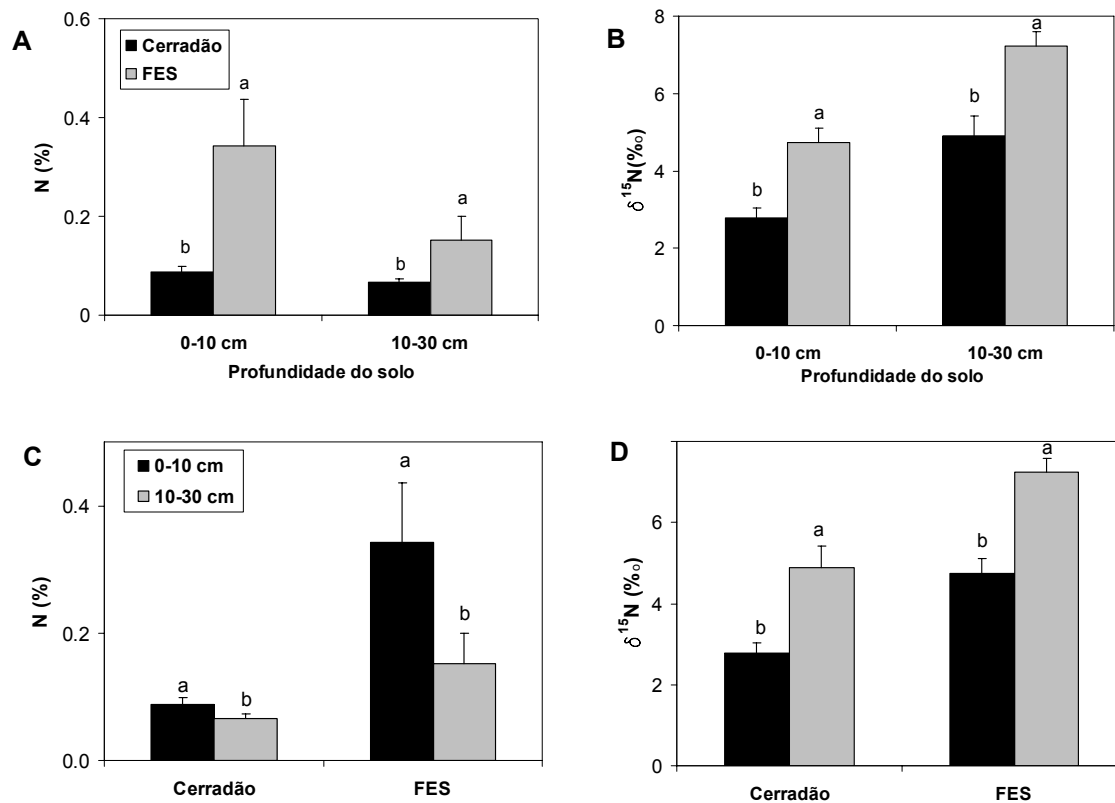


Figura 2. Valores médios (\pm erro padrão) da concentração total de N e do $\delta^{15}\text{N}$ dos solos do cerradão e da FES, em duas profundidades de amostragem. Letras distintas entre as barras indicam diferenças entre os tipos vegetacionais em uma mesma profundidade de solo (A e B) ou entre profundidades do solo para um mesmo tipo vegetacional (C e D) (teste *t*; *gl* = 1,10; *p* < 0,05).

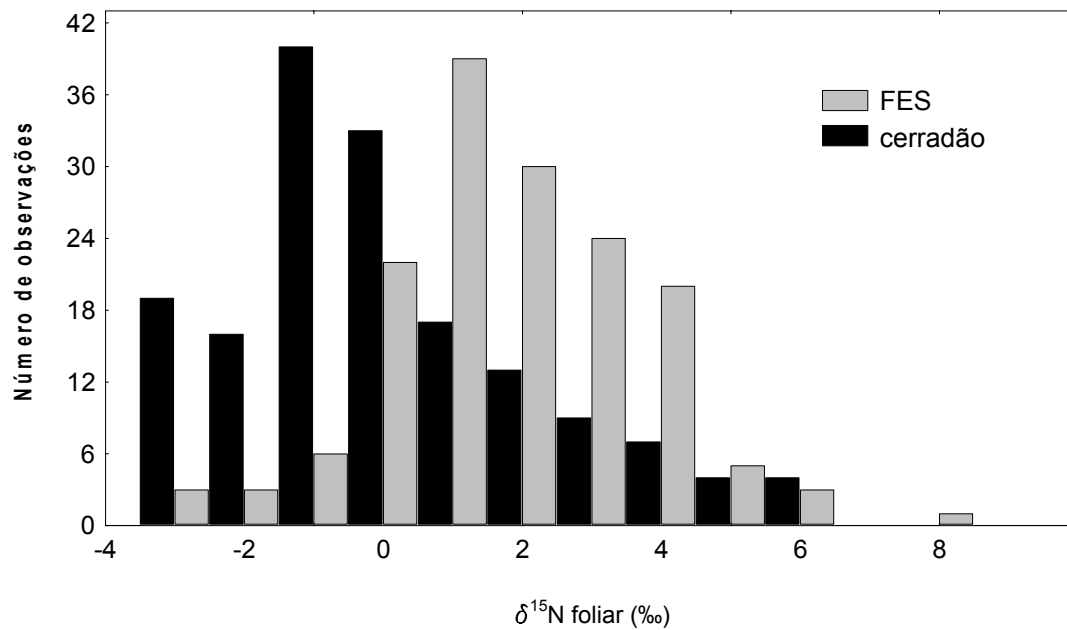


Figura 3. Histograma de frequência dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar de árvores do cerradão ($n = 162$) e da FES ($n = 156$).

