

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA

NAYARA MAGRY JESUS MELO

MORFOLOGIA DA COPA E CRESCIMENTO DE ESPÉCIES ARBÓREAS DE
CERRADO EM CAMPO E EM CÂMARAS DE TOPO ABERTO SOB ELEVADA
CONCENTRAÇÃO DE CO₂

SÃO CARLOS – SP

2020

NAYARA MAGRY JESUS MELO

MORFOLOGIA DA COPA E CRESCIMENTO DE ESPÉCIES ARBÓREAS DE
CERRADO EM CAMPO E EM CÂMARAS DE TOPO ABERTO SOB ELEVADA
CONCENTRAÇÃO DE CO₂

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais do Centro de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos necessários para a obtenção do título de Doutor em Ciências.

Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientador: Dr. Carlos Henrique Britto de Assis Prado

Coorientador: Dr. João Paulo de Souza

SÃO CARLOS – SP

2020



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Folha de Aprovação

Defesa de Tese de Doutorado da candidata Nayara Magry Jesus Melo, realizada em 01/06/2020.

Comissão Julgadora:

Prof. Dr. Carlos Henrique Brito de Assis Prado (UFSCar)

Profa. Dra. Sarah Caroline Ribeiro de Souza (UFSCar)

Prof. Dr. Leonardo Maurici Borges (UFSCar)

Profa. Dra. Flavia Cristina Sossae (UNIARA)

Prof. Dr. Tomas Ferreira Domingues (USP)

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.
O Relatório de Defesa assinado pelos membros da Comissão Julgadora encontra-se arquivado junto ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais.

Dedico

A minha mãe Ivone.

AGRADECIMENTOS

A Deus, obrigado por tudo que faz em minha vida.

A Ivone, minha mãe, obrigado por ser essa mulher maravilhosa, por sempre me apoiar e estar ao meu lado, te amo vida.

A minha família MADEIRA, meu alicerce, obrigado pelo amor e compreensão nesses anos, amo vocês.

A Rayete, minha baixinha, obrigado por voltar para minha vida, seu apoio é tudo para mim.

Aos meus amigos da equipe de Natação da UFSCAR Rick, Mari, Fred, Giu, Japa, Gui e Marcelo, obrigado por sempre escutarem meus desabaços nas bordas das piscinas. Rick meu irmão, obrigado por estar sempre ao meu lado em São Carlos, sua amizade foi um presente.

Ao colega Denilson, que me ajudou nas coletas de campo durante quase dois anos, muito obrigado pelo comprometimento e companheirismo, nunca irei esquecer.

Aos meus amigos de Timóteo, minha terra natal, obrigado pela amizade.

Aos meus amigos de infância Janai, Anael e Marcelo, obrigado por acreditarem no meu sonho, vocês são muito importantes para mim.

Aos colegas do crossfit, obrigado pelas conversas descontraídas no box.

As colegas do Laboratório de Ecologia Funcional de Plantas UFV/CAF Marina e Renata, obrigado pela ajuda nas coletas do experimento.

As colegas da UFV/CAF Camila e Isadora, pela ajuda nas análises fisiológicas em laboratório.

Aos colegas de República em Florestal Kamilla e Gustavo, obrigado pelo companheirismo, mesmo em pouco tempo de convivência.

Aos amigos de Florestal Leo e Jéssica, obrigado por sempre ouvirem meu desabaço.

Ao Prof. Dr. Carlos Henrique Britto de Assis Prado, meu orientador, obrigado por esses anos de orientação.

Ao Prof. Dr. João Paulo de Souza, meu coorientador, pela orientação e amizade construída nos últimos anos.

Ao Prof. Dr. Eduardo Gusmão da UFV/CAF pela ajuda nas análises feitas em laboratório.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de doutorado.

Obrigado a todos que me ajudaram na realização deste sonho. Muito obrigado!

RESUMO

O Cerrado é um complexo vegetacional marcado pela sazonalidade climática. É uma vegetação savânica com a maior biodiversidade do mundo, o segundo maior complexo de biomas da América do Sul e o maior *hotspot* no Hemisfério Ocidental. No Cerrado coexistem espécies arbóreas que são frequentemente agrupadas segundo o grau de deciduidade foliar em decíduas, semidecíduas e sempre verdes. A intensidade de perda de área da folhagem é parte de uma estratégia para conviver com a sazonalidade climática no Cerrado. A deciduidade foliar é relacionada de forma interdependente com outras características da copa como a arquitetura, o padrão de ramificação e o conteúdo das gemas. Por outro lado, há diferenças significativas das respostas da copa entre espécies arbóreas do Cerrado às mudanças climáticas do planeta como a elevada concentração de CO₂ [CO₂]. Um dos objetivos dessa tese foi o de identificar relações entre o conteúdo e desenvolvimento das gemas caulinares com o padrão de alocação de biomassa na copa e a sazonalidade. Outro objetivo foi o de capturar a influência da elevação da [CO₂] no crescimento de arbóreas de Cerrado na fase inicial de crescimento. Por meio dessas relações buscamos delimitar possíveis grupos funcionais de arbóreas. Determinamos: (1) a composição e o desenvolvimento das gemas em 15 espécies arbóreas com distintos padrões de deciduidade foliar e a relação do desenvolvimento das gemas com a sazonalidade climática do Cerrado; (2) o crescimento dos ramos, tempo de vida foliar e o padrão de ramificação em 15 espécies arbóreas do Cerrado em diferentes grupos fenológicos foliares; e (3) a influência da elevada [CO₂] no crescimento vegetativo e padrão de alocação de biomassa entre as raízes, caules e folhas de cinco espécies arbóreas. A hipótese central é que permanência da folhagem ao longo do ano seria uma característica relacionada à estrutura da copa e que essa relação poderia ser evidenciada por características morfológicas dos ramos, do conteúdo de gemas e pelas respostas das espécies frente às mudanças climáticas. As espécies decíduas apresentaram gemas com folhas pré-formadas envolvidas por catáfilos e abertura de gemas antes do período chuvoso. As semidecíduas apresentaram gemas com pré e neo-formação de folhas. Somente a semidecídua *Eriotheca gracilipes* K. Schum. apresentou gemas envolvidas por catáfilos. As espécies sempre verdes apresentaram gemas com folhas neoformadas, sem a presença de catáfilos e abertura de gemas após o início da estação chuvosa. As espécies decíduas continham ramos plagiotrópicos, com inclinação média de 35°, enquanto a maioria das semidecíduas e das sempre verdes apresentaram ramos ortotrópicos com inclinação média de 60° e 61°, respectivamente. As espécies decíduas diferiram ($p < 0,05$) com velocidade de expansão foliar e

menor tempo de expansão foliar e ramos. O tempo de vida foliar não foi distinto entre os grupos fenológicos. Todas as espécies decíduas, semidecíduas e as sempre verdes *Miconia ligustroides* (DC.) Naudin, *Myrcia bella* (Cambess.), *Piptocarpha rotundifolia* (Less.) Baker e *Schefflera macrocarpa* (Cham. & Schltdl.) Seem. produziram apenas uma ordem de ramificação durante toda a estação de crescimento. Apenas a sempre verde *Miconia albicans* (Sw.) Triana produziu duas ordens de ramificação na mesma estação de crescimento. Os indivíduos das espécies decíduas *Anadenanthera peregrina* var. *falcata* (Benth.) Altschul e *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth & Hook. f. ex. Moore sob elevada [CO₂] apresentaram aumento significativo ($p < 0,05$) em massa seca de folhas e caule, área foliar total e taxa de crescimento relativo em relação aos indivíduos sob [CO₂] ambiente. Somente a decídua *T. aurea* sob elevada [CO₂] apresentaram aumento significativo ($p < 0,05$) na taxa de crescimento relativo. As espécies *T. aurea* (decídua), *Stryphnodendron adstringens* Mart. (semidecídua) e a *Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex Hayne. (sempre verde) sob elevada [CO₂] apresentaram menor tempo de expansão foliar e maior velocidade de expansão foliar (exceção de *H. stigonocarpa*) em relação aos indivíduos sob [CO₂] ambiente. As espécies arbóreas foram agrupadas por meio das características estruturais das gemas (pré-formação ou neoformação), folhas (produção foliar sincrônica ou contínua) e ramos (plagiotrópicos ou ortotrópicos) de acordo com a permanência da folhagem indicando a existência de ao menos três grupos funcionais de espécies arbóreas com diferentes estratégias para aquisição do espaço aéreo. O aumento da [CO₂] possibilitou capturar nos grupos fenológicos diferentes estratégias de captação e uso dos recursos, formando assim grupos funcionais em espécies arbóreas do Cerrado.

Palavras-chave: gradiente funcional, composição de gemas, crescimento vegetativo, potencial de rebrota, mudanças climáticas.

ABSTRACT

The Cerrado is a vegetation complex marked by climatic seasonality. It is savanna vegetation with the highest biodiversity in the world, the second-largest biome complex in South America, and the most significant hotspot in the Western Hemisphere. The degree of leaf deciduousness (deciduous, semideciduous, and evergreen) grouped Cerrado woody species. The intensity of the loss of foliage area is part of a strategy to cope with climatic seasonality in the Cerrado. Leaf deciduousness is interdependently related to other canopy characteristics such as architecture, branching pattern and bud content. On the other hand, there are significant differences in the responses of the canopy between woody species in the Cerrado to climate changes on our planet, such as the high concentration of CO₂ [CO₂]. One aim was to identify relationships between the content and development of aerial buds with the pattern of crown biomass allocation and seasonality. Another objective was to capture the influence of the elevation of [CO₂] on the growth of Cerrado tree species in the initial growth phase. Through the following relationships, we seek to disclose possible functional groups of trees. We determined: (1) the composition and development of the aerial buds in 15 trees species with different patterns of leaf deciduity and relationship between bud development and climatic seasonality. (2) branch growth, leaf life span, and branching pattern in 15 trees species with distinct leaf deciduous patterns. (3) the influence of high atmospheric [CO₂] and the vegetative growth and the allocation pattern biomass into roots, stems, and leaves of five tree species. The central hypothesis is that the permanence of the foliage would be a characteristic related to the structure of the crown evidenced by the morphological characteristics of shoots, the content of buds, and the responses of the species to the climatic changes. The deciduous species presented buds with preformed leaves surrounded by cataphylls and bud opening before the rainy season. The semideciduous ones presented buds with pre and neof ormation of leaves. Only the semideciduous *Eriotheca gracilipes* K. Schum. had buds surrounded by cataphylls. The evergreen species showed buds with newly formed leaves, without the presence of cataphylls and bud opening after the beginning of the rainy season. The deciduous species presented plagiotropic branches with an of 35°. The majority of semideciduous and evergreen tree species had orthotropic branches with 60° and 61°, respectively. The deciduous species showed higher ($p < 0.05$) speed of leaf expansion and shorter time of leaf and branch development concerning semideciduous and evergreen species. The leaf life span did not differ between the phenological groups. All deciduous, semideciduous, and evergreen species *Miconia ligustroides* (DC.) Naudin, *Myrcia bella* (Cambess.), *Piptocarpha rotundifolia* (Less.),

and *Schefflera macrocarpa* (Cham. & Schltdl.) Seem. produced one branch order in growing season. Only evergreen *Miconia albicans* (Sw.) edified two orders of branching in the same growing season. Individuals of deciduous species *Anadenanthera peregrina* var. *falcata* (Benth.) e *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth & Hook. F. ex. Moore under high [CO₂] showed a significant increase ($p < 0.05$) in dry mass of leaves and stem in relation to individuals under [CO₂] ambient. Only deciduous *T. aurea* under high [CO₂] showed a significant increase ($p < 0.05$) in the relative growth rate. The species *T. aurea* (deciduous), *Stryphnodendron adstringens* Mart. (semideciduous) and *Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex Hayne. (evergreen) under high [CO₂] showed shorter leaf expansion time and more prominent leaf expansion speed (except for *H. stigonocarpa*) about individuals under [CO₂] ambient. The tree species groups were joined by bud pre-formation or neof ormation, synchronic or continuous leaf production, and plagiotropic or orthotropic shoots. It indicated the existence of at least three functional groups of tree species with different strategies for acquiring airspace. The increase in [CO₂] made it possible to capture different strategies for capturing and using resources in the phenological groups, thus forming functional groups in Cerrado tree species.

Key-words: functional gradient, bud composition, vegetative growth, regrowth potential, climate change.

LISTA DE DE ABREVIATURAS E SIGLAS

- DE-** decíduas
- SD-** semidecíduas
- SV-** sempre verdes
- PF-** primórdios foliares
- CA-** catáfilos protetores
- CE-** comprimento do eixo na gema
- PFC-** primórdios foliares por comprimento de eixo na gema
- CAC-** catáfilos protetores por comprimento de eixo na gema
- NF-** diferença entre o número de primórdios foliares nas gemas e o número de total de folhas no ramo estendido
- F-** número de folhas
- CR-** comprimento do ramo
- IR-** inclinação do ramo
- TVF-** tempo de vida foliar
- VEF-** velocidade de expansão foliar
- TEF-** tempo de expansão foliar
- TER-** tempo de expansão de ramo
- VER-** velocidade de expansão de ramo
- AF-** área foliar total
- CRA-** comprimento da raíz
- MSF-** massa seca foliar
- MSC-** massa seca do caule
- MSR-** massa seca da raíz
- MST-** massa seca total
- TCR-** taxa de crescimento relativo
- IAF-** índice de área foliar
- RAF-** razão de área foliar
- RRPA-** razão raíz parte aérea
- AFE-** área foliar específica
- CC-** comprimento do caule
- DC-** diâmetro do caule

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	12
2. REFERÊNCIAS	14
3. CAPÍTULO 1	20
RESUMO	20
INTRODUÇÃO	21
MATERIAIS E MÉTODOS.....	24
RESULTADOS	28
DISCUSSÃO	35
CONCLUSÃO.....	37
REFERÊNCIAS	38
4. CAPÍTULO 2	46
RESUMO	46
INTRODUÇÃO	47
MATERIAIS E MÉTODOS.....	49
RESULTADOS	53
DISCUSSÃO	63
CONCLUSÃO.....	65
REFERÊNCIAS	66
5. CAPÍTULO 3	75
RESUMO	75
INTRODUÇÃO	77
MATERIAIS E MÉTODOS.....	79
RESULTADOS	82
DISCUSSÃO	91
CONCLUSÃO.....	93
REFERÊNCIAS	94
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	101

1. INTRODUÇÃO GERAL

O Cerrado, uma savana neotropical, é o segundo maior domínio vegetacional no território brasileiro e apresenta um gradiente de fisionomias, variando de campos até florestas arbóreas ricas em espécies endêmicas (COUTINHO, 2006; OVERBECK et al., 2015; DURIGAN e RATTER, 2016). A diversidade de plantas lenhosas é a maior entre todas as formações savânicas (SARMIENTO 1984; RATTER et al., 1996; MUNHOZ e FELFILI, 2006). A precipitação média anual varia de 800 a 1.800 mm, com sazonalidade climática acentuada, ou seja, estação seca geralmente de abril a setembro, e chuvosa de outubro a março (SANO et al., 2019). A temperatura média na estação chuvosa situa-se entre 18-28°C (OLIVEIRA e RATTER, 2002). Contudo, na estação seca de inverno a variação média da temperatura (dia/noite) é superior a 12°C (FERNANDES et al., 2012).

Dentre as formações savânicas encontradas nesse domínio vegetacional (BATALHA, 2011) destaca-se o cerrado *stricto sensu*, composto por um estrato herbáceo sob um estrato lenhoso esparsamente distribuído (RIBEIRO e WALTER, 2008). O cerrado *stricto sensu* é a fisionomia mais amplamente distribuída pelo domínio do cerrado *sensu lato* (RATTER et al., 2003), sendo caracterizada pela abundância de espécies lenhosas, com diferentes graus de deciduidade foliar e por um estrato herbáceo rico em diferentes formas de crescimento (EITEN, 1972). No cerrado *stricto sensu* as espécies arbóreas apresentam padrões contrastantes de produção e perda de folhas que resultam em diferentes grupos fenológicos, constituindo, assim, decíduas, brevidecíduas, semidecíduas e sempre verdes (LENZA e KLINK, 2006). As espécies decíduas (DE) e brevidecíduas perdem todas as suas folhas antes do desenvolvimento de folhas novas; as semidecíduas (SD) perdem parcialmente as folhas (cerca de 50% das folhas da copa) na estação seca e as sempre verdes (SV) mantêm a área da folhagem durante o ano (ARAÚJO e HARIDASAN, 2007).