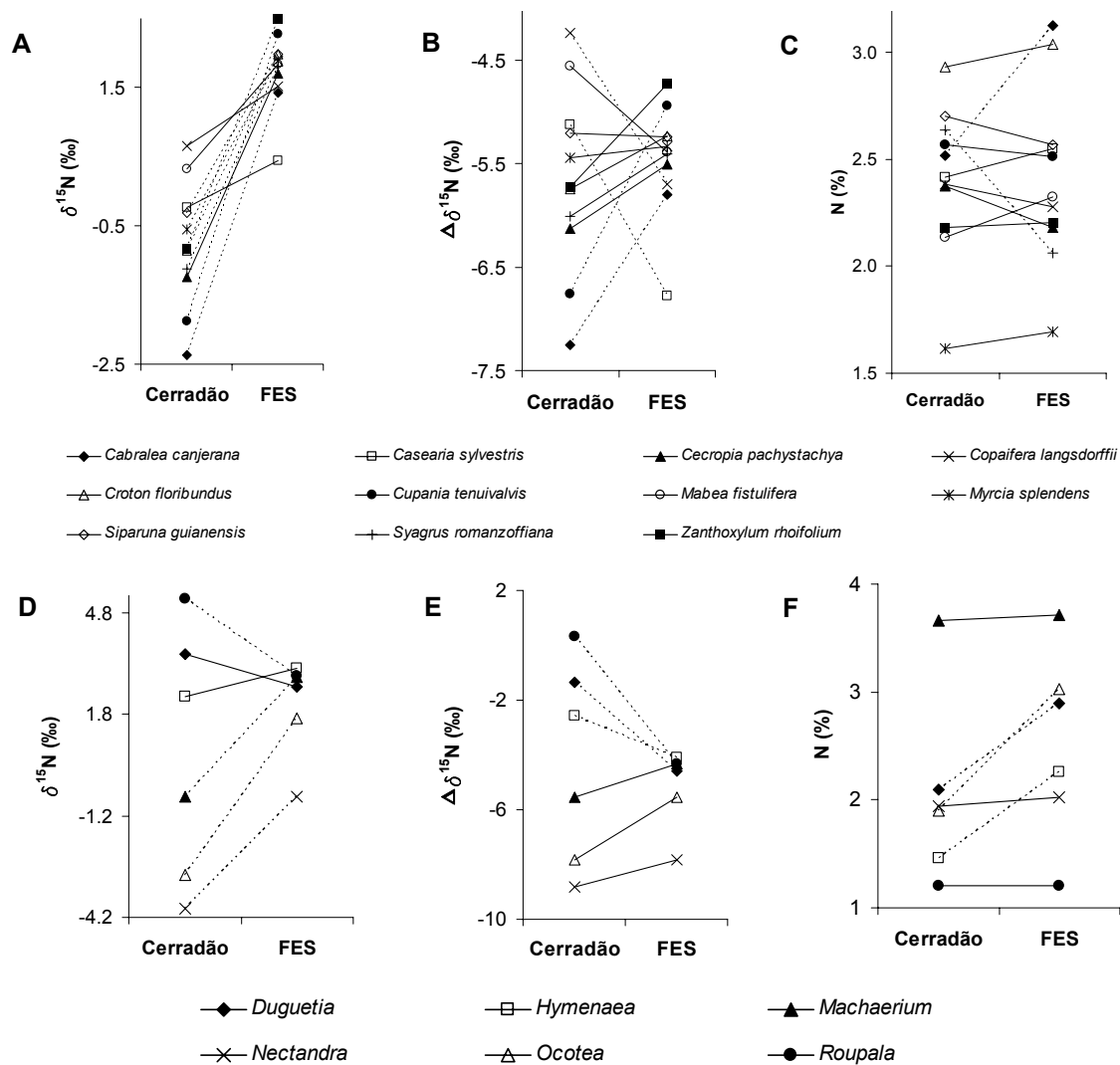


Figura 5. $\delta^{15}\text{N}$ e $\Delta\delta^{15}\text{N}$ foliar e concentração de N nas folhas de espécies comuns (A-C) e em pares congênericos (D-F) do cerradão e da FES. Linhas tracejadas indicam diferença significativa entre os tipos de vegetação (teste *t*; *gl* = 1,10; *p* < 0,05).

Capítulo 4 - Atributos hidráulicos de espécies arbóreas do cerradão e da floresta estacional semidecidual do sudeste do Brasil

Resumo – A disponibilidade de água influencia a ocorrência de espécies e a distribuição de comunidades vegetais, sendo um importante fator promotor de especialização de hábitat. O objetivo deste estudo foi avaliar comparativamente atributos hidráulicos de espécies arbóreas do cerradão e da FES, sob a hipótese de que espécies do cerradão seriam mais resistentes a menores potenciais hídricos foliares, enquanto espécies da FES seriam mais eficientes no transporte de água, por supostamente ocorrerem em ambientes com maior disponibilidade de água. Três pares congêneros com espécies lenhosas do cerradão e da FES foram cultivados em viveiro, e seus ramos e folhas submetidos à análise de diversos atributos hidráulicos. Houve variação entre as espécies nos atributos hídricos foliares. Entretanto, espécies do cerradão não apresentaram potencial hídrico de perda de turgor foliar mais negativo, e, conseqüentemente, maior tolerância a baixos potenciais hídricos que espécies da FES. Da mesma forma, espécies da FES não apresentaram maiores condutividades específicas da folha e do xilema ativo que espécies do cerradão e, portanto, não demonstraram maior eficiência no transporte de água. Ambos os resultados não corroboram as hipóteses elaboradas e indicam que, ao menos para as espécies estudadas, atributos hidráulicos não diferem significativamente entre espécies do cerradão e da FES. Entretanto, são recomendados novos estudos que avaliam outras espécies e atributos, incluindo avaliações de campo, nas condições naturais em que as plantas ocorrem.

Palavras-chaves: relações hídricas, curva pressão-volume, condutividade hidráulica, Cerrado, Mata Atlântica

Abstract – Hydraulic traits of cerradão and seasonally dry forest woody species from Southeastern Brazil: Water availability influences plant species and communities distribution and is regarded as a key factor promoting habitat specialization. The objective of this study was to evaluate hydraulic traits of cerradão and SDF woody species. We hypothesized that SDF species, due to their occurrence over environments with higher water availability, would be more efficient in water transport, while cerradão

species would be more resistant to lower leaf water potentials. Three cerradão-SDF congeneric pairs were grown in a nursery and their leaves and stems were submitted to analyses of many hydraulic traits. Species significantly differed in their leaf hydraulic traits. However, leaves of cerradão species did not lose turgor at more negative water potentials, and hence did not exhibit higher tolerance to lower water potentials than SDF species. SDF species did not have higher leaf-specific and sapwood-specific hydraulic conductivity and, hence did not exhibit higher hydraulic efficiency than cerradão species. These results do not corroborate our hypotheses, and indicate that, at least for the species we studied, there is no divergence in hydraulic traits of cerradão and SDF species. Nevertheless, we recommend further investigations with other species and hydraulic traits, including the evaluation of plants under field conditions.

Keywords: water relations, pressure-volume curves, hydraulic conductivity, Cerrado, Atlantic rainforest

Introdução

A disponibilidade de água atua como importante filtro para a ocorrência de espécies e a distribuição de comunidades vegetais (Engelbrecht et al. 2005, Engelbrecht et al. 2007, Mitchell et al. 2008, Brenes-Arguedas et al. 2009). Além disso, a disponibilidade de água nos ecossistemas condiciona adaptações evolutivas nas plantas e, conseqüentemente, atua como um fator promotor de especialização de habitat (Baraloto et al. 2007, Brenes-Arguedas et al. 2008).

Várias investigações têm indicado que plantas de ambientes com pouca restrição hídrica tendem a ter maior eficiência no transporte de água no xilema, apresentando vasos do xilema de maior calibre e, conseqüentemente, maior condutividade hidráulica e ramos com menor densidade de madeira que plantas filogeneticamente relacionadas de ambientes mais secos. Por outro lado, as plantas de ambientes mais áridos tendem a ser mais tolerantes ao estresse hídrico, apresentando, dentre outras características, adaptações morfo-fisiológicas que conferem tolerância a baixos potenciais hídricos do solo como potenciais hídricos de perda de turgor foliar mais negativos e menor vulnerabilidade a perda de condutividade hidráulica em decorrência da cavitação dos vasos do xilema (Maherali & DeLucia 2001, Bhaskar & Ackerly 2006, Cornwell et al. 2007, Mitchell et al. 2008, Kursar et al. 2009).

Savanas e florestas são dominantes na paisagem tropical (Hoffmann et al. 2004). Dentre vários fatores bióticos e abióticos, a disponibilidade de água no solo tem sido apontada como um fator chave para a ocorrência local de savana ou floresta nas áreas de distribuição das duas formações (Bowman & Panton 1993, Hoffmann et al. 2004). No Brasil, o Cerrado e a Mata Atlântica são o segundo e o terceiro maiores biomas, cobrindo juntos aproximadamente 37% do território nacional (IBGE 2006). Devido ao grau de ameaça a que estão submetidos e a elevada diversidade de espécies, Cerrado e Mata Atlântica estão entre os 25 *hotspots* mundiais, considerados prioritários para a conservação da biodiversidade global (Myers et al. 2000). Cerrado e Mata Atlântica ocorrem ao longo de vastas zonas de contato (Durigan & Ratter 2006). Isso é particularmente comum no sudeste do Brasil, onde a floresta estacional semidecidual (FES), uma subformação da Mata Atlântica, e o cerradão, a fitofisionomia florestal do bioma Cerrado, estão entre os tipos vegetacionais dominantes (Kronka et al. 2005).

Embora o cerradão e a FES ocorram sob climas similares, caracterizados pela presença de estação seca no inverno, ambos são consideravelmente distintos florística e estruturalmente, com poucas espécies comuns às duas formações (Projeto Parcelas Permanentes/Biota/Fapesp 2006). Estudos prévios sugerem que a transição cerradão-FES é influenciada por diferenças na disponibilidade de água e nutrientes no solo, sendo esta consideravelmente maior na FES (Ratter 1992, Ruggiero et al. 2002, Projeto Parcelas Permanentes/Biota/Fapesp 2006). Além disso, investigações recentes sugerem que o sucesso de espécies do Cerrado em áreas savânicas do Brasil central está relacionado à capacidade de suas folhas tolerarem o estresse hídrico (Hao et al. 2008). Entretanto, faltam estudos investigativos que avaliam a existência de adaptações morfo-anatômicas e fisiológicas relacionadas ao uso da água em plantas do cerradão e da FES do sudeste do Brasil. Dessa forma, o objetivo desse estudo foi avaliar comparativamente atributos foliares e hidráulicos de espécies lenhosas do cerradão e da FES, sob a hipótese de que espécies da FES teriam maior eficiência no transporte de água (maior condutividade hidráulica), enquanto espécies do cerradão seriam mais tolerantes a menores potenciais hídricos foliares (potenciais hídricos de perda de turgor foliar mais negativos).

Material e métodos

Espécies estudadas e condução das plantas em viveiro

Foram estudados três pares congêneros de espécies de ampla distribuição no cerrado e na FES do sudeste do Brasil. As espécies do cerrado foram *Bauhinia brevipes* Vogel (Fab. Cercideae), *Jacaranda cuspidifolia* Mart. (Bignoniaceae) e *Senna rugosa* (G. Don) H.S. Irwin & Barneby (Fab. Caesalpinioideae). Já as espécies da FES foram *Bauhinia forficata* Link. (Fab. Cercideae), *Jacaranda puberula* Cham. (Bignoniaceae) e *Senna multijuga* (Rich.) H.S. Irwin & Barneby (Fab. Caesalpinioideae). Com exceção de *S. rugosa*, que apresenta hábito arbustivo ou arbóreo, todas as demais espécies são exclusivamente arbóreas.

Sementes das espécies estudadas foram coletadas em remanescentes de vegetação nativa dos seus respectivos tipos vegetacionais de ocorrência e colocadas, sem nenhum tratamento prévio, em caixas de areia para germinação. Uma vez emergidas, as plântulas foram transplantadas, individualmente, para vasos contendo aproximadamente 3,7 L de solo de barranco previamente peneirado (anexo 1). O transplante ocorreu em julho de 2008. Cada espécie foi transplantada para 12 vasos. As plantas foram mantidas sob sombrite, em viveiro de mudas localizado em Piracicaba-SP. As plantas foram submetidas à irrigação diária por aspersão. No início do experimento foi realizada adubação com macro e micronutrientes para suprir possíveis deficiências do solo. Os vasos foram distribuídos aleatoriamente e regularmente realocados para minimizar os efeitos de uma possível heterogeneidade ambiental dentro do viveiro. As plantas foram mantidas nestas condições até os 16 meses, quando ramos e folhas foram coletados para a realização das análises

Curvas pressão-volume

Curvas pressão-volume (Tyree & Jarvis 1982) foram geradas pelo método de dessecação em bancada. Para cada espécie, seis folhas expandidas, obtidas de seis indivíduos distintos, foram coletadas no fim da tarde e seus pecíolos imediatamente imersos em recipiente com água deionizada. Posteriormente, o recipiente foi envolvido com papel alumínio e mantido sob refrigeração (4°C) até a manhã seguinte, para possibilitar total reidratação das folhas. Na manhã seguinte, as folhas saturadas foram inicialmente pesadas em balança analítica e tiveram seu potencial hídrico de saturação determinado com auxílio de bomba de *Scholander* (PMS, modelo 1000). Posteriormente, as folhas foram descobertas e mantidas em sala com temperatura

ambiente e, após pequenos intervalos de tempo, foram repesadas e tiveram, imediatamente após a pesagem, seu potencial hídrico determinado novamente. Esse processo foi sucessivamente repetido, por pelo menos 12 vezes para cada folha ou até estas mostrarem sinais evidentes de danos por desidratação. Após essas medições, as folhas foram postas a secar em estufas de circulação de ar a 60°C por 48 horas e, posteriormente, pesadas para determinação do peso seco. Para *Jacaranda* spp., as curvas pressão-volume foram obtidas com os folíolos destacados das folhas, uma vez que as folhas inteiras não cabiam na câmara da bomba de *Scholander*. O potencial osmótico na saturação ($\Psi_{\pi_{SAT}}$), o potencial hídrico no ponto de perda de turgor (Ψ_{PPT}), o conteúdo relativo de água no ponto de perda de turgor (CRA_{PPT}) e o módulo elástico volumétrico (ϵ) foram calculados a partir de diagramas relacionando $1/\Psi$ no eixo y e o CRA no eixo x, conforme descrito em Schulte & Hinckley (1985). O conteúdo de água por unidade de massa seca da folha saturada (MA/MS) foi calculado como: (massa fresca saturada da folha - massa seca da folha) / massa seca da folha (Hao et al. 2008).

Condutividade hidráulica

As medições de condutividade hidráulica foram realizadas em aparelho específico, no qual os ramos ficavam conectados, por meio de tubos, a um reservatório de água superior, gerador de pressão gravitacional conhecida (6-9 KPa) e a uma balança analítica que registrava, por meio da conexão com computador, a variação do peso da solução (KCl 10 mmol em água deionizada) que fluía pelo ramo ao longo do tempo. A condutividade hidráulica máxima do ramo foi determinada como $K_M = F.C / \Delta P$, onde F é o taxa de fluxo ($kg.s^{-1}$) e ΔP a variação de pressão ao longo do ramo de comprimento C (m). Os ramos utilizados para as medições da condutividade hidráulica foram coletados no início ou fim do dia, imediatamente envolvidos em papel toalha umedecido, colocados em sacos plásticos selados e mantidos sob refrigeração (4°C) até o momento em que as medições foram realizadas. Em laboratório, ramos menores contendo 5-10 cm de comprimento e 3-5 mm de diâmetro, desprovidos de folhas, foram cortados debaixo d'água e conectados ao aparelho medidor de fluxo. Antes da medição do K_M , os ramos foram conectados a uma seringa com solução de KCl 10 mmol e submetidos à pressão manual para remoção do embolismo pré-existente nos ramos coletados no viveiro.

A condutividade hidráulica específica do xilema ativo (K_x) foi obtida dividindo-se K_M pela área da seção transversal do alburno do ramo. A seção transversal do alburno foi medida em ramos desprovidos de casca, descontando-se a área da medula do ramo (tecido parenquimático), não condutora de água. Para tanto, os ramos tiveram a medula de sua porção terminal removida com auxílio de agulha. Posteriormente, as seções transversais foram imersas em tinta carbono e imediatamente “carimbadas” sobre folha de papel. Estas seções foram então digitalizadas e a área da seção transversal de cada ramo foi quantificada em programa computacional de processamento de imagens (*Image J*). A condutividade hidráulica específica das folhas (K_F) foi obtida pela divisão de K_M pela área foliar distal do ramo. A área foliar foi determinada com auxílio de medidor digital (Li-Cor, LI-3000A). A razão área foliar/área do xilema ativo (AF:AX) foi calculada dividindo-se a área foliar distal do ramo pela área da seção transversal do seu alburno. Todas estas medições foram realizadas para todas as espécies estudadas, em pelo menos cinco repetições (ramos) por espécie, sendo cada repetição obtida de uma planta diferente.

Possivelmente, para todas as espécies estudadas, os segmentos de ramos utilizados tinham comprimento menor que o comprimento máximo de seus vasos, de tal forma que vasos abertos, desprovidos de paredes nas extremidades, estavam presentes nos ramos utilizados para as medições. Ressalta-se, portanto, que embora esses ramos forneçam uma boa base de comparação para as espécies avaliadas neste estudo, cautela deve ser empregada na comparação destes resultados com a de outros estudos, uma vez que a ausência de parede nas extremidades do vaso aumenta significativamente a condutividade hidráulica dos ramos (Sperry et al. 2005).