Há coexistência no cerrado *stricto sensu* de espécies com distintas fenologias foliares, profundidade do sistema radicular e de arquitetura e funcionamento da copa (DAMASCOS et al., 2005; LENZA e KLINK 2006; SOUZA et al., 2011). Em uma perspectiva que aborde o funcionamento integrado, este conjunto de atributos, em especial a fenologia foliar (MORISSETTE et al., 2009; MORELLATO et al., 2013), pode delimitar diferentes estratégias de aquisição e uso de recursos definindo grupos funcionais.

O termo "grupos funcionais" define grupos de organismos que respondem de forma semelhante a um conjunto de fatores ambientais (GITAY e NOBLE, 1997). Traços específicos

de um grupo funcional de plantas são úteis para entender como um conjunto de espécies superam estresses naturais (TECCO et al., 2013). Esta abordagem é apropriada para a vegetação do Cerrado que compreende um mosaico de fisionomias originalmente ocupando área equivalente a 1,783 milhões de km² com cerca de 2000 espécies lenhosas (CASTRO et al., 1999). Portanto, grupos fenológicos em ambientes savânicos fortemente sazonais e suas relações com fatores ambientais é um ponto relevante para entender as estratégias de aquisição e uso de recurso pelas lenhosas e os impactos das mudanças climáticas (MORISSETE et al., 2009).

Segundo Damascos (2008) e Damascos et al. (2005), quatro espécies arbóreas DE do Cerrado, *Tocoyena formosa* (Cham. & Schltdl.) K. Schum., *Diospyros hispida* A. DC., *Tabebuia ochracea* (Cham.) Standl. e *Bauhinia rufa* Graham apresentaram órgãos pré-formados em gemas, produzindo suas folhas antes do início da estação chuvosa, em um curto período. Ainda de acordo com Damascos et al. (2005), a espécie arbórea SV *Miconia albicans* (Steud.) demonstrou uma maior dependência das chuvas para a brotação produzindo suas folhas de forma continuada e suas gemas não exibiram pré- formação. Com isso, os órgãos são neoformados, ou seja, as folhas se formam gradualmente durante a extensão do caule (CARAGLIO e BARTHÉLÉMY, 1997). As diferentes formas de produção foliar, padrão de ramificação e conteúdo de gemas (DAMASCOS et al., 2005; DAMASCOS, 2008) em espécies com distintas fenologias foliares devem influenciar na distribuição da folhagem ao longo do ramo e no ganho de carbono pelas espécies arbóreas de Cerrado durante a estação de crescimento.

A modulação da perda das folhas é uma estratégia para balancear investimento com construção, manutenção e ganho no balanço de carbono. Portanto, o tempo de vida foliar varia com a disponibilidade de recursos externos (KIKUZAWA, 1991; KIKUZAWA e ACKERLY, 1999; KIKUZAWA et al., 2013). Variações no auto sombreamento da folhagem e inclinação do ramo seriam responsáveis por significantes diferenças morfofisiológicas ao longo dos ramos em espécies arbóreas do Cerrado (SOUZA et al., 2009). A produção foliar sincrônica nas espécies de Cerrado (PAULA, 2002; DAMASCOS et al., 2005; DAMASCOS, 2008; SOUZA et al., 2009) geralmente ocorre sobre ramos plagiotrópicos, expondo as folhas às intensidades similares de irradiância. Por outro lado, espécies arbóreas SD e SV de Cerrado com produção foliar contínua (PAULA, 2002; DAMASCOS et al., 2005; DAMASCOS, 2008; SOUZA et al., 2009) geralmente apresentam ramos ortotrópicos que resulta em sombreamento das folhas basais pelas distais.

O relacionamento entre fenologia e fisiologia foliar e arquitetura de copa são definidores na formação de grupos funcionais. Esses grupos são essenciais no monitoramento de mudanças globais sobre a distribuição da vegetação e dos processos ecossistêmicos (LAVOREL et al., 2007). Compreender como as espécies vão responder às mudanças climáticas globais tem sido um dos principais objetivos da ecologia nos últimos anos (PAU et al., 2011). Alguns estudos demonstraram que a elevada concentração de dióxido de carbono gasoso na atmosfera [CO₂] resulta em aumento da fotossíntese líquida, acúmulo de carboidratos não estruturais e diminuição do conteúdo de nitrogênio, condutância estomática e transpiração foliar (AINSWORTH e ROGERS, 2007; STILING e CORNELISSEN, 2007; WANG et al., 2012; BUNCE, 2014; LEWIS et al., 2015; XU et al., 2016). Além disso, plantas C3 do Cerrado sob condições elevada de [CO₂] podem apresentar aumento no índice de clorofila, área foliar, alocação de biomassa e crescimento vegetativo (SOUZA et al., 2016). De acordo com Bond e Midgley (2000) plantas arbóreas terão maior capacidade de fixar carbono sob elevada [CO₂] do que as gramíneas C4. Isso dará às arbóreas vantagens significativamente maior em termos de rebrota após o fogo, o que poderá aumentar suas chances de sobrevivência (BOND e MIDGLEY, 2000; MANEA e LEISHMAN, 2019).

Visamos identificar possíveis relações entre a estrutura da copa, padrão de alocação de biomassa, formação de grupos funcionais e a influência das mudanças climáticas em espécies arbóreas de Cerrado por meio de três capítulos. O primeiro capítulo investiga a composição e o desenvolvimento das gemas em 15 espécies arbóreas ocorrentes em uma área de cerrado *stricto sensu*, no município de São Carlos, SP, Brasil. O segundo investiga o crescimento dos ramos, tempo de vida foliar e padrão de ramificação nas mesmas 15 espécies arbóreas do primeiro capítulo. O terceiro capítulo investiga a influência da elevada [CO₂] no crescimento vegetativo e padrão de alocação entre raízes, caules e folhas de cinco espécies arbóreas de cerrado *stricto sensu*.

2. REFERÊNCIAS

AINSWORTH, E. A.; ROGERS, A. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions. **Plant, cell & environment**, v. 30, n. 3, p. 258-270, 2007. doi:10.1111/j.1365-3040.2007.01641.x

- ARAÚJO, J. F.; HARIDASAN, M. Relação entre deciduidade e concentrações foliares de nutrientes em espécies lenhosas do cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n.3, p. 533-542, 2007. doi: 10.1590/S0100-84042007000300017
- BATALHA, M. A. O cerrado não é um bioma. **Biota Neotropica**, v. 11, n. 1, p. 21-24, 2011. doi: 10.1590/S1676-06032011000100001
- BOND, W. J.; MIDGLEY, G. F. A proposed CO₂-controlled mechanism of woody plant invasion in grasslands and savannas. **Global Change Biology**, v. 6, n. 8, p. 865-869, 2000. doi:10.1046/j.1365-2486.2000.00365.x
- BUNCE, J. A. Limitations to soybean photosynthesis at elevated carbon dioxide in free-air enrichment and open top chamber systems. **Plant Science**, v. 226, p. 131-135, 2014. doi: 10.1016/j.plantsci.2014.01.002
- CARAGLIO, Y.; BARTHÉLÉMY, D. Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires. In: BOUCHON, J. DE REFFYE, P., BARTHÉLÉMY, D. (Ed.). **Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux**. Sciences Update, Editions Inra, p.11-17, 1997.
- CASTRO, A. A. J. F. et al. How rich is the flora of Brazilian cerrados? **Annals of the Missouri Botanical Garden**, p. 192-224, 1999. doi: 10.2307/2666220
- COUTINHO, L. M. The biome concept. **Acta Botanica Brasilica**, v. 20, n. 1, p. 13-23, 2006. doi:10.1590/S0102-33062006000100002
- DAMASCOS, M. A. et. al. Bud composition, branching patterns and leaf phenology in cerrado woody species. **Annals of Botany**, v. 96, n. 6, p. 1075-1084, 2005. doi: 10.1093/aob/mci258
- DAMASCOS, M. Conteúdo das gemas, momento da brotação e padrão de produção de folhas em espécies lenhosas do cerrado. **Fisiologia Vegetal: práticas em relações hídricas, fotossíntese e nutrição mineral**. –Barueri: editora Manole, 2008. Disponível em: <https://www.researchgate.net/publication/316862707_Conteudo_das_gemas_momento_d_a_brotacao_e_padrao_de_producao_de_folhas_em_especies_lenhosas_do_cerrado>.

- DURIGAN, G.; RATTER, J. A. The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. **Journal of Applied Ecology**, v. 53, n. 1, p. 11-15, 2016. doi: 10.1111/1365-2664.12559
- EITEN, G. The cerrado vegetation of Brazil. **The Botanical Review**, v. 38, n. 2, p. 201-341, 1972. doi: 10.1007/BF02859158
- FERNANDES, A. L. T. et al. A moderna cafeicultura dos cerrados brasileiros. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 42, n. 2, p. 231-240, 2012. doi: 10.1590/S1983-40632012000200015
- GITAY, H.; NOBLE, I. R. What are functional types and how should we seek them? In: SMITH, T.M., SHUGART, H.H., WOODWARD, F.I. (Ed.). **Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change**, p. 3-19, 1997.
- KIKUZAWA, K. A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. **The American Naturalist**, v. 138, n. 5, p. 1250-1263, 1991. doi: 10.1086/285281
- KIKUZAWA, K; ACKERLY, D. Significance of leaf longevity in plants. **Plant Species Biology**, v. 14, n. 1, p. 39-45, 1999. doi: 10.1046/j.1442-1984.1999.00005.x
- KIKUZAWA, K. et al. Mechanisms underlying global temperature-related patterns in leaf longevity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 8, p. 982-993, 2013. doi: 10.1111/geb.12042
- LAVOREL, S. et al. Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail?. In: CANADELL, J.G., PATAKI, D.E., PITELKA, L.F. (Ed.). **Terrestrial ecosystems in a changing world**. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 149-164, 2007. doi:10.1007/978-3-540-32730-1_13
- LENZA, E.; KLINK, C. A. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 29, n. 4, 627-638, 2006. doi: 10.1590/S0100-84042006000400013

- LEWIS, J. D. et al. Rising temperature may negate the stimulatory effect of rising CO₂ on growth and physiology of Wollemi pine (*Wollemia nobilis*). **Functional Plant Biology**, v. 42, n. 9, p. 836-850, 2015. doi:10.1071/FP14256
- MANEA, A.; LEISHMAN, M. R. The resprouting response of co-occurring temperate woody plant and grass species to elevated [CO₂]: An insight into woody plant encroachment of grasslands. **Austral Ecology**, v. 44, n. 5, p. 917-926, 2019. doi: 10.1111/aec.12760
- MORELLATO, L. P. C.; CAMARGO, M. G. G.; GRESSLER, E. A review of plant phenology in South and Central America. In: SCHWARTZ M. (Ed.). **Phenology: an integrative environmental science**. Springer, Dordrecht, p. 91-113, 2013. doi:10.1007/978-94-007-6925-0_6
- MORISSETTE, J.T. et al. Tracking the rhythm of the seasons in the face of global change: phenological research in the 21st century. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 7, n. 5, p. 253-260, 2009. doi: 10.1890/070217
- MUNHOZ, C. B. R.; FELFILI, J. M. Phytosociology of the herb-subshrub layer in an area of campo sujo, Distrito Federal, Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 20, n. 3, p. 671-685, 2006. doi: 10.1111/btp.12552
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; RATTER, J. A. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. In: OLIVEIRA P.S., MARQUIS R.J., (Ed.). **The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savana**. New York: Columbia University Press, p. 91-121, 2002.
- OVERBECK, G. E. et al. Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems. **Diversity and Distributions**, v. 21, n. 12, p. 1455-1460, 2015. doi: 10.1111/ddi.12380
- PAU, S. et al. Predicting phenology by integrating ecology, evolution and climate science. **Global Change Biology**, v. 17, n. 12, p. 3633-3643, 2011. doi: 10.1111/j.1365-2486.2011.02515.x

- PAULA, F. Capacidade fotossintética, deciduidade e teor de nitrogênio e fósforo em espécies lenhosas do cerrado. **Tese de doutorado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2002.**
- RATTER, J. A. et al. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation II: comparison of the woody vegetation of 98 areas. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 53, n. 2, p. 153-180, 1996. doi:10.1017/S0960428600002821
- RATTER, J. A.; BRIDGEWATER, S.; RIBEIRO, J. F. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. **Edinburgh journal of botany**, v. 60, n. 1, p. 57-109, 2003. doi:10.1017/S0960428603000064
- REICH, P. B. et al. Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. **Oecologia**, v. 104, n. 1, p. 24-30, 1995. doi: 10.1007/BF00365558
- REICH, P. B.; WALTERS, M. B.; ELLSWORTH, D. S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 94, n. 25, p. 13730-13734, 1997. doi:10.1073/pnas.94.25.13730
- REICH, P. B. et al. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. **Ecology**, v. 80, n. 6, p. 1955-1969, 1999. doi:10.1890/0012-9658
- RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: SANO S.M., ALMEIDA S.P. (Ed.). **Cerrado: Ecologia e Flora**. Planaltina: EMBRAPA Cerrados, p.19-45, 1998.
- SANO, E. E. et al. Land use dynamics in the Brazilian Cerrado in the period from 2002 to 2013. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 54, 2019. doi:10.1590/s1678-3921.pab2019.v54.00138
- SARMIENTO, G. **The ecology of neotropical savannas**. Harvard University Press, 1984.
- SOUZA, J. P. et al. Influence of shoot inclination on irradiance and morphophysiological leaf traits along shoots in cerrado trees with distinct leaf deciduousness. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 21, n. 4, p. 281-289, 2009. doi:10.1590/S1677-04202009000400004

- SOUZA, J. P. et al. Network analysis of tree crowns distinguishes functional groups of Cerrado species. **Plant ecology**, v. 212, n. 1, p. 11-19, 2011. doi: 10.1007/s11258-010-9797-7
- SOUZA, J. P. et al. Responses of woody Cerrado species to rising atmospheric CO₂ concentration and water stress: gains and losses. **Functional Plant Biology**, v. 43, n. 12, p. 1183-1193, 2016. doi: 10.1071/FP16138
- STILING, P.; CORNELISSEN, T. How does elevated carbon dioxide (CO₂) affect plant–herbivore interactions? A field experiment and meta-analysis of CO₂-mediated changes on plant chemistry and herbivore performance. **Global Change Biology**, v. 13, n. 9, p. 1823-1842, 2007. doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01392.x
- TECCO, P. A. et al. Contrasting functional trait syndromes underlay woody alien success in the same ecosystem. **Austral Ecology**, v. 38, n. 4, p. 443-451, 2013. doi: 10.1111/j.1442-9993.2012.02428.x
- WANG, D. et al. A meta-analysis of plant physiological and growth responses to temperature and elevated CO₂. **Oecologia**, v. 169, n. 1, p. 1-13, 2012. doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01392.x
- XU, Z. et al. Elevated-CO₂ response of stomata and its dependence on environmental factors. **Frontiers in plant science**, v. 7, p. 657, 2016. doi: 10.3389/fpls.2016.00657

3. CAPÍTULO 1

Estrutura e desenvolvimento das gemas em espécies arbóreas do Cerrado

RESUMO

A formação das gemas está associada à fenologia foliar das espécies arbóreas do Cerrado. Determinamos a composição e o desenvolvimento das gemas e a relação entre o desenvolvimento dos meristemas apicais com fatores climáticos em espécies arbóreas do Cerrado de diferentes hábitos foliares. As gemas foram coletadas durante a estação seca e chuvosa de 2016 em cinco indivíduos em três grupos fenológicos (decíduas, semidecíduas e sempre verdes). As decíduas e sempre verdes apresentaram gemas com folhas préformadas e neoformadas, respectivamente. Semidecíduas apresentaram variada composição de gemas com pré e neo-formação de folhas. Nas espécies decíduas as gemas estavam envolvidas por catáfilos. Devido à neoformação, as gemas das sempre verdes foram livres de catáfilos e nas semidecíduas somente ocorreu catáfilos nas gemas de *Eriotheca gracilipes* K. Schum. Decíduas e semidecíduas abriram as gemas ainda na estação seca e as sempre verdes somente após o início da estação chuvosa. A pré-formação de folhas, a abertura das gemas e a produção sincrônica de folhas sob a estação seca nas decíduas e na semidecídua *E. gracilipes* facilitaram a recomposição da folhagem e da assimilação de carbono. Por outro lado, a permanência da folhagem nas espécies sempre verdes e semidecíduas possibilita a aquisição de recursos durante todo o ano. A relação entre a composição, desenvolvimento e abertura de gemas com o clima foi associada à persistência foliar em cada grupo fenológico. Apesar das semidecíduas apresentarem características de decíduas e sempre verdes, foi possível agrupar as espécies arbóreas usando as características estruturais das gemas de acordo com a persistência das folhas ao longo de um espectro de estratégias ecológicas nas quais as decíduas e sempre verdes ocupavam as extremidades desse gradiente.