Densidade da madeira

A densidade da madeira (ρ_{MAD}) foi medida nos mesmos ramos utilizados para a determinação da condutividade hidráulica. Ramos desprovidos de casca foram imersos em água por 48 horas para saturação. Posteriormente, com auxílio de balança de precisão, determinou-se o volume fresco da madeira pelo método de deslocamento de água, no qual a massa da água deslocada pelo ramo equivale ao seu volume. A massa seca dos ramos foi obtida após sua secagem em estufas de circulação de ar a 60°C por 48 horas. A ρ_{MAD} foi então determinada dividindo-se a massa seca pelo volume do ramo.

Análise dos dados

As espécies foram comparadas, todas juntas, por ANOVA seguida de teste de *Tukey* para comparação das médias. Os atributos de cada par congênico foram comparados entre as duas formações (cerradão e FES) por meio de um teste *t* de *Student* para dados não pareados, com cada planta sendo uma repetição. Quando necessário, os dados foram transformados com a função \log_{10} previamente às análises, visando atender aos pressupostos de normalidade e homogeneidade de variância da estatística paramétrica. Para variáveis com dados negativos, os valores foram primeiramente convertidos para valores positivos, por meio da eliminação do sinal negativo de cada amostra. Quando mesmo após transformações os dados não atenderam aos pressupostos dos testes paramétricos, a ANOVA seguida de teste de *Tukey* e o teste *t* de *Student* foram substituídos, respectivamente, pelos testes de *Kruskall-Wallis* e *Mann-Whitney*. Análises de correlação de Pearson foram realizadas para a verificação de associações entre atributos hidráulicos, considerando o valor de cada indivíduo avaliado como uma repetição.

Resultados

Relações hídricas nas folhas

As espécies estudadas diferiram entre si para todos os atributos hídricos das folhas investigados, exceto para o CRA_{PPT} (tabela 1). Os valores de ε foram bastante variáveis entre e dentro das espécies, sendo quase quatro vezes maior em *Bauhinia brevipes* em comparação à *Jacaranda puberula*, respectivamente espécies com menor e maior elasticidade da parede celular. A $\Psi_{\pi_{SAT}}$ foi menor para as duas espécies de *Bauhinia*, embora estas não tenham diferido de *Senna multijuga*. As duas espécies de *Jacaranda* e *Senna rugosa* apresentaram os maiores valores de Ψ_{PPT} , perdendo o turgor com menores potenciais hídricos (tabela 1).

Quando os pares congênicos foram avaliados, não foi encontrado um padrão de resposta para nenhuma dos atributos hídricos das folhas avaliados, sendo diferenças entre espécies de cada formação encontradas apenas para *Senna* (fig. 1). *Senna rugosa*, do cerradão, apresentou maior $\Psi_{\pi_{SAT}}$ e Ψ_{PPT} , maior CRA_{PPT} e maior MA/MS, porém não diferiu de *Senna multijuga* para ε . Para os demais gêneros, não houve

diferenças entre as espécies de cada formação vegetacional, para nenhum dos atributos hídricos foliares derivados das curvas pressão-volume (fig. 1).

Não houve correlação significativa entre MA/MS e Ψ_{PPT} ($r = 0,30$; $p = 0,071$), $\Psi_{\pi_{SAT}}$ ($r = 0,27$; $p = 0,113$), ε ($r = -0,10$; $p = 0,561$) e CRA_{PPT} ($r = 0,30$; $p = 0,072$). O Ψ_{PPT} apresentou correlação negativa com ε ($r = -0,35$; $p = 0,038$) e positiva com $\Psi_{\pi_{SAT}}$ ($r = 0,94$; $p < 0,001$), sendo a correlação entre Ψ_{PPT} e $\Psi_{\pi_{SAT}}$ significativamente maior do que entre Ψ_{PPT} e ε ($p = 0,009$).

Características hidráulicas e densidade da madeira

Os valores de K_X de K_F variaram sensivelmente entre as espécies estudadas, porém as médias das espécies não diferiram significamente entre si para estes atributos (tabela 2). Houve também alta variação intraespecífica para os respectivos atributos, conforme constatado pela observação dos altos valores de erro padrão destas variáveis (fig. 2, tabela 2). Variação sensível nas médias, porém ausência de diferença significativa entre as espécies também foi observado para o atributo AF:AX (tabela 2). Quando todas as espécies foram comparadas entre si, observou-se tendência de maior ρ_{MAD} para as espécies do cerradão, entretanto *Senna rugosa* e *Jacaranda cuspidifolia* não diferiram de *Senna multijuga* e *Jacaranda puberula* para este atributo.

Dentre os gêneros, *Senna* foi o único com diferenças significativas na condutividade hidráulica entre espécies do cerradão e da FES, com *Senna rugosa* do cerradão tendo maior K_F que *Senna multijuga* da FES (fig. 2a). Para os demais gêneros, houve tendência de maior K_F e K_X para as espécies da FES, porém, novamente, houve alta variação intraespecífica e ausência de diferença estatística entre as espécies de cada formação (cerradão e FES) (fig. 2a-b). Já *Bauhinia* foi o único gênero que demonstrou diferenças para os valores AF:AX, com *Bauhinia brevipes* do cerradão tendo média de AF:AX significativamente maior que *Bauhinia forficata* da FES (tabela 2c). Quando espécies foram comparadas duas a duas, dentro de cada gênero, novamente observou-se tendência de maior ρ_{MAD} para as espécies da FES, embora diferenças significativas nesse sentido tenham sido encontradas apenas para dois (*Bauhinia* e *Jacaranda*) dos três gêneros investigados (fig. 2d).

Não houve correlação significativa entre K_X e ρ_{MAD} ($r = 0,09$; $p = 0,620$), entre AF:AX e K_X ($r = 0,32$; $p = 0,07$) e entre AF:AX e K_F ($r = -0,07$; $p = 0,683$). Foi encontrada correlação positiva entre K_X e K_F ($r = 0,85$; $p < 0,001$).

Discussão

Os atributos hídricos foliares obtidos a partir das curvas pressão-volume variaram significativamente entre as espécies, corroborando diversos estudos que encontraram variação interespecífica para estes atributos, inclusive entre plantas próximas filogeneticamente e/ou coexistindo em uma mesma comunidade (Dias Filho & Dawson 1995, Wenhui & Prado 1998, Choat et al. 2007, Sobrado 2009).

Porém, os resultados deste estudo não indicaram um padrão de variação no qual espécies do cerradão apresentam perda de turgor foliar em potenciais mais negativos que espécies da FES. Pelo contrário, *Senna rugosa*, do cerradão, apresentou perda de turgor foliar em potenciais maiores (menos negativos), sugerindo que esta espécie é menos resistente a baixos potenciais hídricos no tecido foliar em comparação às demais espécies estudadas, inclusive *Senna multijuga* da FES. Portanto, para as espécies investigadas neste estudo, rejeita-se a hipótese de que plantas do cerradão seriam, em virtude da suposta menor disponibilidade de água a que estão sujeitas em suas condições naturais de ocorrência, mais resistentes a perda de potencial hídrico foliar, apresentado Ψ_{PPT} mais negativos que plantas da FES.

Os valores de Ψ_{PPT} observados neste estudo variaram entre -2.62 e -1.71 MPa, sendo relativamente comparáveis aos valores encontrados para espécies de mata de galeria e cerrado *sensu stricto* do Brasil central (Hao et al. 2008), para espécies arbóreas de cerrado *sensu stricto* do sudeste do Brasil, durante a estação chuvosa (Wenhui & Prado 1998) e para espécies em outras formações tropicais (Choat et al. 2007, Sobrado 2009). As plantas possuem duas estratégias contrastantes, que expressam suas habilidades para lidar com o estresse hídrico em tecidos foliares vivos. Uma alta elasticidade da parede celular, representada por um baixo ϵ , permite a redução do volume celular em condições de perda de água e murchamento, e ajuda a célula a manter o turgor foliar mesmo sob potenciais mais negativos (Lambers et al. 2008). Por outro lado, alta capacidade de ajuste osmótico, representada por alta concentração osmótica na saturação (baixo $\Psi_{\pi_{SAT}}$) e associada à liberação de solutos que baixam o potencial osmótico e, conseqüentemente, o potencial hídrico foliar,

permite que a planta ajuste seu potencial hídrico foliar e continue a adquirir água do solo mesmo quando a água do solo se encontra sob baixos potenciais (Lambers et al. 2008). Nas condições deste estudo, o Ψ_{PPT} mostrou maior associação com $\Psi_{\pi_{SAT}}$ do que com ε , sugerindo que o ajuste osmótico parece ser a estratégia que propicia uma maior habilidade para lidar com menores potenciais hídricos foliares nas espécies estudadas. Segundo Dias-Filho & Dawson (1995), em ambientes com sazonalidade na disponibilidade de água, como o cerradão e a FES, estratégias que maximizam o ajuste osmótico (alta concentração osmótica na saturação, baixo $\Psi_{\pi_{SAT}}$) seriam vantajosas em relação à estratégia de possuir células mais elásticas (menor ε), principalmente quando ocorrem secas prolongadas, pois permitiriam a aquisição de água mesmo sob baixos potenciais hídricos do solo.

A ausência de correlação entre MA/MS e Ψ_{PPT} contraria os resultados encontrados por Hao et al. (2008), que observaram correlação positiva entre estas variáveis, em estudo com espécies arbóreas de matas de galeria e de cerrado *sensu stricto* no Brasil central. Entretanto, salienta-se que apenas seis espécies foram investigadas, sendo recomendada a investigação de um maior número de espécies, para confirmação se de fato existe uma associação entre conteúdo de água foliar na saturação e tolerância a baixos potenciais hídricos.

Não houve variação significativa nos valores de condutividade hidráulica entre as espécies, nem foi encontrado um padrão geral de resposta para espécies do cerradão e da FES. Este resultado não corrobora o encontrado em outras investigações (Maherali & DeLucia 2001, Bhaskar et al. 2007, Cornwell et al. 2007) e também a hipótese deste estudo de que maiores valores de condutividade hidráulica seriam encontrados em plantas de ambientes de maior disponibilidade de água (supostamente FES), quando comparadas às plantas de locais mais secos (supostamente cerradão). Entretanto, alguns estudos encontraram resultados similares. Choat et al. (2007), por exemplo, não encontraram diferenças significativas nos valores de K_F e K_X quando espécies de *Cordia* de ambientes com distintos níveis de precipitação pluviométrica foram comparados. Hao et al. (2008), também não encontraram diferenças nos valores de K_F e K_X de espécies do cerrado *sensu stricto* e das matas de galeria do Brasil central e apontaram que diferenças entre espécies florestais e savânicas ocorreriam predominantemente em atributos hidráulicos das folhas e não do caule.

Neste estudo, houve grande variação intraespecífica nos valores de K_F e K_X , o que pode ter contribuído para mascarar a tendência de diferença nos valores destes parâmetros entre espécies da FES e do cerradão, para *Bauhinia* e *Jacaranda* (tabela 2). Variações intraespecíficas para atributos funcionais foliares e hidráulicos são frequentes (Gartner 1995, Hulshof & Swenson 2009). No caso deste estudo, as variações intraespecíficas podem ser consequência tanto de variações genéticas entre os indivíduos de uma mesma espécie quanto de variações no estágio de desenvolvimento dos ramos coletados de cada planta.

Bauhinia brevipes do cerradão apresentou valores de AF:AX significativamente maiores que *Bauhinia forficata* da FES, entretanto, para os demais gêneros não foram encontrados valores maiores de AF:AX para as espécies da FES. Os valores de AF:AX encontrados foram consideravelmente maiores que os encontrados em estudos que avaliaram plantas no campo, sob condições naturais (Maherali & DeLucia 2001, Bhaskar et al. 2007, Cornwell et al. 2007). Embora comparações com outros estudos devam ser vistas com ressalva, pois se tratam de espécies diferentes, em ambientes diferentes, as diferenças em AF:AX foram sensíveis, a ponto de supor que as condições em que as plantas foram cultivadas em viveiro neste estudo, influenciaram os valores de AF:AX observados. De fato, plantas são plásticas o suficiente para alterar suas características hidráulicas de acordo com as condições ambientais e sazonais, como observado pela variação dos atributos hidráulicos ao longo das estações do ano para plantas do Cerrado (Bucci et al. 2008).

Altos valores de AF:AX podem estar associados a altos valores de K_X ou a baixos valores de déficit de pressão de vapor (DPV). No caso específico deste estudo, não houve correlação significativa entre AF:AX e K_X , o que sugere que os altos valores de AF:AX estejam relacionados às condições de sombreamento e alto fornecimento de água via aspersão em que as plantas foram mantidas no viveiro. Nessas condições (baixo DPV), as plantas seriam capazes de manter alta AF:AX sem reduzir significativamente os valores de K_L e o suprimento de água para as folhas. No entanto, futuras investigações de campo seriam interessantes para um melhor entendimento da variação nos valores de AF:AX nas condições naturais em que as plantas ocorrem.

Houve tendência de maior ρ_{MAD} para as espécies do cerradão, entretanto, para *Senna* estas diferenças não foram estatisticamente significativas (fig. 2d). A ρ_{MAD} apresenta relação com vários aspectos funcionais das plantas, tais como capacidade de armazenamento e transporte de água pelos ramos (Scholz et al. 2007, Sperry et al.

2008, Chave et al. 2009) e resistência mecânica (Chave et al. 2009). Entretanto, neste estudo não houve correlação negativa significativa entre ρ_{MAD} e a eficiência de transporte hidráulico (K_x). Embora este resultado corrobore os encontrados recentemente por Choat et al. (2007), na comparação de atributos hidráulicos de espécies de *Cordia* de florestas tropicais da América Central, vale salientar que, para a maioria dos indivíduos avaliados neste estudo, os ramos utilizados para a medição da ρ_{MAD} eram relativamente novos e apresentavam área variável de sua porção central ocupada pela medula. A medula é composta por parênquima e apresenta densidade consideravelmente menor que o alburno, além de não estar envolvida no transporte de água. Além disso, cada espécie pode ter características próprias em relação à anatomia da medula. Estes fatos podem ter influenciado a ausência de correlação entre ρ_{MAD} e a eficiência de transporte hidráulico (K_x).