Palavras-chave: grupos funcionais, estratégias de crescimento, neo-formação, pré-formação, sazonalidade.

INTRODUÇÃO

O reconhecimento de tipos funcionais vegetais é significativo para a descrição do funcionamento e da estrutura de ecossistemas (DIAZ et al., 1999; SINGH e KUSHWAHA, 2005; REICH et al., 2007; LAVOREL, 2013). O uso de tipos funcionais possibilita prever respostas da vegetação às variações ambientais como as mudanças climáticas globais em andamento (REICH et al., 2003; LAVOREL et al., 2007; POWERS e TIFFIN, 2010; FRY et al., 2014). A interação de características adquiridas durante a evolução e a contínua variação ambiental operam simultaneamente nos diferentes níveis de organização da planta sendo um desafio a escolha de características capazes de diferenciar os grupos funcionais (REICH et al., 2003; LIAO e WANG, 2010). É possível reconhecer esses grupos por forma de crescimento (gramíneas *versus* árvores, ROSSATTO e FRANCO, 2017), via do metabolismo do carbono (C3, C4 e CAM, GILLISON, 2019), taxa de crescimento relativo (espécies de crescimento rápido *versus* lento, POORTER e REMKES, 1990), acumulação de nutrientes (acumulação de alumínio *versus* não-alumínio, HARIDASAN e ARAÚJO, 2005), e deciduidade foliar (decíduas *versus* sempre verdes, FRANCO et al., 2005).

As comunidades vegetais do Cerrado apresentam riqueza de espécies arbóreas (CASTRO, 1999) dificultando a discriminação desses grupos funcionais e a construção de um modelo capaz de prever respostas às alterações climáticas por meio de características-chave (ROSSATTO et al., 2009). A deciduidade foliar em espécies arbóreas do Cerrado é frequentemente utilizada na determinação de grupos funcionais (LENZA e KLINK, 2006; PIRANI, 2009; SOUZA et al., 2009a, 2009b; ROSSATTO et al., 2009; SILVÉRIO e LENZA, 2010; SOUZA et al., 2011; BORGES e PRADO, 2014; SOUZA et al., 2017; BORGES e PRADO, 2018). Além disso, a forma de crescimento (ROSSATTO e FRANCO, 2017) e a captação e acumulação de nutrientes (ARAÚJO e HARIDASAN, 2007) são outras valiosas classificações funcionais das plantas na vegetação do Cerrado.

A estrutura da copa descrita como uma rede com nós e conectores também foi adequada para discriminar grupos funcionais de árvores na vegetação do Cerrado. As copas das decíduas apresentaram menor número de nós e conectores e distâncias mais curtas em conectores entre os diferentes tipos de nós que as sempre verdes (SOUZA et al., 2011; PRADO, 2020). Porém, perturbações ambientais como o fogo alteram o padrão de arquitetura de copa e produção de folhas nas espécies arbóreas do Cerrado (SOUZA et al., 2017) dificultando a captura de características na copa capazes de discriminar grupos funcionais. Por exemplo, após perturbações causadas pelo fogo, as sempre verdes no cerrado *stricto sensu* apresentaram

produção foliar sincrônica e número de ordens de crescimento de ramos semelhantes aos das espécies arbóreas decíduas (SOUZA et al., 2017).

No Cerrado, a deciduidade da folhagem está relacionada com o tipo de produção foliar (DAMASCOS et al., 2005; DAMASCOS, 2008; SOUZA et al., 2009a), a inclinação do ramo (SOUZA et al., 2009a), a duração e o pico da floração (BORGES e PRADO, 2014), as relações ramo-folhagem (SOUZA et al., 2009b) e a arquitetura da copa (SOUZA et al., 2011). Espécies decíduas apresentam ramos plagiotrópicos e maior área foliar por ramo que espécies semidecíduas e sempre verdes com ramos ortotrópicos (SOUZA et al., 2009a). Os ramos plagiotrópicos das decíduas permitem equivalente irradiância solar nas folhas produzidas em pulso sem significativo auto sombreamento ao longo do ramo (SOUZA et al., 2009a). Por outro lado, as semidecíduas e sempre verdes produzem folhas de forma contínua e gradual em ramos ortotrópicos, com folhas distais sombreando as basais (SOUZA et al., 2009a).

Além da persistência da folhagem, o tempo de vida foliar é uma característica crucial para caracterizar como as plantas gerenciam seus recursos. Plantas com tempo de vida foliar longo apresentam baixa fotossíntese líquida, teor de N e altos valores de área foliar específica (REICH et al., 2003), sendo o oposto real. A generalidade dessas relações entre as características funcionais das folhas parece ocorrer em todo o mundo, variando de trópicos a tundra (REICH et al., 1997). No Cerrado, alguns autores buscaram a categorização funcional das plantas utilizando várias características funcionais das folhas. Decíduas apresentam maiores valores de fotossíntese líquida por massa, área foliar específica e eficiência no uso da água que nas sempre verdes do Cerrado (FRANCO et al., 2005)

A evolução do comportamento fenológico das espécies arbóreas do Cerrado ocorreu sob sazonalidade marcante (MANTOVANI e MARTINS, 1988; LENZA e KLINK, 2006; OLIVEIRA, 2008), queimadas frequentes (FELFILI et al., 1999; MIRANDA et al., 2004; SOUZA et al., 2017) e relações significativamente diferentes com polinizadores (MANTOVANI e MARTINS, 1988), dispersores de sementes (OLIVEIRA, 2008) e herbívoros (MARQUIS et al., 2002). Portanto, a arquitetura da copa e a fenologia das espécies arbóreas do Cerrado são resultados de adaptações sob fortes e diversos filtros bióticos e abióticos atuando continuamente (NIKLAS et al., 2007). A embriogênese dos eixos lenhosos da copa e de seus anexos como as folhas e as flores é a base das respostas adaptativas frente a esses múltiplos estresses ambientais durante a evolução das arbóreas no Cerrado (DAMASCOS et al., 2005; DAMASCOS, 2008; BORGES e PRADO, 2018).

A composição e o desenvolvimento das gemas definem a arquitetura da copa em espécies arbóreas (BARTHÉLÉMY e CARAGLIO, 2007). O desenvolvimento das gemas

sobre ramos parentais determina o posicionamento dos novos ramos, bem como o grau de interceptação da irradiância e de exposição das estruturas vegetativas e reprodutivas (PUNTIERI et al., 1998, 1999, 2000, 2002a, b; DAMASCOS et al., 2005; DAMASCOS, 2008). Portanto, não é surpreendente haver uma ampla variação na composição das gemas nas espécies arbóreas. A presença de gemas com pré e neo-formação de órgãos pode ocorrer em uma mesma espécie (BARTHÉLÉMY e CARAGLIO, 2007). Em regiões temperadas *Nothofagus dombeyi* (Mirb.), uma espécie amplamente distribuída na América do Sul, apresentam gemas com órgãos pré-formados e catáfilos protetores e gemas com órgãos neo-formados sem catáfilos protetores (PUNTIERI et al., 2000, 2002a,b). Ramos de *Embothrium coccineum* Forster & Forster f. e de *Lomatia hirsuta* (Lam.) Diels podem apresentar órgãos neo-formados com maior frequência em árvores jovens (MAGNIN et al., 2012).

No Cerrado, com exceção dos estudos de Arasaki (1993), Damascos et al. (2005) e Damascos (2008) não existem dados de composição das gemas de espécies arbóreas. As espécies decíduas *Bauhinia rufa* Graham, *Diospyros hispida* A. DC., *Tocoyena formosa* K. Schum. e *Tabebuia ochracea* (Cham.) Standl. apresentam gemas com órgãos pré-formados, produção da folhagem em forma de pulso e abertura das gemas antes do começo da estação chuvosa (DAMASCOS et al., 2005; DAMASCOS, 2008). Por outro lado, a espécie arbórea sempre verde *Miconia albicans* (Steud.) e a semidecídua *Leandra aurea* (Cogn.) apresentam gemas com órgãos neo-formados e produção foliar contínua após o começo do período chuvoso (DAMASCOS et al., 2005; DAMASCOS, 2008).

O objetivo deste estudo foi relacionar a composição da gema com o seu desenvolvimento, e a abertura da gema com o clima em espécies arbóreas com distintos padrões de deciduidade foliar sob condições naturais na vegetação do Cerrado. Nossa hipótese é que espécies decíduas apresentem pré-formação de órgãos em gemas favorecendo a produção sincrônica de folhas em curto período no final da estação seca. Por outro lado, semidecíduas e sempre verdes apresentariam neo-formação dos órgãos nas gemas o que poderia estar ligado à produção foliar continuada. É esperado que a abertura das gemas nas decíduas não esteja correlacionada com a precipitação e a temperatura, o oposto ocorrendo em espécies semidecíduas e sempre verdes no início da estação chuvosa (DAMASCOS et al., 2005). Devido aos distintos padrões de desenvolvimento das gemas de espécies arbóreas em relação às condições climáticas do Cerrado, supomos que as estruturas dessas gemas apresentem também características significativamente diferentes entre arbóreas de diferentes grupos fenológicos. Ao testarmos a possibilidade de agrupamento utilizando as características de desenvolvimento

e estruturais das gemas e suas relações com fatores climáticos, poderemos verificar a formação de grupos funcionais entre distintos grupos fenológicos foliares nas arbóreas do Cerrado.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo, espécies vegetais e dados climáticos

O estudo foi realizado em uma reserva de cerrado *stricto sensu* de 86 ha, localizada na área norte da Universidade Federal de São Carlos, São Paulo, Brasil (22°00′-22°30′ S e 47°30′-48°00′ O). O solo é um latossolo distrófico em uma fisionomia cerrado *stricto sensu* composta por um estrato lenhoso formado por árvores e arbustos que freqüentemente se tocam apresentando copas acima de um estrato herbáceo contínuo (RIBEIRO e WALTER, 1998). As quinze espécies arbóreas estudadas são frequentes na área de estudo (OLIVEIRA e BATALHA, 2005), com altura similares e estão distribuídas em três grupos fenológicos foliares (Tabela 1), decíduas (DE), semidecíduas (SD) e sempre verdes (SV).

O clima regional é classificado como tropical com uma estação seca entre abril e setembro seguida por uma estação úmida entre outubro e março (DAMASCOS et al., 2005; ALVARES et al., 2013). Os dados das condições climáticas de temperatura do ar e precipitação total diários foram obtidos da estação meteorológica A711 da rede do instituto nacional de meteorologia (INMET) localizada a 1,0 km da área de estudo. Esses dados foram agrupados semanalmente para estabelecer possível correlação significativa entre a abertura das gemas e valores semanais de temperatura do ar e precipitação.

Tabela 1. Valores médios \pm desvio padrão da altura e circunferência do caule à altura do peito e características da folhagem de 15 espécies arbóreas localizadas em uma reserva de cerrado *stricto sensu*. GF = grupo fenológico, DE = decíduas, SD = semidecíduas e SV = sempre verdes.

Espécies	GF	Referência da deciduidade foliar	Altura (m)	Circunferência do caule à altura do peito (mm)
<i>Anadenanthera peregrina</i> var. <i>falcata</i> (Benth.) Altschul	DE	Souza et al., (2011)	2,12 \pm 0,76	41,00 \pm 21,34
<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	DE	Araújo e Haridasan (2007); Souza et al., (2011)	1,98 \pm 0,83	42,80 \pm 14,79
<i>Diospyros hispida</i> A. DC.	DE	Souza et al., (2011)	1,70 \pm 0,52	40,00 \pm 12,79
<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lundell	DE	Araújo e Haridasan (2007); Rossatto et al., (2009)	1,25 \pm 0,25	50,00 \pm 20,00
<i>Kielmeyera variabilis</i> Mart. & Zucc.	DE	Souza et al., (2011); Borges e Prado (2014)	2,16 \pm 0,52	48,80 \pm 14,87
<i>Xylopia aromatica</i> Lam.	SD	Pirani et al., (2009); Borges e Prado (2014)	1,39 \pm 0,23	11,00 \pm 1,00
<i>Eriotheca gracilipes</i> K. Schum.	SD	Prado et al., (2004); Souza et al., (2011)	2,38 \pm 0,87	70,60 \pm 17,13
<i>Stryphnodendron adstringens</i> Mart.	SD	Souza et al., (2011); Borges e Prado (2014)	3,08 \pm 0,74	81,00 \pm 35,55
<i>Stryphnodendron polyphyllum</i> Mart.	SD	Prado et al., (2004); Souza et al., (2011)	2,24 \pm 0,57	40,60 \pm 17,59
<i>Tibouchina stenocarpa</i> (DC.) Cogn.	SD	Prado et al., (2004); Souza et al., (2011)	1,98 \pm 0,71	29,36 \pm 20,20
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana	SV	Lenza e Klink (2006); Prado et al., (2004); Souza et al., (2011)	1,98 \pm 0,36	18,40 \pm 6,62
<i>Miconia ligustroides</i> (DC.) Naudin	SV	Prado et al., (2004); Lenza e Klink (2006); Souza et al., (2011)	2,70 \pm 0,85	27,20 \pm 13,31
<i>Myrcia bella</i> (Cambess.)	SV	Williams et al., (1997); Paula (2002)	1,50 \pm 0,26	43,80 \pm 6,43
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker	SV	Souza et al., (2011); Borges e Prado (2014)	2,74 \pm 0,81	96,20 \pm 25,33
<i>Schefflera macrocarpa</i> (Cham. & Schltdl.) Seem.	SV	Goldstein et al., (2008); Borges e Prado (2014)	1,62 \pm 0,40	37,60 \pm 12,37

Marcação e desenvolvimento de gemas nos ramos

Foram utilizados cinco indivíduos adultos com semelhante altura e diâmetro do caule em cada uma das espécies estudadas (Tabela 1). Em cada um dos cinco indivíduos em cada espécie foram marcadas cinco gemas (lateral e/ou apical, n=25 gemas por espécie) em julho de 2016, no pico da estação seca. O acompanhamento do desenvolvimento das gemas previamente marcadas foi realizado desde sua abertura até o alongamento do ramo e a produção de folhas, de sete em sete dias. Decorrida uma estação de crescimento (julho/2016 - abril/2017) o ramo estendido apresentou extensão estabilizada (abril/2017) e contabilizado o número final de folhas em cada um dos cinco ramos resultantes do crescimento das gemas previamente marcadas em cada indivíduo (n=25 ramos por espécie). O número de primórdios foliares presentes nas gemas foi comparado com o número de folhas presentes nos ramos estendidos a fim de confirmar o tipo de formação de folhas (neoformação ou pré-formação).