Embora tenha havido diferenciação entre as espécies em relação à maioria dos atributos investigados, a magnitude destas diferenças foi pequena e não justifica a separação das espécies em grupos com comportamento ecofisiológicos específicos, tanto para as características hidráulicas dos ramos quanto para as relações hídricas nos tecidos foliares. Similarmente, não foi encontrado um padrão nos atributos investigados tanto para espécies do cerradão quanto para espécies da FES, o que sugere que, ao menos para as espécies investigadas, o suposto gradiente de disponibilidade de água existente entre as duas formações (maior disponibilidade de água no solo da FES do que no solo do cerradão) não parece ter gerado adaptações claras para uma maior resistência a baixos potenciais hídricos foliares nas espécies do cerradão e maiores condutividades hidráulicas para as espécies da FES. De fato, vários estudos têm apontado que, mesmo quando ambientes contrastantes em disponibilidade de água são comparados, vários atributos relacionados ao uso da água pelas plantas tem maior variação dentro das comunidades do que entre comunidades (Bhaskar et al. 2007, Choat et al. 2007, Hao et al. 2008)

Ressalta-se, no entanto, que plantas podem ter diversas modificações morfo-fisiológicas que alteram sua capacidade de lidar com baixos potenciais hídricos do solo, muitas delas não avaliadas neste estudo, tais como profundidade do sistema radicular, ajuste estomático e grau de vulnerabilidade a cavitação dos vasos do xilema (ver Bhaskar & Ackerly 2006, Mitchell et al. 2008). Além disso, vale salientar que as condições em que este estudo foi realizado não representam as condições de campo em que as espécies ocorrem naturalmente. As plantas foram cultivadas em vasos e, ao

longo do tempo que permaneceram no viveiro, não foram submetidas ao estresse hídrico. Dessa forma, embora os pares congêneros não tenham apontado diferenças para as espécies do cerrado e da FES para a maioria dos atributos hídricos foliares e hidráulicos investigados, o que sugeriria, de forma geral, ausência de adaptações específicas ao uso da água entre espécies do mesmo gênero, é possível que as plantas tenham adaptações (modificações genéticas) que permitam, justamente, uma plasticidade de resposta de acordo com as condições ambientais. Nesse sentido, seria interessante a avaliação destas mesmas espécies, e de outras espécies características do cerrado e da FES, em condições de campo, com a medição, dentre outros parâmetros, da variação diária do potencial hídrico foliar.

Referências

- Baraloto, C.; Morneau, F.; Bonal, D.; Blanc, L. & Ferry, B. 2007. Seasonal water stress tolerance and habitat associations within four neotropical tree genera. **Ecology** 88:478-489.
- Bhaskar, R.; Ackerly, D.D. 2006. Ecological relevance of minimum seasonal water potentials. **Physiologia Plantarum** 127:353-359.
- Bhaskar, R.; Valiente-Banuet, V. & Ackerly, D.D. 2007. Evolution of hydraulic traits in closely related species pairs from mediterranean and nonmediterranean environments of North America. **New Phytologist** 176:718-726.
- Bowman, D.M.J.S. & Panton, W.J. 1993. Factors that control monsoon-rainforest seedling establishment and growth in North Australian *Eucalyptus* Savanna. **The Journal of Ecology** 81(2):297-304.
- Brenes-Arguedas, T.; Coley, P.D. & Kursar, T.A. 2009. Pests vs. drought as determinants of plant distribution along a tropical rainfall gradient. **Ecology** 90:1751-1761.
- Brenes-Arguedas, T.; Ríos, M.; Rivas-Torres, G.; Blundo, C.; Coley, P.D. & Kursar, T.A. 2008. The effect of soil on the growth performance of tropical species with contrasting distributions. **Oikos** 117:1453-1460.
- Bucci, S.J.; Scholz, F.G.; Goldstein, G.; Meinzer, F.C.; Franco, A.C.; Yongjiang Z. & Hao, G. 2008. Water relations and hydraulic architecture in Cerrado trees: adjustments to seasonal changes in water availability and evaporative demand. **Brazilian Journal of Plant Physiology** 20(3):233-245.

- Chave, J.; Coomes, D.; Jansen, S.; Lewis, S.L.; Swenson, N.G. & Zanne, A.E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters** 12:351-366.
- Choat, B.; Sack, L. & Holbrook, N.M. 2007. Diversity of hydraulic traits in nine *Cordia* species growing in tropical forests with contrasting precipitation. **New Phytology** 175:686-698.
- Cornwell, W.K.; Bhaskar, R.; Sack, R.; Cordell, S. & Lurch, C.K. 2007. Adjustment of structure and function of Hawaiian *Metrosideros polymorpha* at high versus low precipitation. **Functional Ecology** 21:1063-1071.
- Dias-Filho, M.B. & Dawson, T.E. Physiological responses to soil moisture stress in two amazonian gap-invader species. **Functional Ecology** 9(2):213-221.
- Durigan, G. & Ratter, J.A. 2006. Successional changes in Cerrado and Cerrado/Forest Ecotonal vegetation in western São Paulo State, Brazil, 1962-2000. **Edinburg Journal of Botany** 63(1):119-130.
- Engelbrecht, B.M.J.; Comita, L.S.; Condit, R.; Kursar, T.A.; Tyree, M.T.; Turner, B.L. & Hubell, S.P. 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. **Nature** 447:80-82.
- Engelbrecht, B.M.J.; Kursar, T.A. & Tyree, M.T. 2005. Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. **Trees** 19:312-321.
- Gartner, B.L. 1995. Patterns of xylem variation within a tree and their hydraulic and mechanical consequences. Pp. 125-149 In: Gartner, B.L. (ed.). **Plant stems: physiology and functional morphology**. Academic Press, San Diego, USA.
- Hao, G.; Hoffmann, W.A.; Scholz, F.G.; Bucci, S.J.; Meinzer, F.C.; Franco, A.C.; Cao, K. & Goldstein, G. 2008. Stem and leaf hydraulics of congeneric tree species from adjacent tropical savanna and forest ecosystems. **Oecologia** 155(3):405-415.
- Hoffmann, W.A.; Orthen, B. & Franco, A.C. 2004. Constrains to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. **Oecologia** 140:252-260.
- Hulshof, C.M. & Swenson, N.G. 2009. Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. **Functional Ecology em impressão**.
- IBGE – Instituto Brasileiro de geografia Estatística. 2006. **Mapa de Biomas e de Vegetação**. Disponível em http://www.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/noticia_visualiza.php?id_noticia=169&id_pagina=1; Acesso em 27.III.2009.

- Kronka, F.J.N.; Nalon, M.A.; Matsukuma, C.K.; Kanashiro, M.S.S.; Pavão, M.; Shida, C.N.; Joly, C.A.; Couto, H.T.Z.; Baitello, J.B. & Guillaumon, J.R. 2005. **Inventário florestal da vegetação natural do Estado de São Paulo**. Secretaria de Estado do Meio Ambiente, São Paulo, Brasil.
- Kursar, T.A.; Engelbrecht, B.M.J.; Burke, A.; Tyree, M.T.; El Omari, B. & Giraldo J.P. 2009. Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. **Functional Ecology** 23:93-102.
- Lambers, H.; Chapin III, F.S. & Pons, T.L. 2008. **Plant Physiological Ecology**. 2nd ed. Springer, New York, USA.
- Maherali, H. & DeLucia, E.H. 2001. Influence of climate-driven shifts in biomass allocation on water transport and storage in ponderosa pine. **Oecologia** 129:481-491.
- Mitchell, P., Veneklaas, E.; Lambers, H. & Burgess, S. 2008. Using multiple trait associations to define hydraulic functional types in plant communities of southwestern Australia. **Oecologia** 158:385-397.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** 403:853-858.
- Projeto Parcelas Permanentes/Biota/Fapesp. 2006. **IV Relatório Temático do Projeto Parcelas Permanentes – Parte III: A vegetação**.
- Ratter, J.A. 1992. Transition between cerrado and forest vegetation in Brazil. Pp. 417-429. In: Furley, P.A.; Proctor, J.; Ratter, J.A. (eds.). **Nature and dynamics of forest-savanna boundaries**. Chapman and Hall, London, UK.
- 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):1-16.
- Scholz, F.G.; Bucci, S.J.; Goldstein, G.; Meinzer, F.C.; Franco, A.C. & Miralles-Wilhelm, F. 2007. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in neotropical savanna trees. **Plant, Cell and Environment** 30:236-248.
- Schulte, P.J. & Hinckley, T.M. 1985. A comparison of pressure-volume curve data analysis techniques. **Journal of experimental Botany** 36:1590-1602.
- Sperry, J.S.; Hacke, U.G. & Wheeler, J.K. 2005. Comparative analysis of end wall resistivity in xylem conduits. **Plant, Cell and Environment** 28:456-465.