Coleta de gemas em condições naturais

Cinco gemas foram coletadas em cada um dos cinco indivíduos em cada espécie (n=25 gemas por espécie) durante a estação seca e no início da estação chuvosa de 2016 nas 15 espécies arbóreas estudadas (Tabela 1). Apenas uma gema lateral ou apical por ramo foi coletada. Nas espécies SD e EV, apenas as gemas apicais foram coletadas após o surgimento de um par de primórdios-foliares (BARTHÉLÉMY e CARAGLIO, 2007; MAGNIN et al., 2012). Por esse motivo, todas as gemas coletadas estavam no mesmo estágio de desenvolvimento em SD e SV. Em todas as DE e na SD *E. gracilipes*, as gemas foram na região lateral dos ramos (DAMASCOS et al., 2005; DAMASCOS, 2008) no estágio final de desenvolvimento próximo ao tamanho máximo antes de sua abertura. Portanto, a coleta de gemas foi realizada de acordo com sua aparência ou desenvolvimento final, respectivamente, a partir dos ramos em DE e em SD *E. gracilipes*, ou quando dois pares primórdios foliares emergiram em todas as espécies SV e em quatro SD remanescentes. A coleta de gemas ocorreu de agosto de 2016 a outubro de 2016.

Após as coletas, as gemas foram inseridas em recipientes do tipo Falcon de 50 mL contendo solução alcoólica 70%. As gemas foram levadas imediatamente para o laboratório de Fisiologia Vegetal no Departamento de Botânica da Universidade Federal de São Carlos para a dissecação e análise de seus componentes estruturais.

Determinação do conteúdo da gema

Após a dissecação em laboratório de cada gema (n=25 gemas por espécie) foram

contados o número de primórdios foliares (DAMASCOS et al., 2005). Devido à presença de catáfilos protetores nas espécies DE e na SD *E. gracilipes*, o número de catáfilos por gema também foi registrado (DAMASCOS et al., 2005). Com o auxílio de uma régua milimetrada foi medido o comprimento do eixo da gema responsável por produzir o eixo do ramo e determinados o número de catáfilos protetores e primórdios foliares por comprimento do eixo em todas as espécies estudadas.

Análises dos dados

O programa R, versão 3.0.0 (R CORE TEAM, 2016) foi o utilizado para o cálculo da média e do desvio padrão para o número de primórdios foliares (PF), número de catáfilos protetores (CA), comprimento do eixo (CE), número de catáfilos protetores por comprimento de eixo da gema (CAC), número de primórdios foliares por comprimento do eixo (PFC) e a diferença entre o número de primórdios foliares nas gemas e número total de folhas (NF) no ramo estendido. O teste de Shapiro-Wilk foi utilizado para verificar a ocorrência de distribuição normal em cada conjunto de dados. Para o conjunto de dados que apresentaram distribuição normal como NF, o teste de Brown-Forsythe foi realizado para verificar a homogeneidade de variâncias. Para o conjunto de dados que não apresentaram distribuição normal (PF, CA, CE, PFC, CAC) foi aplicado à transformação logarítmica. A análise de variância paramétrica ANOVA e o teste de Tukey, *a posteriori*, foram aplicados para investigar diferenças significativas ($p < 0,05$) entre os grupos fenológicos. Em cada espécie separadamente, comparamos por meio de uma análise de variância (ANOVA) o número médio de primórdios foliares nas gemas com o número médio de folhas nos ramos estendidos.

O coeficiente de correlação de Spearman (R_s) foi o utilizado para verificar o grau de correlação entre o número de gemas abertas por semana nos cinco indivíduos em cada espécie ($n=25$ gemas por espécie) e a média da temperatura e da precipitação total semanal. Os dados de condições climáticas não apresentaram distribuição normal e não foram normalizados por meio da transformação logarítmica requisitando o uso de R_s . As correlações foram executadas utilizando-se o programa Origin Pro, versão 8.0 (ORIGINLAB CORPORATION, 2007).

A análise de variância multivariada não paramétrica (NPMANOVA) foi utilizada para determinar se as características estruturais e de desenvolvimento das gemas agrupadas foram capazes de separar os grupos de espécies arbóreas com diferentes decíduidades foliares (DE, SD e SV). Aplicamos a análise de componentes principais (PCA) para determinar a distribuição das características estruturais e de desenvolvimento de gemas entre as espécies em diagrama de ordenação em um espaço bidimensional. Pelo diagrama da PCA, foi possível verificar se as

espécies arbóreas estavam distribuídas em um continuum ou separadas em grupos discretos. Uma análise de cluster foi empregada para determinar a semelhança entre as espécies em relação às características estruturais e de desenvolvimento das gemas. Realizamos a análise de cluster utilizando a distância Euclidiana como medida de similaridade e o algoritmo de grupo pareado para a elaboração do dendrograma. O programa Past versão 2.17 (HAMMER et al., 2001) foi o utilizado nas análises NPMANOVA, PCA e na análise de cluster e na criação dos diagramas gerados pela PCA e pelo dendrograma do cluster.

RESULTADOS

Conteúdo e desenvolvimento da gema

A Tabela 2 mostra as gemas das espécies DE e SD *E. gracilipes* com primórdios foliares (5-11) protegidos por catáfilos (3-10), indicando pré-formação foliar. Todas as SV e SD (exceto *E. gracilipes*) apresentaram gemas com primórdios foliares (2-8) sem catáfilos protetores. Houve resultados contrastantes entre as espécies DE e SV em relação ao número total de primórdios foliares (pré-formados ou neo-formados) e ao número total de catáfilos em gemas ou nas estruturas por unidade de comprimento do eixo das gemas (Tabela 2). Esses resultados foram a favor do DE, mas o número total de folhas nos ramos estendidos foi maior em SV do que em DE (Tabela 2). AS SD apresentaram frequentemente valores intermediários, sem diferenças significativas em relação ao DE ou SV, mas o comprimento dos ramos foi maior nas SD que DE e SV.

Tabela 2. Valores médios \pm desvio padrão do número de primórdios foliares (PF), número de catáfilos protetores (CA), comprimento do eixo da gema (CE), número de primórdios foliares por comprimento de eixo da gema (PFC), número de catáfilos protetores por comprimento de eixo da gema (CAC) e diferença entre o número de primórdios foliares nas gemas e número de folhas no ramo estendido (NF) de quinze espécies arbóreas localizadas em uma reserva de cerrado *stricto sensu* da Universidade Federal de São Carlos, São Paulo, Brasil. Mês/Ano= data da coleta de gemas. DE=decíduas, SD=semidecíduas e SV=sempre verdes. As letras maiúsculas nas colunas comparam diferenças significativas entre os grupos fenológicos ($p < 0,05$, Tukey). GF= grupos fenológicos foliares. N= 25 gemas por espécie. Os valores médios \pm desvio padrão para cada grupo fenológico estão em negrito.

GF	Espécies	PF	CA	CE (mm)	PFC (uni/mm)	CAC (uni/mm)	NF	Mês/Ano
Decíduas	<i>A. peregrina</i>	3,16 \pm 0,92	4,96 \pm 0,68	1,24 \pm 0,42	2,84 \pm 0,86	4,42 \pm 1,29	-0,24 \pm 0,79	SET/2016
	<i>C. brasiliense</i>	2,68 \pm 1,15	5,40 \pm 0,85	6,56 \pm 5,12	0,72 \pm 0,28	1,58 \pm 0,76	0,91 \pm 1,00	AGO/2016
	<i>D. hispida</i>	11,40 \pm 2,20	10,48 \pm 1,80	7,16 \pm 1,48	1,69 \pm 0,37	1,50 \pm 0,13	-3,70 \pm 2,37	AGO/2016
	<i>G. noxia</i>	6,57 \pm 1,64	3,00 \pm 0,00	1,11 \pm 0,18	5,78 \pm 0,57	2,78 \pm 0,05	-2,26 \pm 0,23	OUT/2016
	<i>K. variabilis</i>	7,00 \pm 1,87	3,80 \pm 0,47	1,20 \pm 0,40	6,30 \pm 1,15	3,46 \pm 0,44	5,98 \pm 2,31	SET/2016
	Média (\pmDP)		6,16 \pm 3,28 A	5,52 \pm 2,79 A	3,45 \pm 3,67 B	3,46 \pm 2,32 A	2,75 \pm 1,31 A	0,46 \pm 3,82 B
Semidecíduas	<i>X. aromatica</i>	2,48 \pm 0,57	0,00 \pm 0,00	7,28 \pm 3,43	0,46 \pm 0,22	0,00 \pm 0,00	6,76 \pm 2,77	OUT/2016
	<i>E. gracilipes</i>	1,84 \pm 0,88	5,56 \pm 1,35	1,00 \pm 0,00	1,84 \pm 0,42	5,56 \pm 1,35	1,61 \pm 0,63	AGO/2016
	<i>S. adstringens</i>	8,56 \pm 1,12	0,00 \pm 0,00	5,64 \pm 3,86	3,56 \pm 1,97	0,00 \pm 0,00	-3,32 \pm 1,89	AGO/2016
	<i>S. polyphyllum</i>	8,08 \pm 0,79	0,00 \pm 0,00	9,00 \pm 3,21	0,95 \pm 0,16	0,00 \pm 0,00	0,01 \pm 2,38	AGO/2016
	<i>T. stenocarpa</i>	2,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00	7,52 \pm 2,35	0,34 \pm 0,13	0,00 \pm 0,00	7,93 \pm 1,01	SET/2016
	Média (\pmDP)		4,59 \pm 3,12 AB	1,11 \pm 2,30 B	6,00 \pm 4,00 A	1,43 \pm 1,50 B	1,11 \pm 2,30 B	2,59 \pm 4,62 B
Sempre verdes	<i>M. albicans</i>	2,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00	1,08 \pm 0,39	1,94 \pm 0,10	0,00 \pm 0,00	3,12 \pm 0,49	AGO/2016
	<i>M. ligustroides</i>	2,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00	1,60 \pm 0,56	1,42 \pm 0,24	0,00 \pm 0,00	5,07 \pm 0,99	AGO/2016
	<i>M. bella</i>	2,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00	2,20 \pm 1,01	1,14 \pm 0,44	0,00 \pm 0,00	9,38 \pm 1,03	OUT/2016
	<i>P. rotundifolia</i>	4,68 \pm 1,21	0,00 \pm 0,00	3,56 \pm 2,02	1,77 \pm 0,85	0,00 \pm 0,00	2,12 \pm 2,01	SET/2016
	<i>S. macrocarpa</i>	6,36 \pm 1,00	0,00 \pm 0,00	6,60 \pm 1,13	0,98 \pm 0,09	0,00 \pm 0,00	5,94 \pm 2,77	AGO/2016
	Média (\pmDP)		3,40 \pm 1,92 B	0,00 \pm 0,00 B	3,00 \pm 2,29 B	1,45 \pm 0,57 B	0,00 \pm 0,00 C	5,25 \pm 2,96 A

Apenas uma espécie DE (*K. variabilis*) apresentou menor quantidade de primórdios foliares nas gemas do que o número total de folhas em ramos estendidos (Tabela 3). Em vez disso, três espécies SD (*X. aromatica*, *E. gracilipes* e *T. stenocarpa*), e todas as SV apresentaram menor número de primórdios foliares em gemas (PF) do que o número total de folhas em ramos estendidos (FRE). A ausência de uma diferença significativa entre PF e FRE indicou a pré-formação nas gemas das DE. De outra forma, a considerável diferença entre PF e FRE apontou a neo-formação das folhas nas espécies SD e SV (Tabela 3). O resultado da análise multivariada não paramétrica confirmou o contraste sobre a estrutura e o desenvolvimento das gemas (diferenças entre PF e FRM) entre as DE e SV (Tabela 4).

Tabela 3. Valores médios \pm desvio padrão do número de primórdios foliares nas gemas (PF) e do número total de folhas presentes em ramos estendidos (FRE) de quinze espécies arbóreas localizadas em uma reserva de cerrado *stricto sensu*. Nas linhas, as letras minúsculas indicam diferenças significativas ($p < 0,05$, Tukey) entre PF e FRE para uma mesma espécie e letras maiúsculas em negrito indicam diferenças significativas ($p < 0,05$, Tukey) entre PF e FRE entre grupos fenológicos. GF = grupos fenológicos foliares. n = 25 gemas por espécie e cinco espécies por grupo fenológico. Os valores médios \pm desvio padrão para cada grupo fenológico estão em negrito.

GF	Espécies	PF	FRE
Decíduas	<i>A. peregrina</i>	3,16 \pm 0,48 a	2,91 \pm 0,51 a
	<i>C. brasiliense</i>	2,68 \pm 0,67 a	3,59 \pm 0,74 a
	<i>D. hispida</i>	11,40 \pm 1,25 a	7,69 \pm 1,55 b
	<i>G. noxia</i>	6,57 \pm 0,77 a	4,92 \pm 0,38 a
	<i>K. variabilis</i>	7,00 \pm 1,29 b	12,98 \pm 1,18 a
	Média (\pmDP)	6,16 \pm 3,28 A	6,62 \pm 4,00 A
Semidecíduas	<i>X. aromatica</i>	2,48 \pm 0,32 b	9,24 \pm 2,79 a
	<i>E. gracilipes</i>	1,84 \pm 0,42 b	3,45 \pm 0,93 a
	<i>S. adstringens</i>	8,56 \pm 1,12 a	5,23 \pm 0,91 b
	<i>S. polyphyllum</i>	8,08 \pm 0,79 a	8,08 \pm 1,68 a
	<i>T. stenocarpa</i>	2,00 \pm 0,00 b	9,93 \pm 1,01 a
	Média (\pmDP)	4,59 \pm 3,12 B	7,18 \pm 2,95 A
Sempre Verdes	<i>M. albicans</i>	2,00 \pm 0,00 b	5,12 \pm 0,49 a
	<i>M. ligustroides</i>	2,00 \pm 0,00 b	7,07 \pm 0,99 a
	<i>M. bella</i>	2,00 \pm 0,00 b	11,38 \pm 1,03 a
	<i>P. rotundifolia</i>	4,68 \pm 1,21 b	7,02 \pm 1,28 a
	<i>S. macrocarpa</i>	6,36 \pm 1,00 b	12,30 \pm 2,93 a
	Média (\pmDP)	3,40 \pm 1,92 B	8,64 \pm 3,22 A

Tabela 4. Análise multivariada não-paramétrica de variância (NPMANOVA) utilizando a distância de Bray-Curtis realizado para número primórdios foliares (PF), número de catáfilos protetores (CA), comprimento do eixo (CE), número de primórdios foliares por comprimento de eixo na gema (PFC), número de catáfilos protetores por comprimento de eixo na gema (CAC) e diferença entre o número de primórdios foliares nas gemas e número de folhas no ramo estendido (NF). DE = decíduas, SD = semidecíduas e SV = sempre verdes. n= 25 gemas por espécie e cinco espécies por grupo fenológico. Os valores em negrito representam diferença significativa ($p < 0,5$) entre os grupos fenológicos foliares e ocorrência de variância homogênea com valores superiores ao F crítico (3,618).

	PF, CA, CE, PFC, CAC e NF	
	F	P
DE-SV	9,018	0,0082
DE-SD	2,080	0,1566
SD-SV	1,794	0,1998

As DE e SD abrem as gemas entre agosto-setembro, com exceções de *G. noxia* (DE) e de *X. aromatica* (SD) que abrem as gemas em novembro e em dezembro, respectivamente (Figura 1). A retomada do desenvolvimento das gemas com neo-formação de órgãos nas SV ocorreu somente em outubro (Figura 1). Nenhum dos grupos fenológicos foliares estudados (DE, SD e SV) apresentou correlação significativa ($p < 0,05$) entre o número de gemas abertas com a temperatura do ar ou com a precipitação semanal (Tabela 5). No entanto, as espécies DE e SD geralmente sincronizaram o início da abertura das gemas logo após as primeiras chuvas do mês de agosto e setembro (Figura 1) com exceção das espécies *G. noxia* (DE) e *X. aromatica* (SD).

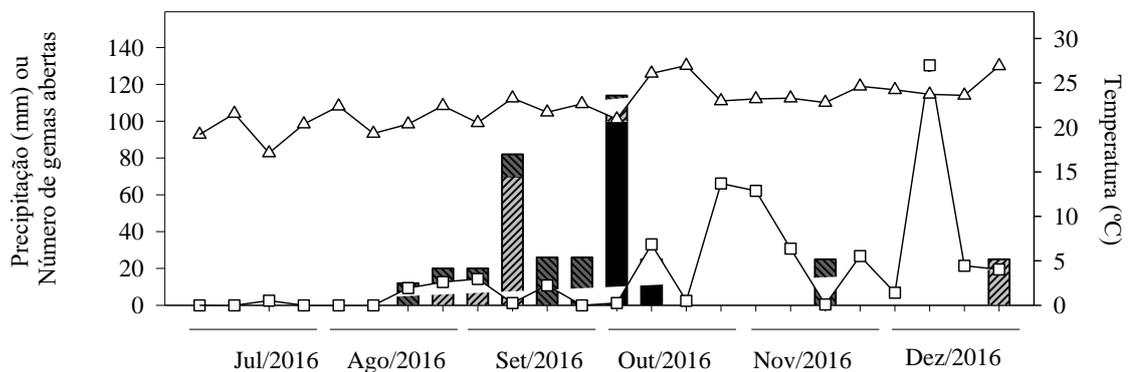


Figura 1. Abertura de gemas em quinze espécies arbóreas localizadas em uma reserva de cerrado *stricto sensu* durante a estação seca e chuvosa em 2016. A linha com triângulos (Δ) indica a temperatura média semanal do ar, a linha com quadrados (\square) indica a precipitação total semanal e as barras indicam o número de gemas abertas por semana em cada grupo fenológico foliar. (▨ = decíduas, ▧ = semidecíduas e ■ = sempre verdes). n = 5 espécies por grupo fenológico. n=25 gemas marcadas por espécie e cinco espécies por grupo fenológico.

Tabela 5. Valores do coeficiente de correlação de Spearman (R_s) e valor de p entre o número de gemas abertas por semana (G), precipitação total semanal (P) e temperatura média semanal do ar (T) em quinze espécies arbóreas localizadas em uma reserva de cerrado *stricto sensu* Brasil. Não há valores de $p < 0,05$.

GF	Espécies	Valor de R_s		Valor de p	
		G x T	G x P	G x T	G x P
DE	<i>A. peregrina</i>	-0,1	0,04	0,6	0,8
	<i>C. brasiliense</i>	-0,3	0,1	0,1	0,6
	<i>D. hispida</i>	-0,1	-0,1	0,4	0,5
	<i>G. noxia</i>	0,01	-0,22	0,1	0,4
	<i>K. variabilis</i>	-0,01	-0,3	0,9	0,2
SD	<i>X. aromatica</i>	0,3	0,1	0,1	0,5
	<i>E. gracilipes</i>	-0,1	0,04	0,7	0,8
	<i>S. adstringens</i>	0,1	-0,1	0,6	0,6
	<i>S. polyphyllum</i>	-0,02	-0,2	0,9	0,4
	<i>T. stenocarpa</i>	0,1	-0,1	0,6	0,6
SV	<i>M. albicans</i>	-0,1	-0,1	0,6	0,6
	<i>M. ligustroides</i>	-0,2	-0,1	0,4	0,6
	<i>M. bella</i>	-0,1	-0,1	0,4	0,6
	<i>P. rotundifolia</i>	-0,1	-0,1	0,4	0,6
	<i>S. macrocarpa</i>	0,3	0,2	0,2	0,2

O diagrama de ordenação resultante da análise de componentes principais (PCA) resumiu 76% da variação total dos dados nos dois primeiros eixos PC1 e PC2, sendo 51 e 25% da variação dos dados explicadas por esses eixos, respectivamente (Figura 2). Todas as SV e as SD *X. aromatica* e *T. stenocarpa* apresentaram uma relação negativa com a diferença entre o número de primórdios foliares nas gemas e número de folhas no ramo estendido, em que as SV são mostradas à esquerda e mais agrupadas no diagrama de ordenação da PCA. Alternativamente, quatro DE e a SD *E. gracilipes* apareceram no lado direito do gráfico correlacionado positivamente com o número de catáfilos protetores por comprimento de eixo das gemas, número de primórdios foliares por comprimento de eixo das gemas e número de catáfilos protetores (Figura 2). As espécies SD *S. polyphyllum* e *S. adstringens* e a DE *D. hispida* apresentaram relação positiva com o número de primórdios foliares e comprimento do eixo na gema (Figura 2). Esses resultados indicam que as espécies arbóreas se distribuíram ao longo de um gradiente de características morfológicas evidenciado pelo grupo fenológico foliar correspondente resultando em DE e SV nas extremidades de um espectro funcional com SD no meio.

De acordo com a análise de cluster (Figura 3), um grupo foi formado com a maioria das espécies DE (Cluster 1) e outros grupos com todas as espécies de SV (Cluster 2). A maioria das espécies SD foi encontrada no Cluster 1 e 2 (Figura 3). Ainda, um grupo de SD menos caracterizado por espécies encontradas no Cluster 3 com apenas duas espécies (Figura 3). Esses resultados das análises NPMANOVA (Tabela 4), PCA (Figura 2) e cluster (Figura 3) confirmaram a separação de DE e SV, com as SD distribuídas entre DE-SV compartilhando as características das gemas de ambos os grupos.

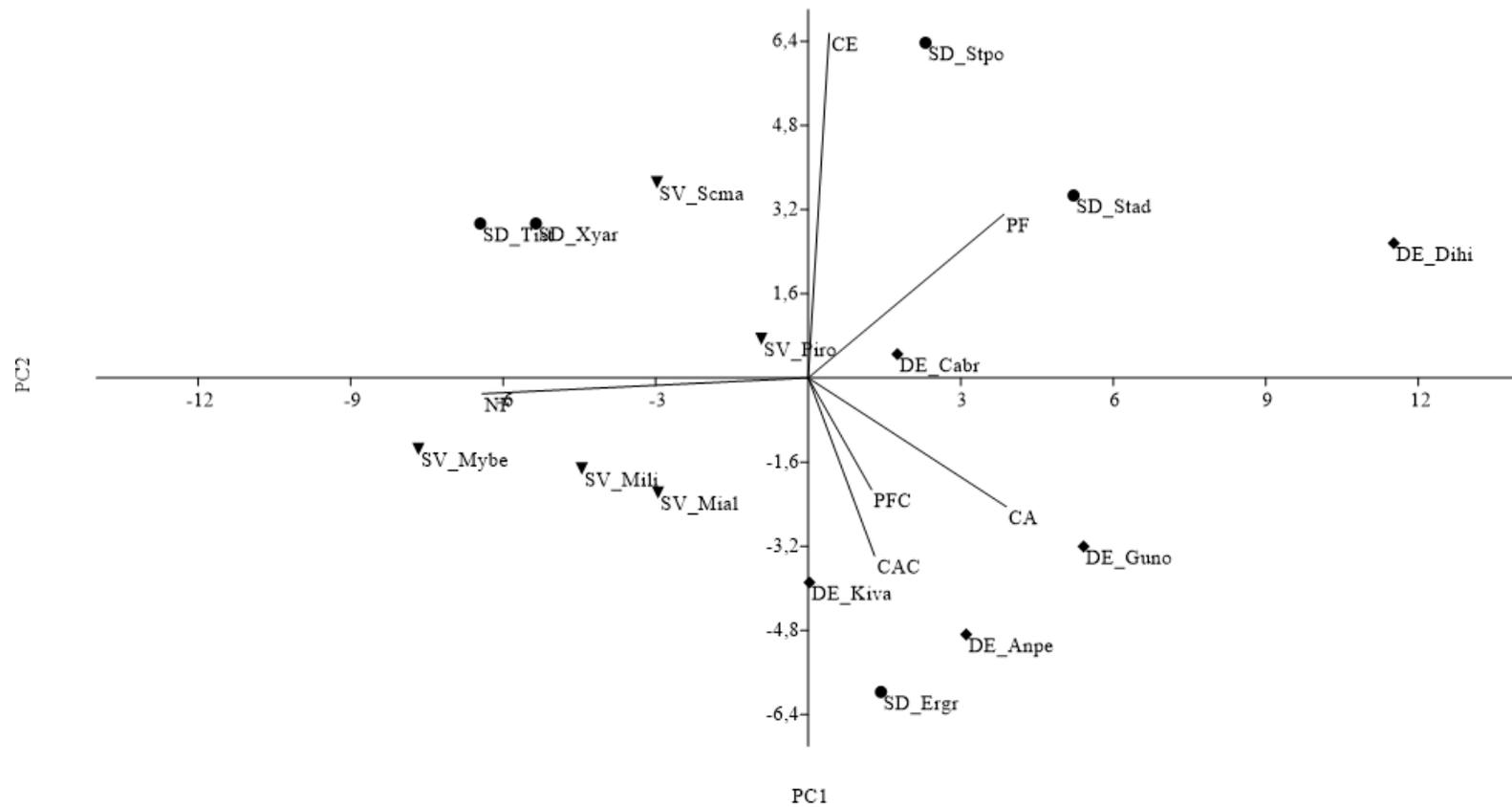


Figura. 2. Análise de componentes principais mostrando a distribuição das características estruturais das gemas de acordo com as espécies arbóreas. PF = número de primórdios foliares, CA = número de catáfilos protetores, CE = comprimento do eixo, PFC = número de primórdios foliares por comprimento de eixo na gema, CAC = número de catáfilos protetores por comprimento de eixo na gema e NF= diferença entre o número de primórdios foliares nas gemas e número de folhas no ramo estendido. As siglas referentes às espécies apresentam as duas primeiras letras do gênero seguidas das duas primeiras letras do epíteto específico (exemplo: Dihi: *Diospyros hispida*). Decíduas (◆), semidecíduas (•), e sempre verdes (▼). Os eixos 1 e 2 são responsáveis por 51% e 25% da variação total dos dados, respectivamente.

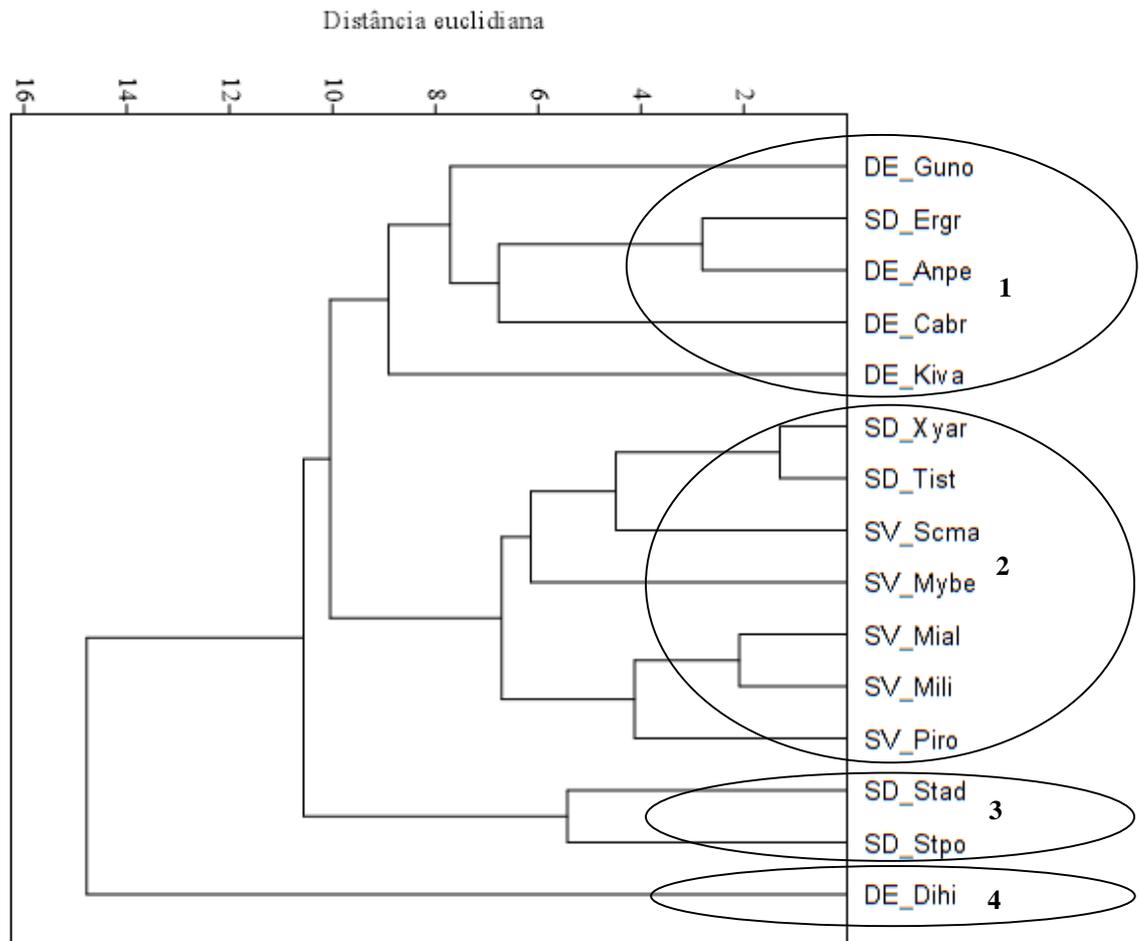


Figura. 3. Análise de agrupamento mostrando a similaridade considerando seis características estruturais de gemas em cada espécie arbórea que crescem sob condições naturais em uma reserva de cerrado stricto sensu durante a estação seca e chuvosa : número de primórdios foliares, número de catáfilos protetores, CE = comprimento de eixo da gema, número de primórdios foliares por comprimento de eixo na gema, número de catáfilos protetores por comprimento de eixo na gema e diferença entre o número de primórdios foliares nas gemas e número de folhas no ramo estendido. DE = decíduas, SD = semidecíduas, SV = sempre verdes. As siglas referentes às espécies apresentam as duas primeiras letras do gênero seguidas das duas primeiras letras do epíteto específico (exemplo: Dihi: *Diospyros hispida*).

DISCUSSÃO

A presença de gemas pré-formadas com catáfilos protetores nas espécies DE e na SD *E. gracilipes* é similar ao encontrado para espécies arbóreas decíduas do Cerrado (DAMASCOS et al., 2005; DAMASCOS, 2008). Gemas com órgãos pré-formados em DE resulta em produção sincronizada de folhas e ramos em curto período no final da estação seca (DAMASCOS, 2008) e os catáfilos protegem essas gemas contra o ataque de herbívoros (ARASAKI, 1993). A produção das gemas no início da estação seca nas DE provavelmente depende de reservas de água, nutrientes e carboidratos nas raízes e nos ramos (DAMASCOS et al., 2005;

TOMLINSON et al., 2012, 2013a,b, 2014). O acúmulo dessas reservas ocorre provavelmente durante o período favorável de crescimento na estação chuvosa do ano anterior e mobilizadas para a formação de órgãos pré-formados nas gemas.

Espécies DE do Cerrado apresentam crescimento relativamente reduzido da copa em relação às SV durante a estação chuvosa (DAMASCOS et al., 2005; ROSSATTO, 2009; SOUZA et al., 2017). Por outro lado, a retenção de folhas ao longo do ano em espécies SV não necessariamente exige recursos oriundos do sistema radicular para o crescimento da parte aérea. Tomlinson et al. (2013a), encontraram maior alocação de biomassa em favor das raízes em espécies DE do que em espécies SV ocorrentes em vários continentes. Nas DE do Cerrado, a presença de um sistema radicular dimórfico com raízes profundas e superficiais (JACKSON et al., 1999; GOLDSTEIN et al., 2008) potencializa a captação de água desde as primeiras chuvas com pouco volume de precipitação logo na transição da estação seca para a chuvosa (OLIVEIRA et al., 2005). Portanto, os órgãos pré-formados nas gemas das DE requerem um estoque de recursos nas raízes para cobrir a demanda de crescimento sincrônico de folhas e ramos no pico da estação seca.