- Sperry, J.S.; Meinzer, F.C. & McCulloh, K.A. 2008. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. **Plant, Cell and Environment** 31:632-645.
- Sobrado, M. 2009. Leaf tissue water relations and hydraulic properties of sclerophyllous vegetation on white sands of the upper Rio Negro in the Amazon region. **Journal of Tropical Ecology** 25:271-280.
- Tyree, M.T. & Jarvis, P.G. 1982. Water in tissues and cells. Pp. 35-77. In: Lange, L.; Nobel, P.S., Osmond, C.B. & Ziegler, H. (eds.). **Encyclopedia of Plant Physiology**. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Wenhui, Z. & Prado, C.H.B.A. 1998. Water relations balance parameters of 30 woody species from Cerrado vegetation in the wet and dry season. **Journal of Forestry Research** 9(4):233-239.

Tabela 1. Valores médios (\pm erro padrão) dos atributos estimados a partir das curvas pressão-volume para espécies do cerradão (C) e da FES. Para cada coluna (variável), médias seguidas de letras distintas indicam diferenças entre as espécies (teste de Tukey ou Kruskal-Wallis; $p < 0,05$).

Espécie	Formação	ϵ (MPa)	$\Psi_{\pi_{SAT}}$ (MPa)	Ψ_{PPT} (MPa)	CRA_{PPT}	M/MS
<i>Bauhinia brevipes</i>	C	14,06 \pm 3,84 a	-2,17 \pm 0,15 c	-2,62 \pm 0,17 b	0,67 \pm 0,06 a	2,17 \pm 0,15 ab
<i>Bauhinia forficata</i>	FES	6,88 \pm 1,13 ab	-1,95 \pm 0,06 c	-2,62 \pm 0,06 b	0,68 \pm 0,02 a	2,04 \pm 0,06 ab
<i>Jacaranda cuspidifolia</i>	C	8,19 \pm 2,43 ab	-1,41 \pm 0,09 ab	-1,75 \pm 0,11 a	0,70 \pm 0,05 a	1,91 \pm 0,09 ab
<i>Jacaranda puberula</i>	FES	3,80 \pm 0,50 b	-1,24 \pm 0,10 a	-1,71 \pm 0,10 a	0,66 \pm 0,01 a	1,89 \pm 0,10 b
<i>Senna rugosa</i>	C	5,52 \pm 1,48 ab	-1,33 \pm 0,16 ab	-1,75 \pm 0,18 a	0,71 \pm 0,02 a	2,76 \pm 0,16 a
<i>Senna multijuga</i>	FES	5,08 \pm 0,29 ab	-1,75 \pm 0,07 bc	-2,46 \pm 0,12 b	0,62 \pm 0,02 a	2,08 \pm 0,07 ab

Tabela 2. Valores médios (\pm erro padrão) de atributos hidráulicos de espécies do cerradão (C) e da FES. Para cada coluna (variável), médias seguidas de letras distintas indicam diferenças entre as espécies (teste de *Tukey* ou *Kruskall-Wallis*; $p < 0,05$).

Espécie	Formação	K_F (kg.m ⁻¹ .s ⁻¹ .MPa ⁻¹) (x 10 ⁴)	K_X (kg.m ⁻¹ .s ⁻¹ .MPa ⁻¹)	AF:AX	ρ_{MAD} (g.cm ⁻³)
<i>Bauhinia brevipes</i>	C	1,36 \pm 0,48 a	1,58 \pm 0,66 a	10.824 \pm 1.043 a	0,41 \pm 0,02 a
<i>Bauhinia forficata</i>	FES	2,87 \pm 0,59 a	2,07 \pm 0,47 a	7.145 \pm 477 a	0,29 \pm 0,03 b
<i>Jacaranda cuspidifolia</i>	C	1,15 \pm 0,23 a	0,84 \pm 0,16 a	7.429 \pm 292 a	0,33 \pm 0,01 ab
<i>Jacaranda puberula</i>	FES	2,11 \pm 1,11 a	1,35 \pm 0,65 a	9.104 \pm 1.319 a	0,28 \pm 0,02 b
<i>Senna rugosa</i>	C	1,76 \pm 0,39 a	0,95 \pm 0,12 a	6.429 \pm 1.137 a	0,28 \pm 0,03 ab
<i>Senna multijuga</i>	FES	2,64 \pm 0,50 a	1,87 \pm 0,28 a	7.664 \pm 1.138 a	0,32 \pm 0,03 b

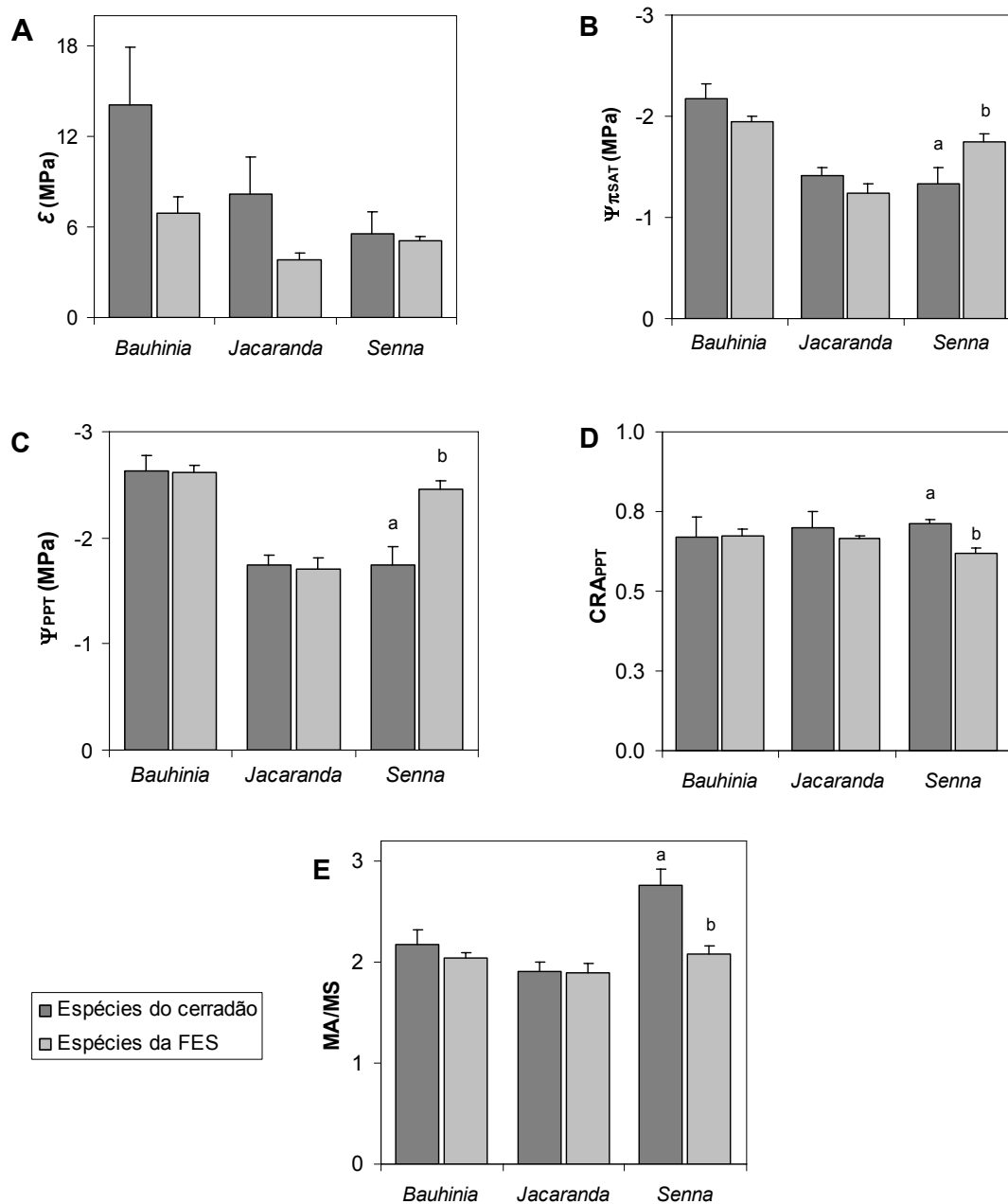


Tabela 1. Valores médios (+ erro padrão) dos atributos das curvas pressão-volume para os pares de espécies do cerrado (C) e da FES estudados. Dentro de cada gênero, barras com letras distintas indicam diferenças entre as médias das espécies de cada formação (Teste *t* de *Student* ou teste não paramétrico de *Mann-Whitney*; $p < 0,05$).