As primeiras chuvas na transição das estações seca-chuvosa provavelmente atuam como um sinal percebido nas DE pelas raízes mais superficiais nas camadas superiores do solo, com a produção de folhas começando no final da estação seca (SCHOLZ et al., 2002). Uma significativa pressão da coluna de água mantida por meio das raízes mais grossas e profundas (KRAMER, 1983, FISHER et al., 1997; WEGNER et al., 2013) provavelmente também está envolvida no crescimento inicial de folhas, flores e ramos nas DE antes do fim da estação seca. A brotação nos ramos no final da estação seca, como descobrimos nas espécies DE, poderia ser realizada facilmente em uma copa livre de folhagem no final do período seco.

Os ramos com as gemas com órgãos neoformados como em todas as SV e as SD *X. aromatica*, *T. stenocarpa*, *S. adstringens* e *S. polyphyllum* são construídos continuamente, com menor atividade durante a estiagem de inverno (DAMASCOS et al., 2005). Portanto, as SD e SV são mais dependentes da assimilação de carbono a curto prazo do que as DE. Ainda assim, a permanência de toda ou parte da folhagem permite a manutenção de uma fonte contínua de fotoassimilados para cobrir a demanda contínua ao longo do ano.

A abertura de gemas em outubro nas SV pode refletir a alta dependência de fortes chuvas para o desenvolvimento das gemas. Além disso, em algumas espécies SV de florestas decíduas tropicais, a abertura de gemas é induzida pelo derramamento de folhas velhas (KUSHWAHA et al., 2011). Nessas espécies, há uma grande variação no tempo de abertura das gemas devido à disponibilidade de água no solo e à variedade interanual da última chuva pesada na estação

chuvosa. Assim, o desdobramento das gemas após o início das chuvas em SV do Cerrado estudadas aqui pode substituir as folhas velhas, renovando a capacidade fotossintética da folhagem, mantendo o balanço de carbono estável mais positivo possível.

As espécies DE apresentam estrutura de copa menos extensa (SOUZA et al., 2011) e maiores valores de fotossíntese e eficiência no uso da água por área de folha (FRANCO et al., 2005). O grupo das SV apresentam copa mais extensas, com o interior mais sombreado e menores taxas de fotossíntese por área foliar (SOUZA et al., 2009a). Entretanto, alguns trabalhos não conseguiram separar esses grupos fenológicos em grupos funcionais utilizando atributos fisiológicos ou morfológicos do lenho (GOLDSTEIN et al., 2008) ou da folha (CIANCIARUSO et al., 2013). A análise de 165 espécies arbóreas de Cerrado não apresentou correlação entre fenologia foliar e longevidade foliar, área foliar específica, nitrogênio foliar por unidade de massa e concentração foliar de fósforo (CIANCIARUSO et al., 2013). Com base nas relações hídricas do lenho e das folhas, Goldstein et al. (2008) argumentaram que o agrupamento de espécies arbóreas do Cerrado em categorias funcionais é arbitrário e que a classificação das espécies ao longo de eixos funcionais contínuos é uma representação da complexidade ecológica de sua adaptação ao ambiente sazonal.

Entretanto, nossos resultados indicam que as DE, SD e SV formam grupos em um espectro contínuo no qual DE e SV ocupavam posições de borda opostas. Algumas espécies exibem características típicas de DE e SV, que indicam a existência de um espectro contínuo em vez de limites marcados dividindo as categorias (WRIGHT et al., 2004). Esse espectro pode esclarecer trajetórias evolutivas das espécies arbóreas do Cerrado e aprimora modelos preditivos de respostas da vegetação em relação aos fatores ambientais (DIAZ et al., 2016). Assim, as variações na forma e função das plantas no Cerrado representam um gradiente de combinações de características de grupos fenológicos, indicando suas estratégias de adaptação para superar os filtros ambientais inerentes a ambientes sazonais como o do Cerrado (SOUZA et al., 2009a, 2009b, 2011; BORGES e PRADO, 2014, 2018).

CONCLUSÃO

A permanência da folhagem é uma das características da copa lenhosa que definem estratégias de aquisição do espaço aéreo e de recursos no Cerrado. A estrutura e o desenvolvimento das gemas aéreas são outros atributos que, relacionados com a permanência da folhagem, conformam também as estratégias de aquisição e uso dos recursos. Essas

diferentes estratégias evidenciam grupos funcionais nas arbóreas dispostos em um contínuo independente do grau de proximidade filogenética entre as espécies arbóreas do Cerrado.

REFERÊNCIAS

- ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013. doi: 10.1127/0941-2948/2013/0507
- ARAÚJO, J. F.; HARIDASAN, M. Relação entre deciduidade e concentrações foliares de nutrientes em espécies lenhosas do cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n.3, p. 533-542, 2007. doi: 10.1590/S0100-84042007000300017
- ARASAKI, F. R. **Crescimento foliar em árvores e crescimento inicial em plântulas de *Kielmeyera coriacea* Mart.** Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, 1993.
- BARTHÉLÉMY, D.; CARAGLIO, Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. **Annals of botany**, v. 99, n. 3, p. 375-407, 2007. doi:10.1093/aob/mcl260
- BORGES, M. P.; PRADO, C. H. B.A. Relationships between leaf deciduousness and flowering traits of woody species in the Brazilian neotropical savanna. **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 209, n. 1, p. 73-80, 2014. doi:10.1016/j.flora.2013.10.004
- BORGES, M., PRADO, C.H.B.A. The significance of crown traits in cerrado vegetation. In: PRICE, R (Ed.). **Savannas: Exploration, Threats and Management Strategies**. NY: NOVA Science Publishers, p. 1-29, 2018.
- CASTRO, A. A. J. F. et al. How rich is the flora of Brazilian cerrados? **Annals of the Missouri Botanical Garden**, p. 192-224, 1999. doi: 10.2307/2666220
- CIANCIARUSO, M. V. et al. Leaf habit does not predict leaf functional traits in cerrado woody species. **Basic and applied ecology**, v. 14, n. 5, p. 404-412, 2013. doi: 10.1016/j.baae.2013.05.002

- DAMASCOS, M. A.; PRADO, C. H. B. A.; RONQUIM, C. C. Bud composition, branching patterns and leaf phenology in cerrado woody species. **Annals of Botany**, v. 96, n. 6, p. 1075-1084, 2005. doi:10.1093/aob/mci258
- DAMASCOS, M. Conteúdo das gemas, momento da brotação e padrão de produção de folhas em espécies lenhosas do cerrado. **Fisiologia Vegetal: práticas em relações hídricas, fotossíntese e nutrição mineral. –Barueri: editora Manole**, 2008. Disponível em: <https://www.researchgate.net/publication/316862707_Conteudo_da_s_gemas_momento_da_brotacao_e_padrao_de_producao_de_folhas_em_especies_lenhosas_do_cerrado>.
- DÍAZ, S. et al. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. **Journal of Vegetation Science**, v. 10, n. 5, p. 651-660, 1999. doi: 10.2307/3237080
- DÍAZ, S. et al. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 167, 2016. doi: 10.1038/nature16489
- FELFILI, J. M. et al. Estudo fenológico de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville no cerrado *sensu stricto* da fazenda Água Limpa no Distrito Federal, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 22, n. 1, p. 83-90, 1999. doi: 10.1590/S0100-84041999000100011
- FISHER, J. B. et al. Survey of root pressure in tropical vines and woody species. **International journal of plant sciences**, v. 158, n. 1, p. 44-50, 1997. doi: 10.1086/297412
- FRANCO, A. C. et al. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. **Trees**, v. 19, n. 3, p. 326-335, 2005. doi: 10.1007/s00468-004-0394-z
- FRY, E. L.; POWER, S. A.; MANNING, P. Trait-based classification and manipulation of plant functional groups for biodiversity–ecosystem function experiments. **Journal of Vegetation Science**, v. 25, n. 1, p. 248-261, 2014. doi: 10.1111/jvs.12068
- GILLISON, A.N. Plant functional indicators of vegetation response to climate change, past present and future: I. Trends, emerging hypotheses and plant functional modality. **Flora**, v. 254, p. 12-30, 2019. doi: 10.1016/j.flora.2019.03.013

- GOLDSTEIN, G. et al. Water economy of Neotropical savanna trees: six paradigms revisited. **Tree physiology**, v. 28, n. 3, p. 395-404, 2008. doi: 10.1093/treephys/28.3.395
- HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST-palaeontological statistics, ver. 1.89. **Palaeontol. electron**, v. 4, n. 1, p. 1-9, 2001. Disponível em: <https://www.researchgate.net/profile/Paul_Ryan11/publication/228393561_PASTPalaeontological_statistics_ver_189/links/02bfe5135d45cd6b3b000000.pdf>.
- HARIDASAN, M.; ARAÚJO, G. M. Perfil nutricional de espécies lenhosas de duas florestas semidecíduas em Uberlândia, MG. **Brazilian Journal of Botany**, v. 28, n. 2, p. 295-303, 2005. doi: 10.1590/S0100-84042005000200010
- INSTITUTO NACIONAL DE METEOROLOGIA. Disponível em: <http://www.inmet.gov.br/webcdp/climatologia/normais/>[Acesso em 01 Janeiro de 2017].
- JACKSON, P. C. et al. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. **Tree physiology**, v. 19, n. 11, p. 717-724, 1999. doi: 10.1093/treephys/19.11.717
- KUSHWAHA, C. P. et al. Patterns of tree phenological diversity in dry tropics. **Acta Ecologica Sinica**, v. 31, n. 4, p. 179-185, 2011. doi: 10.1016/j.chnaes.2011.04.003
- KRAMER, P. J. Problems in water relations of plants and cells. In: KRAMER, P.J. (Ed.). **International review of cytology**. Academic Press, p. 253-286, 1983. doi: 10.1016/S0074-7696(08)62375-X
- LAVOREL, S. et al. Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail?. In: CANADELL J.G., PATAKI D.E., PITELKA L.F. (Ed.). **Terrestrial ecosystems in a changing world**. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 149-164, 2007. doi: 10.1007/978-3-540-32730-1_13
- LAVOREL, S. Plant functional effects on ecosystem services. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 1, p. 4-8, 2013. doi: 10.1007/978-3-540-32730-1_13
- LIAO, B. H.; WANG, X. H. Plant functional group classifications and a generalized hierarchical framework of plant functional traits. **African Journal of Biotechnology**, v. 9, n. 54, p. 9208-9213, 2010.

- LENZA, E.; KLINK, C. A. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. **Revista Brasileira de Botânica**, v.29, n.4, 627–638, 2006. doi: 10.1590/S0100-84042006000400013
- MAGNIN, A. et al. Bud and shoot structure may relate to the distribution area of South American Proteaceae tree species. **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 207, n. 8, p. 599-606, 2012. doi: 10.1016/j.flora.2012.05.001
- MANTOVANI, W.; MARTINS, F. R. Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Moji Guaçu. **Revta. Brasil. Bot**, v. 11, p. 101-112, 1988. Disponível em: <https://www.researchgate.net/profile/Fernando_Martins9/publication/286545057_Variacoes_fenologicas_das_especies_do_cerrado_da_Reserva_Biologica_de_Moji_Guacu_Estado_de_Sao_Paulo/links/5768018608ae421c448df155/Variacoesfenologicas-das-especies-do-cerrado-da-Reserva-Biologica-de-Moji-Guacu-Estado-de-Sao-Paulo.pdf>.
- MARQUIS, R. J.; MORAIS, H. C.; DINIZ, I. R. Interactions among cerrado plants and their herbivores: unique or typical. In: OLIVEIRA O.S., MARQUINS R.J. (Ed.). **The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna**. Columbia University Press, New York, p. 306-328, 2002.
- MIRANDA, H. S. et al. Queimadas de Cerrado: caracterização e impactos. In: AGUIAR L. M. S, CAMARGO A. J. A. (Ed.). **Cerrado: ecologia e caracterização**. Brasília, Embrapa Cerrados, Planaltina, DF, p. 69-123, 2004.
- NIKLAS, K. J. et al. “Diminishing returns” in the scaling of functional leaf traits across and within species groups. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 21, p. 8891-8896, 2007. doi: 10.1073/pnas.0701135104
- OLIVEIRA, P. E. A. M. Fenologia e biologia reprodutiva de espécies do Cerrado. In: SANO S.M., ALMEIDA S.P. (Ed.). **Cerrado: ecologia e flora**. Embrapa, Brasília, p. 273-290, 2008.
- OLIVEIRA, F. F.; BATALHA, M. A. Lognormal abundance distribution of woody species in a cerrado fragment (São Carlos, southeastern Brazil). **Brazilian Journal of Botany**, v. 28, n. 1, p. 39-45, 2005. doi: 10.1590/S0100-84042005000100004

- OLIVEIRA, R. S. et al. Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. **Functional Ecology**, v. 19, n. 4, p. 574-581, 2005. doi: 10.1111/j.1365-2435.2005.01003.x
- ORIGINLAB CORPORATION. Disponível em: <http://www.OriginLab.com/>[Acesso em 21 Agosto de 2017].
- PAULA, N. F. Capacidade fotossintética, deciduidade e teor de nitrogênio e fósforo em espécies lenhosas do cerrado. **Tese de doutorado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2002.**
- PIRANI, F. R.; SANCHEZ, M.; PEDRONI, F. Fenologia de uma comunidade arbórea em cerrado sentido restrito, Barra do Garças, MT, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 23, n. 4, p. 1096-1109, 2009. doi: 10.1590/S0102-33062009000400019
- POORTER, H.; REMKES, C. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. **Oecologia**, v. 83, n. 4, p. 553-559, 1990. doi: 10.1007/BF00317209
- POWERS, J. S.; TIFFIN, P. Plant functional type classifications in tropical dry forests in Costa Rica: leaf habit versus taxonomic approaches. **Functional Ecology**, v. 24, n. 4, p. 927-936, 2010. doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01701.x
- PUNTIERI, J. et al. Annual-shoot growth and branching patterns in *Nothofagus dombeyi* (Fagaceae). **Canadian Journal of Botany**, v. 76, n. 4, p. 673-685, 1998. doi: 10.1139/b98-041
- PUNTIERI, J. et al. Morphological and architectural features of young *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser (Fagaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 130, n. 4, p. 395-410, 1999. doi: 10.1111/j.1095-8339.1999.tb00529.x
- PUNTIERI, J. G. et al. Preformation, neoformation, and shoot structure in *Nothofagus dombeyi* (Nothofagaceae). **Canadian Journal of Botany**, v. 78, n. 8, p. 1044-1054, 2000. doi: 10.1139/b00-069

- PUNTIERI, J. G. et al. Periods of organogenesis in shoots of *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oersted (Nothofagaceae). **Annals of Botany**, v. 89, n. 1, p. 115-124, 2002a. doi: 10.1093/aob/mcf012
- PUNTIERI, J. G.; STECCONI, M.; BARTHÉLÉMY, D. Preformation and neoformation in shoots of *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oerst. (Nothofagaceae) shrubs from northern Patagonia. **Annals of Botany**, v. 89, n. 6, p. 665-673, 2002b. doi: 10.1093/aob/mcf108
- PRADO, C. H. B. A. et al. Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 16, n. 1, p. 7-16, 2004. doi: 10.1590/S1677-04202004000100002
- PRADO, C.H. B. A.; DE MELO TROVÃO, D. M.; SOUZA, J. P. A network model for determining decomposition, topology, and properties of the woody crown. **Journal of Theoretical Biology**, p. 110318, 2020. doi: 10.1016/j.jtbi.2020.110318
- R CORE TEAM. A language and environment for statistical computing. Disponível em: <http://www.R-project.org/>[Acesso em 01 Janeiro de2017].
- RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: SANO S.M., ALMEIDA S.P. (Ed.). **Cerrado: Ecologia e Flora**. Planaltina: EMBRAPA Cerrados, p.19-45, 1998.
- REICH, P. B.; WALTERS, M. B.; ELLSWORTH, David S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 94, n. 25, p. 13730-13734, 1997. doi: 10.1073/pnas.94.25.13730
- REICH, P. B. et al. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, n. S3, p. S143-S164, 2003.
- REICH, P. B.; WRIGHT, I. J.; LUSK, C. H. Predicting leaf physiology from simple plant and climate attributes: a global GLOPNET analysis. **Ecological Applications**, v. 17, n. 7, p. 1982-1988, 2007. doi: 10.1890/06-1803.1
- ROSSATTO, D. R.; HOFFMANN, W. A.; FRANCO, A. C. Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest–savanna

- boundary. **Functional Ecology**, v. 23, n. 4, p. 689-698, 2009. doi: 10.1111/j.1365-2435.2009.01568.x
- ROSSATTO, D. R.; FRANCO, A. C. Expanding our understanding of leaf functional syndromes in savanna systems: the role of plant growth form. **Oecologia**, v. 183, n. 4, p. 953-962, 2017. doi: 10.1007/s00442-017-3815-6
- SCHOLZ, F. G. et al. Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees. **Tree Physiology**, v. 22, n. 9, p. 603-612, 2002. doi: 10.1093/treephys/22.9.603
- SILVÉRIO, D. V.; LENZA, E. Fenologia de espécies lenhosas em um cerrado típico no Parque Municipal do Bacaba, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 10, n. 3, p. 205-216, 2010. doi: 10.1590/S1676-06032010000300024
- SINGH, K. P.; KUSHWAHA, C. P. Diversity of flowering and fruiting phenology of trees in a tropical deciduous forest in India. **Annals of Botany**, v. 97, n. 2, p. 265-276, 2005. doi: 10.1093/aob/mcj028
- SOUZA, J. P. et al. Influence of shoot inclination on irradiance and morphophysiological leaf traits along shoots in cerrado trees with distinct leaf deciduousness. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 21, n. 4, p. 281-289, 2009a. doi: 10.1590/S1677-04202009000400004
- SOUZA, J. P. et al. Shoot-foliage relationships in deciduous, semideciduous, and evergreen cerrado tree species. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 21, n. 1, p. 76-86, 2009b. doi: 10.1590/S1677-04202009000100009
- SOUZA, J. P. et al. Network analysis of tree crowns distinguishes functional groups of Cerrado species. **Plant ecology**, v. 212, n. 1, p. 11-19, 2011. doi: 10.1007/s11258-010-9797-7
- SOUZA, J. P.; ALBINO, A. L. S.; PRADO, C. H. B.A. Evidence of the effects of fire on branching and leaf development in cerrado trees. **Acta Botanica Brasilica**, v. 31, n. 4, p. 677-685, 2017. doi: 10.1590/0102-33062017abb0123
- TOMLINSON, K. W. et al. Biomass partitioning and root morphology of savanna trees across a water gradient. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 5, p. 1113-1121, 2012. doi: 10.1111/j.1365-2745.2012.01975.x

- TOMLINSON, K. W. et al. Deciduous and evergreen trees differ in juvenile biomass allometries because of differences in allocation to root storage. **Annals of botany**, v. 112, n. 3, p. 575-587, 2013a. doi: 10.1093/aob/mct132
- TOMLINSON, K. W. et al. Leaf adaptations of evergreen and deciduous trees of semi-arid and humid savannas on three continents. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 2, p. 430-440, 2013b. doi: 10.1111/1365-2745.12056
- TOMLINSON, K. W. et al. Relative growth rate variation of evergreen and deciduous savanna tree species is driven by different traits. **Annals of botany**, v. 114, n. 2, p. 315-324, 2014. doi: 10.1093/aob/mcu107
- WEGNER, L. H. Root pressure and beyond: energetically uphill water transport into xylem vessels?. **Journal of Experimental Botany**, v. 65, n. 2, p. 381-393, 2013. doi: 10.1093/jxb/ert391
- WILLIAMS, R. J. et al. Leaf phenology of woody species in a north Australian tropical savanna. **Ecology**, v. 78, n. 8, p. 2542-2558, 1997. doi: 10.2307/2265913
- WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821, 2004. doi: 10.1038/nature02403

4. CAPÍTULO 2

Estratégias de crescimento de copas em arbóreas do Cerrado

RESUMO

O cerrado *stricto sensu* é uma fisionomia vegetal com pouca restrição luminosa para as espécies arbóreas adultas com os ramos acima do estrato herbáceo. Determinamos o desenvolvimento de folhas e ramos ao longo de uma estação de crescimento em 15 espécies arbóreas da vegetação do Cerrado com diferentes deciduidade foliares. A maioria das espécies semidecíduas e sempre verdes apresentaram ramos ortotrópicos com uma inclinação média de 60° e 61°, respectivamente. Ramos plagiotrópicos (35°) ocorreram nas decíduas, mostrando crescimento mais rápido de folhas e ramos do que as semidecíduas e sempre verdes. A semidecídua *Tibouchina stenocarpa* (DC.) Cogn. e as sempre verdes *Miconia ligustroides* (DC.) Naudin, *Myrcia bella* (Cambess.) e *Piptocarpha rotundifolia* (Less.) Baker apresentaram produção foliar e alongamento de ramos correlacionados ($p < 0,05$) com o aumento da temperatura do ar. Uma correlação positiva entre o crescimento dos ramos e a precipitação ocorreu na sempre verde *Miconia ligustroides*. Nas decíduas, somente *Caryocar brasiliense* Cambess. apresentou produção foliar correlacionada positivamente com variáveis climáticas. Decíduas aproveitam a alta disponibilidade de luz nos ramos plagiotrópicos, maximizam o ganho de carbono e nutrientes expandindo as folhas antes do início da estação chuvosa. Essa estratégia demanda a rápida mobilização de recursos estocados previamente em uma copa com folhagem recém expandida a partir de gemas pré-formadas, geralmente resultando em independência do clima para o crescimento de folhas e ramos. Alternativamente, a persistência da folhagem na seca sazonal exigia auto-sombreamento nos ramos ortotrópicos. A velocidade da folhagem e o desenvolvimento do ramo foram associados ao padrão de produção foliar em cada grupo fenológico. Portanto, a persistência da área foliar, a inclinação dos ramos e o tipo de produção foliar são características interdependentes na copa das arbóreas de Cerrado. As relações dessas características das copas são específicas em cada grupo fenológico foliar, articulando espécies arbóreas em assembléias funcionais de acordo com o hábito foliar. Concluindo, a persistência foliar é apenas uma das características inter-relacionadas das copas que compõem a estratégia de aquisição do espaço aéreo sob o clima sazonal na área do Cerrado.

Palavras-chave: desenvolvimento de ramos, grupos funcionais, persistência da folhagem, ramos plagiotrópicos, ramos ortotrópicos, sazonalidade.

INTRODUÇÃO

Características morfofisiológicas das plantas e suas relações com o meio ambiente permitem comparações globais (BERNHARDT-RÖMERMANN et al., 2011; LOHBECK et al., 2013). Essas relações são cruciais para identificar estratégias ecológicas para capturar recursos sob múltiplos estresses (EAMUS, 1999; SOUZA et al., 2016; MELO et al., 2018; SOUZA et al., 2019). A estrutura da copa de espécies arbóreas influencia as relações hídricas, a interceptação de luz e a partição de carbono entre os órgãos aéreos (SOUZA et al., 2009a, 2011; BORGES E PRADO, 2018). Arbóreas com distintas deciduidades foliares apresentam variações estruturais significativas na copa (DAMASCOS et al., 2005; LENZA e KLINK, 2006; SOUZA et al., 2011, 2017). As espécies decíduas *Bauhinia rufa* (Bong.) Steud., *Diospyros hispida* A. DC. e *Tocoyena formosa* (Cham. & Schldl) K. Schum, exibiram produção sincrônica de folhas no fim da estação seca e menor número de ordens de ramos emitidos em uma mesma estação de crescimento em relação às sempre verdes. Alternativamente, a sempre verde *Miconia albicans* (Sw.) Triana e a semidecídua *Leandra lacunosa* Cogn. apresentaram produção de folhas ao longo de vários meses e maior número de ordens de ramos emitidos do que as decíduas em uma mesma estação de crescimento (DAMASCOS et al., 2005; DAMASCOS, 2008). A rede de copas das arbóreas de diferentes grupos fenológicos no Cerrado apresentam decomposição e topologia distintas, resultando em diferentes distâncias contadas em conectores entre tipos de nós e propriedades particulares das copas em cada grupo (SOUZA et al., 2011; PRADO et al., 2020). Portanto, existem associações evidentes entre a a deciduidade foliar e a estrutura de copas das arbóreas do Cerrado (DAMASCOS et al., 2005; SOUZA et al., 2009a,2011; BORGES e PRADO, 2018; PRADO et al., 2020).

A inclinação e a conseqüente irradiância ao longo dos ramos tem influência direta na assimilação de carbono nas folhas (KIKUZAWA et al. 1996; KIKUZAWA, 2003; SOUZA et al., 2009a; UMEKI et al., 2010) e determina a a capacidade fotossintética e a alocação de biomassa entre folhas e ramos (KIKUZAWA et al., 1996; OSADA, 2006,2011). A inclinação dos ramos está fortemente associada à simetria e a função do ramo na copa (HALLÉ et al., 1978; BARTHÉLÉMY e CARAGLIO, 2007; BELL e BRYAN, 2008). Espécies de plantas que apresentam produção foliar sincrônica evitam o auto sombreamento da folhagem dispondo as folhas rapidamente sobre ramos inclinados (plagiotrópicos), onde a irradiância solar é igualmente distribuída ao longo do ramo (KIKUZAWA et al., 1996; SOUZA et al., 2009a). Ramos plagiotrópicos em espécies decíduas permitem uma maior exposição das folhas e,

portanto, uma maior área foliar por ramo, resultando em uma relação ramo-folhagem em favor das folhas (SOUZA et al., 2009a). Entretanto, as espécies com produção foliar contínua apresentam ramos eretos (ortotrópicos) com as folhas basais recebendo menor irradiância que folhas mais novas distais (KIKUZAWA, 2003; HIKOSAKA, 2004; SOUZA et al., 2009a).

A intensidade luminosa ao longo dos ramos também interfere no tempo de vida das folhas, no desenvolvimento e no rendimento de carbono (REICH et al., 2004; COSTA, 2012; KIKUZAWA e LECHOWICZ, 2011). O tempo de vida foliar é uma característica que regula a fisiologia foliar, conteúdo de nitrogênio e fósforo em espécies de florestas temperadas e tropicais (REICH et al., 1995, 1997, 1999). Espécies que apresentam reduzido tempo de vida foliar necessitam de alta capacidade fotossintética, compensando rapidamente os custos de construção e manutenção de folhas. Por outro lado, espécies que apresentam elevado tempo de vida foliar precisam de um período prolongado para realizar a fotossíntese e devolver os recursos investidos (REICH et al., 1995, 1999). Sendo assim, o tempo de vida foliar está intrinsecamente relacionado à irradiância disponível e ao balanço do carbono, que por sua vez é fortemente determinado pelo hábito foliar.

A persistência da folhagem é um indicador para classificar as espécies em grupos funcionais (SOUZA et al., 2009a,b; ROSSATTO et al., 2009b; SILVÉRIO e LENZA, 2010; SOUZA et al., 2011; BORGES e PRADO, 2014; SOUZA et al., 2017; PRADO et al., 2020). Variações na fenologia foliar envolvem características correlatas que surgem devido a trocas inevitáveis entre atributos no mesmo nível ou nos níveis de organização das plantas (REICH et al., 2003). O Cerrado possui um número elevado de espécies arbóreas (CASTRO et al., 1999) com distintas deciduidades foliares desafiador para identificar quais atributos são úteis para discriminar os grupos funcionais (GOLDSTEIN et al., 2008).

Este estudo teve por objetivo investigar o crescimento e a inclinação dos ramos ao longo de uma estação de crescimento, o tempo de vida foliar e o padrão de ramificação em 15 espécies arbóreas do Cerrado de diferentes grupos fenológicos. Para tanto, avaliamos a possível correlação da produção de folhas e ramos com a precipitação total e a temperatura média mensal. Nossa hipótese é de que as espécies decíduas apresentem ao longo de uma estação de crescimento ramos com menor número de folhas, ordens de ramificações, comprimento e inclinação (plagiotrópicos) e menor tempo de vida foliar. Por outro lado, as espécies semidecíduas e sempre verdes ao longo de uma estação de crescimento poderiam apresentar ramos com maior número de folhas, comprimento e inclinação (ortotrópicos) e maior tempo de vida foliar. É esperado que o a produção foliar e crescimento de ramos nas decíduas não esteja correlacionada com a precipitação e a temperatura, o contrário acontecendo nas semidecíduas

e sempre verdes. Assumimos que o conjunto de características de folhas e ramos poderiam capturar diferenças significativas nas estratégias de crescimento da copa entre os grupos fenológicos foliares. Essas estratégias da copa podem resultar em síndromes determinando estratégias adaptativas para superar as tensões inerentes impostas pelo clima sazonal na área do Cerrado.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo, clima e espécies vegetais

Realizamos o estudo em uma reserva de cerrado *stricto sensu* de 86 ha, localizada na Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), no município de São Carlos, estado de São Paulo, Brasil (22°00'-22°30'S e 47°30'-48°00' O). A topografia da área é levemente ondulada, em uma altitude média de 850 m acima do nível do mar. A área de cerrado *stricto sensu* é composta por um estrato lenhoso formado por árvores e arbustos apresentando suas copas acima de um estrato herbáceo contínuo, conforme descrito por Ribeiro e Walter (1998). O clima regional foi classificado com uma estação seca entre abril e setembro seguida por uma estação úmida entre outubro e março (DAMASCOS et al., 2005; ALVARES et al., 2013). O solo predominante na área foi classificado como um latossolo distrófico, pobre em nutrientes, com o conteúdo de água entre 0-3 m de profundidade seguindo o padrão sazonal de chuvas (OLIVEIRA, 2005).

As quinze espécies arbóreas estudadas são frequentes na área de estudo (OLIVEIRA e BATALHA, 2005), com altura similares e estão distribuídas nos três grupos fenológicos foliares (Tabela 1): decíduas (DE), semidecíduas (SD) e sempre verdes (SV). Os dados climáticos de temperatura do ar e precipitação total diários foram obtidos da estação meteorológica de registro (A711) da rede do instituto nacional de meteorologia (INMET) localizada a 1,0 km da área de estudo. Posteriormente, os dados climáticos foram agrupados mensalmente.

Tabela 1. Valores médios \pm desvio padrão da altura, circunferência do caule à altura do peito e padrão de produção foliar de quinze espécies arbóreas estudadas localizadas em uma área protegida de fisionomia de cerrado *stricto sensu*. GF = grupo fenológico, DE = decíduas, SD = semidecíduas e SV = sempre verdes, Pu = pulso, Co = contínuo.