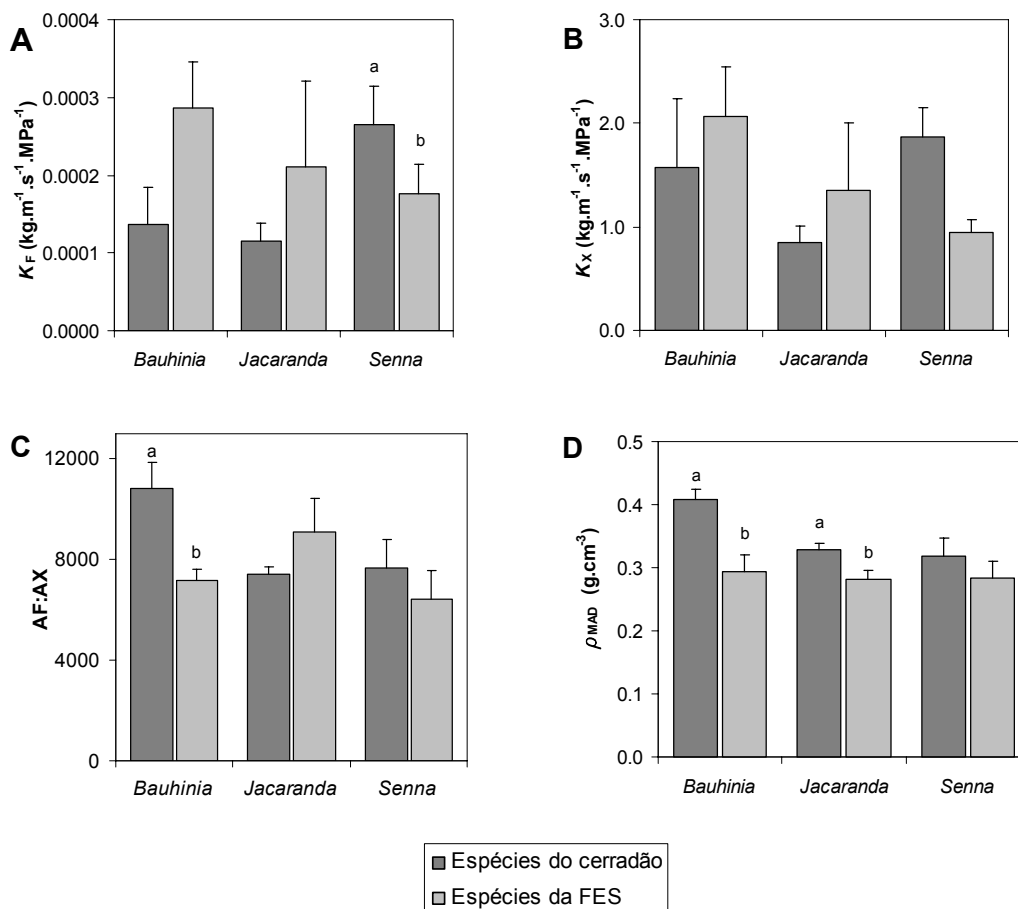


Tabela 2. Valores médios (+ erro padrão) dos atributos hidráulicos para os pares de espécies do cerrado (C) e da FES estudados. Dentro de cada gênero, barras com letras distintas indicam diferenças entre as médias das espécies de cada formação (Teste *t* de *Student* ou teste não paramétrico de *Mann-Whitney*; $p < 0,05$).

Anexo 1. Parâmetros físico-químicos do solo utilizado para o cultivo dos pares congêneros do cerradão e da FES em viveiro

Parâmetro	Valor
pH CaCl ₂	4,8
Matéria orgânica (g.dm ⁻³)	21
P (extração em resina) (mg.dm ⁻³)	7
K (mmol _c .dm ⁻³)	0,5
Ca (mmol _c .dm ⁻³)	16
Mg (mmol _c .dm ⁻³)	6
H+Al (mmol _c .dm ⁻³)	28
Al (mmol _c .dm ⁻³)	1
Soma de bases (mmol _c .dm ⁻³)	23
CTC (mmol _c .dm ⁻³)	51
Argila (g.kg ⁻¹)	148
Silte (g.kg ⁻¹)	92
Areia total (g.kg ⁻¹)	760

Considerações finais

Os resultados demonstraram diferenças significativas entre espécies arbóreas do cerradão e da FES para alguns atributos funcionais foliares (AFFs) importantes, como concentração foliar de N e AFE. Estas diferenças persistiram mesmo quando um controle filogenético foi incorporado às análises. Resultados similares foram encontrados no experimento em casa de vegetação, no qual plântulas da FES responderam positivamente ao aumento na disponibilidade de nutrientes, ao contrário do evidenciado para a maioria das espécies do cerradão. Estes resultados são coerentes com a fertilidade do solo de cada formação estudada, uma vez que a FES apresentou disponibilidade de nutrientes na camada superficial do solo significativamente maior que o cerradão. Dessa forma, os resultados sugerem que a FES seria um ambiente mais competitivo, onde estratégias de investimento que maximizam a captação de recursos seriam vantajosas, enquanto que, no cerradão, as espécies teriam estratégias mais conservadoras em relação ao uso de nutrientes.

Ambas as formações, no entanto, apresentaram grande variação interespecifica nos atributos foliares investigados, o que indica que, em ambas as áreas, há grande diversidade funcional nas estratégias de crescimento e de uso e alocação de recursos. Algumas espécies ocorrem nas duas áreas sem alterar significativamente AFFs importantes. Além disso, a maioria dos atributos funcionais investigados se conservou em espécies filogeneticamente próximas que ocorrem nos dois ambientes e não foi encontrado um padrão de adaptações nos atributos hidráulicos da folha e do caule tanto para espécies do cerradão quanto da FES. Dessa forma, aparentemente as características ambientais de ambas as áreas não constituem um filtro severo para a ocorrência de espécies arbóreas, permitindo que plantas com diferenças consideráveis nos AFFs e, conseqüentemente, nas estratégias de uso e alocação de recursos, coexistam numa mesma comunidade.

Por fim, embora plântulas do cerradão e da FES tenham apresentado estratégias de crescimento distintas em relação à disponibilidade de nutrientes no solo, os resultados do experimento em casa de vegetação sugerem que as características físico-químicas do solo superficial destas formações aparentemente não impedem a ocorrência de espécies da FES no cerradão e vice-versa. Além disso, espécies da FES cresceram mais que espécies do cerradão, mesmo no solo do cerradão, sugerindo que outros fatores explicariam o fato destas comunidades serem bastante distintas

floristicamente, mesmo quando próximas e sob clima similar. Dentre estes fatores poderiam estar outros fatores abióticos (por exemplo, disponibilidade de luz e de água no solo), fatores bióticos (ocorrência diferencial de herbivoria e de associação com fungos micorrízicos), a interação de ambos, ou mesmo uma questão histórica, relacionada à dinâmica destas formações vegetacionais no tempo geológico. Neste último caso, as formações se apresentariam hoje diferentes, mas poderiam estar em processo de transição natural ou afetado por modificações antropogênicas, não diagnosticado por meio de avaliações pontuais como as deste estudo.