Espécies e autores	GF	Referência da deciduidade foliar	Padrão de produção foliar	Altura (m)	Circunferência do caule à altura do peito (mm)
<i>Anadenanthera peregrina</i> var. <i>falcata</i> (Benth.) Altschul	DE	Souza et al., (2011)	Pu	2,12 \pm 0,76	41,00 \pm 21,34
<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	DE	Araújo e Haridasan (2007); Souza et al., (2011)	Pu	1,98 \pm 0,83	42,80 \pm 14,79
<i>Diospyros hispida</i> A. DC.	DE	Souza et al., (2011)	Pu	1,70 \pm 0,52	40,00 \pm 12,79
<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lundell	DE	Araújo e Haridasan (2007); Rossatto et al., (2009b)	Pu	1,25 \pm 0,25	50,00 \pm 20,00
<i>Kielmeyera variabilis</i> Mart. & Zucc.	DE	Souza et al., (2011); Borges e Prado (2014)	Pu	2,16 \pm 0,52	48,80 \pm 14,87
<i>Xylopia aromatica</i> Lam.	SD	Pirani et al., (2009); Borges e Prado (2014)	Co	1,39 \pm 0,23	11,00 \pm 1,00
<i>Eriotheca gracilipes</i> K. Schum.	SD	Prado et al., (2004); Souza et al., (2011)	Co	2,38 \pm 0,87	70,60 \pm 17,13
<i>Stryphnodendron adstringens</i> Mart.	SD	Souza et al., (2011); Borges e Prado (2014)	Co	3,08 \pm 0,74	81,00 \pm 35,55
<i>Stryphnodendron polyphyllum</i> Mart.	SD	Prado et al., (2004); Souza et al., (2011)	Co	2,24 \pm 0,57	40,60 \pm 17,59
<i>Tibouchina stenocarpa</i> (DC.) Cogn.	SD	Prado et al., (2004); Souza et al., (2011)	Co	1,98 \pm 0,71	29,36 \pm 20,20
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana	SV	Lenza e Klink (2006); Prado et al., (2004); Souza et al., (2011)	Co	1,98 \pm 0,36	18,40 \pm 6,62
<i>Miconia ligustroides</i> (DC.) Naudin	SV	Prado et al., (2004); Lenza e Klink (2006); Souza et al., (2011)	Co	2,70 \pm 0,85	27,20 \pm 13,31
<i>Myrcia bella</i> (Cambess.)	SV	Williams et al., (1997); Paula (2002)	Co	1,50 \pm 0,26	43,80 \pm 6,43
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker	SV	Souza et al., (2011); Borges e Prado (2014)	Co	2,74 \pm 0,81	96,20 \pm 25,33
<i>Schefflera macrocarpa</i> (Cham. & Schltdl.) Seem.	SV	Goldstein et al., (2008); Borges e Prado (2014)	Co	1,62 \pm 0,40	37,60 \pm 12,37

Número de folhas por ramo, comprimento e inclinação do ramo ao longo de uma estação de crescimento

Cinco gemas foram marcadas em cada um dos cinco indivíduos (uma gema por ramo) independente da posição (lateral e/ou ápice dos ramos) em cada espécie totalizando 25 gemas por espécie durante a estação seca e no início da estação chuvosa de 2016 (Tabela 1). O acompanhamento do desenvolvimento das gemas marcadas foi realizado desde sua abertura até a estabilização do crescimento dos ramos no início da estação seca (abril/2017). Para cada ramo proveniente das gemas marcadas, foi contado o número de folhas (F), medido o comprimento do ramo (CR, com o auxílio de uma régua milimetrada) e a inclinação do ramo (IR) semanalmente, de setembro/2016 a abril/2017. Para a determinação da IR, utilizamos uma barra fina horizontal atravessada por uma barra vertical de 2,0 m posicionada na inserção de cada ramo (SOUZA et al., 2009a). Uma linha com um prumo foi utilizada para conferir a posição perpendicular da barra vertical. A barra horizontal foi usada como referência para determinar o ângulo entre o ramo e o horizonte por meio de um transferidor (SOUZA et al., 2009a).

Morfometria vegetativa e padrão de ramificação

Para a determinação do tempo de vida foliar (TVF), tempo de expansão foliar (TEF, dias) e velocidade de expansão foliar (VEF, cm dia⁻¹), outro conjunto de gemas foi marcado, antes de sua abertura em cada um dos cinco indivíduos em cada espécie (n= 5 gemas por espécie) durante a estação seca e no início da estação chuvosa de 2016. Cada gema foi marcada sobre um ramo parental distinto independente da posição (lateral e/ou ápice dos ramos) em cada espécie. O TVF foi determinado desde a formação da folha (agosto de 2016) até a senescência total foliar no ramo originado da gema marcada previamente. Com o auxílio de uma régua milimetrada o comprimento e a largura de cada folha (ou folíolo) foram anotados semanalmente e quando estes apresentavam crescimento estabilizado foi determinado o período final do TEF. A VEF foi determinada dividindo o comprimento e a largura da folha estabilizada pelo tempo de expansão foliar. Também foi determinado o tempo de expansão de ramo (TER, dias) e velocidade de expansão de ramo (VER, cm dia⁻¹) nos cinco ramos provenientes das gemas marcadas (n= 25 ramos por espécie). O TER foi considerado quando os ramos estendidos apresentavam extensão estabilizada. A variável VER foi determinada dividindo o comprimento do ramo estabilizado pelo tempo de expansão do ramo ($VER=CR/TER$, cm dia⁻¹).

Durante a estação de crescimento (julho/2016 - abril/2017), os cinco ramos que emergiram das gemas axilares dos ramos parentais foram classificados como ramos de primeira ordem, A1 (BARTHÉLÉMY e FERT, 1991; DAMASCOS et al., 2005; SOUZA et al., 2017).

Os ramos produzidos a partir de gemas axilares sobre os ramos A1 foram classificados como ramos de segunda ordem (A2). O destino do meristema apical (floração, persistência ou abscisão) de todos os ramos (A1 e A2) foi determinado no final da estação de crescimento de 2017.

Análises estatísticas

O programa R, versão 3.0.0 (R CORE TEAM, 2016) foi utilizado para o cálculo da média e do desvio padrão do número de folhas (F), comprimento do ramo (CR), inclinação do ramo (IR), tempo de expansão foliar (TEF), velocidade de expansão foliar (VEF), tempo de vida foliar (TVF), tempo de expansão de ramo (TER) e velocidade de expansão de ramo (VER). O teste de Shapiro-Wilk foi utilizado para verificar a ocorrência de distribuição normal em cada conjunto de dados. Para as características que apresentaram distribuição normal foi realizado o teste de Brown-Forsythe para verificar a homogeneidade das variâncias. Para o conjunto de dados (F, CR, IR, TEF, VEF, TVF, TER, VER) que não apresentaram distribuição normal foi aplicado à transformação logarítmica. A análise de variância paramétrica ANOVA e o teste de Tukey *a posteriori* foram aplicados para investigar diferenças significativas entre as médias em cada espécie separadamente e entre as médias das espécies em conjunto nos grupos fenológicos ao longo do tempo ($p < 0,05$).

A fim de verificar o grau de correlação entre o número de folhas e/ou comprimento do ramo mensal em cada espécie ($n = 25$ ramos por espécie) com a precipitação total mensal e com a temperatura média mensal utilizamos o coeficiente de correlação de Pearson (R^2) para o conjunto de dados que apresentou distribuição normal, e para o conjunto de dados que não apresentou distribuição normal utilizamos o coeficiente de Spearman (R_s). Essas correlações foram executadas utilizando-se o programa OriginPro, versão 8.0 (ORIGINLAB CORPORATION, 2007).

Uma análise de componentes principais (PCA) foi realizada com todas as variáveis medidas (F, CR, IR, TEF, VEF, TVF, TER e VER) para verificar o agrupamento das espécies em um espaço bidimensional. A PCA foi realizada usando o programa Past versão 2.17 (HAMMER et al., 2001). Para esta análise, usamos os valores médios de cada característica para cada espécie.

RESULTADOS

Número de folhas por ramo, comprimento e inclinação do ramo ao longo de uma estação de crescimento

As espécies DE não apresentaram aumento no número de folhas por ramo (F) durante seis meses durante a estação de crescimento, de setembro de 2016 a abril de 2017. Portanto, todas as espécies de DE apresentaram liberação de folhas no final da estação seca, em setembro de 2016. Alternativamente, as espécies SD e SV, *X. aromatica*, *M. albicans*, *M. bella* e *S. macrocarpa* apresentaram um aumento significativo ($p < 0,05$) no F durante uma estação de crescimento (Figura 1). A produção de folhas nos ramos nas SD (exceto *E. gracilipes*) e em todas as SV começaram no final de outubro de 2016, correspondendo ao início de fortes chuvas e aumento da temperatura do ar (Figura 1). Nas DE, apenas a espécie *C. brasiliense* apresentou correlação positiva ($p < 0,05$) entre a produção de folhas com o aumento da chuva e a temperatura do ar (Figura 1). Por outro lado, na SD *T. stenocarpa* e nas SV *M. ligustroides*, *M. bella* e *P. rotundifolia*, houve correlação positiva entre produção foliar, crescimento de ramos e temperatura do ar (Figura 1). De novembro de 2016 a abril de 2017, os valores de F foram significativamente maiores nas espécies SD e SV do que nas espécies DE (Tabela 2).

Dois espécies em cada grupo fenológico foliar apresentaram aumento no comprimento dos ramos (CR) durante os seis meses de 2016 a 2017 (Figura 2): *A. peregrina* e *K. variabilis* nas DE, *S. poliphyllum* e *X. aromatica* nas SD e *M. albicans* e *S. macrocarpa* nas SV. As espécies DE não apresentaram correlação significativa entre CR e as variáveis climáticas (Figura 2). Em vez disso, as espécies SD *T. stenocarpa* e as SV *M. ligustroides*, *M. bella* e *P. rotundifolia* mantiveram correlação significativa ($p < 0,05$) entre CR e temperatura mensal do ar (Figura 2). CR foi correlacionado positivamente ($p < 0,05$) com a precipitação apenas na SV *M. ligustroides*. Em resumo, nas 15 arbóreas estudadas do Cerrado, duas DE foram capazes de desdobrar as folhas antes das fortes chuvas (*D. hispida* e *C. brasiliense*), apenas uma SD (*E. gracilipes*) conseguiu, mas as espécies EV não conseguiram. Com exceção de *K. variabilis*, todos as DE alcançaram o alongamento final dos ramos antes das fortes chuvas, mas dois das cinco SD e SV mostraram alongamentos significativos dos ramos somente após as fortes chuvas (Figura 2). Encontramos apenas duas correlações significativas ($p < 0,05$) entre a produção dos compartimentos autotróficos ou heterotróficos nas DE e SD, mas sete correlações da produção desses compartimentos com as variáveis climáticas nas SV. Portanto, a produção de ramos tendeu a ser mais autônoma em relação às variáveis climáticas nas DE do que nas espécies arbóreas SD e SV. De dezembro de 2016 a abril de 2017, os valores de CR foram mais altos

nas SV do que nas espécies DE, e houve um gradiente de CR nos grupos fenológicos foliares de fevereiro de 2017 a abril de 2017 (Tabela 2).

As espécies DE apresentaram inclinação do ramo (IR) entre 20-40° (Figura 3) ao longo da estação de crescimento, resultando em um valor médio de 35° devido à sua geometria plagiotrópica. As SD *S. adstringens* e *S. poliphyllum* apresentaram os ramos mais eretos durante a estação de crescimento, com média de 75° de IR (Figura 3). No início do desenvolvimento foliar (outubro de 2016), *M. albicans* e *S. macrocarpa* apresentaram os maiores valores ($p < 0,05$) de IR nas espécies SV, com média de 67° e 80°, respectivamente (Figura 3). Considerando SD e SV, apenas *M. bella* apresentou IR semelhante às espécies DE ao longo da estação de crescimento, com média de 40°. Portanto, as espécies SD e SV apresentaram ramos ortotrópicos em vez de plagiotrópicos como nas DE. De outubro de 2016 a abril de 2017, a IR foi maior ($p < 0,05$) nas SV do que nas DE, e as espécies SD apresentaram os maiores valores médios de IR (Tabela 2).

Os resultados nas Figuras 1-3 e na Tabela 2 mostraram diferenças significativas ($p < 0,05$) sobre o F, CR e IR entre os grupos fenológicos foliares em arbóreas adultas da vegetação do Cerrado. Essas diferenças em relação à população de folhas, comprimento e inclinação dos ramos ocorreram a partir do meio do período até o final da estação de crescimento (Tabela 2). Além disso, a relação entre essas características com o clima foi significativamente ($p < 0,05$) diferente entre as espécies arbóreas DE e SV (Figuras 1 e 2). Portanto, a persistência da folhagem é apenas uma das várias características da copa lenhosa resultando em arranjos especiais e temporais distintos para o preenchimento do espaço.

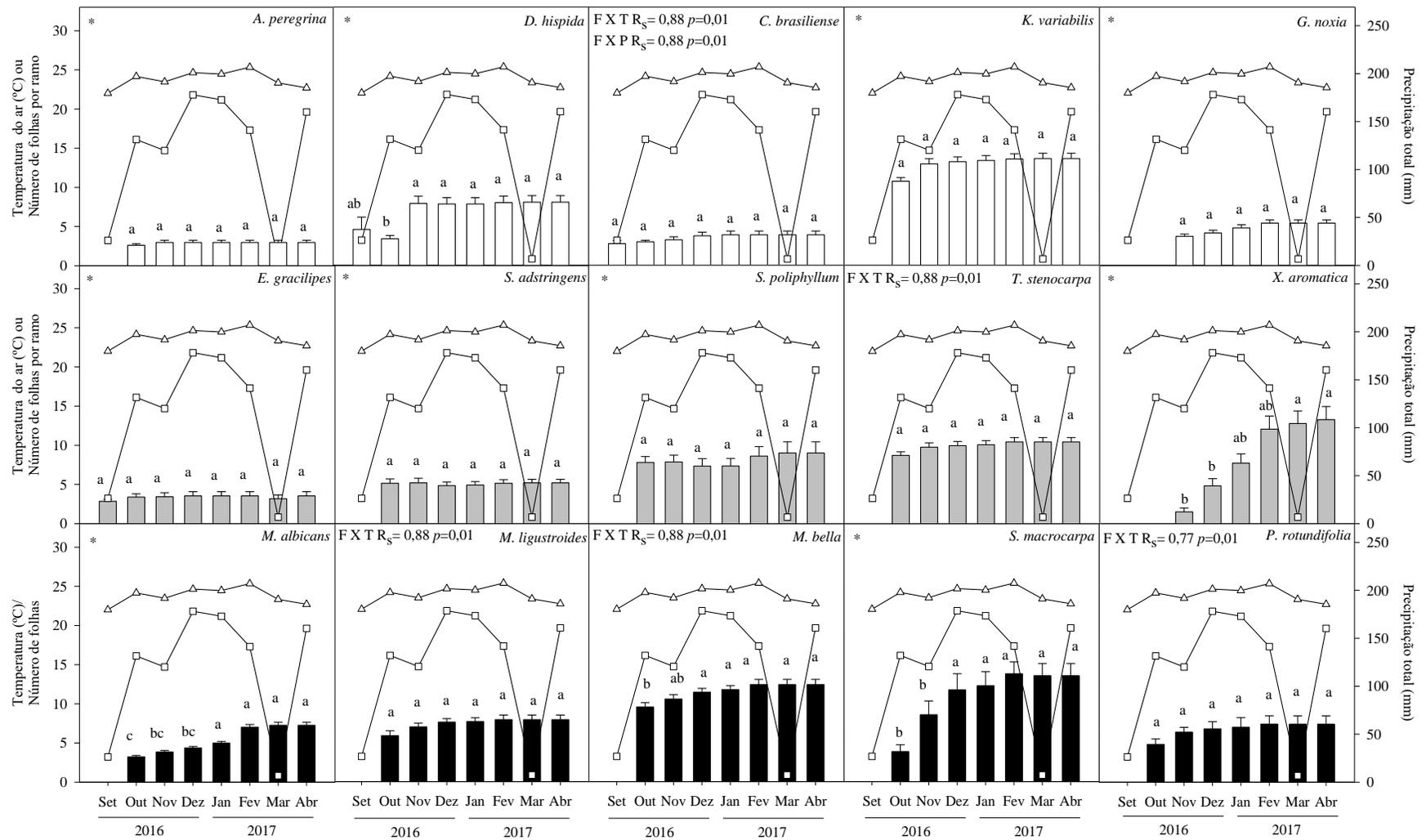


Figura 1. Número de folhas por ramo (barras) em uma estação de crescimento de setembro de 2016 a abril de 2017 de quinze espécies arbóreas (painéis) que crescem em condições naturais em uma fisionomia de cerrado *stricto sensu*. As barras brancas, cinzas e pretas representam as espécies decíduas, semidecíduas e sempre verdes, respectivamente. Letras minúsculas comparam diferenças entre os meses em cada espécie ($p < 0,05$, Tukey). Linhas com triângulos (Δ) e quadrados (\square) indicam a temperatura média mensal do ar e a precipitação total, respectivamente. Os valores do coeficiente de correlação de Spearman (R_s) ou Pearson (R^2) e o valor de p entre o número de folhas por ramo (F), a precipitação total mensal (P) e a temperatura média mensal do ar (T) são mostrados na parte superior de cada painel. $n = 25$ ramos por espécie. * = sem correlação significativa.

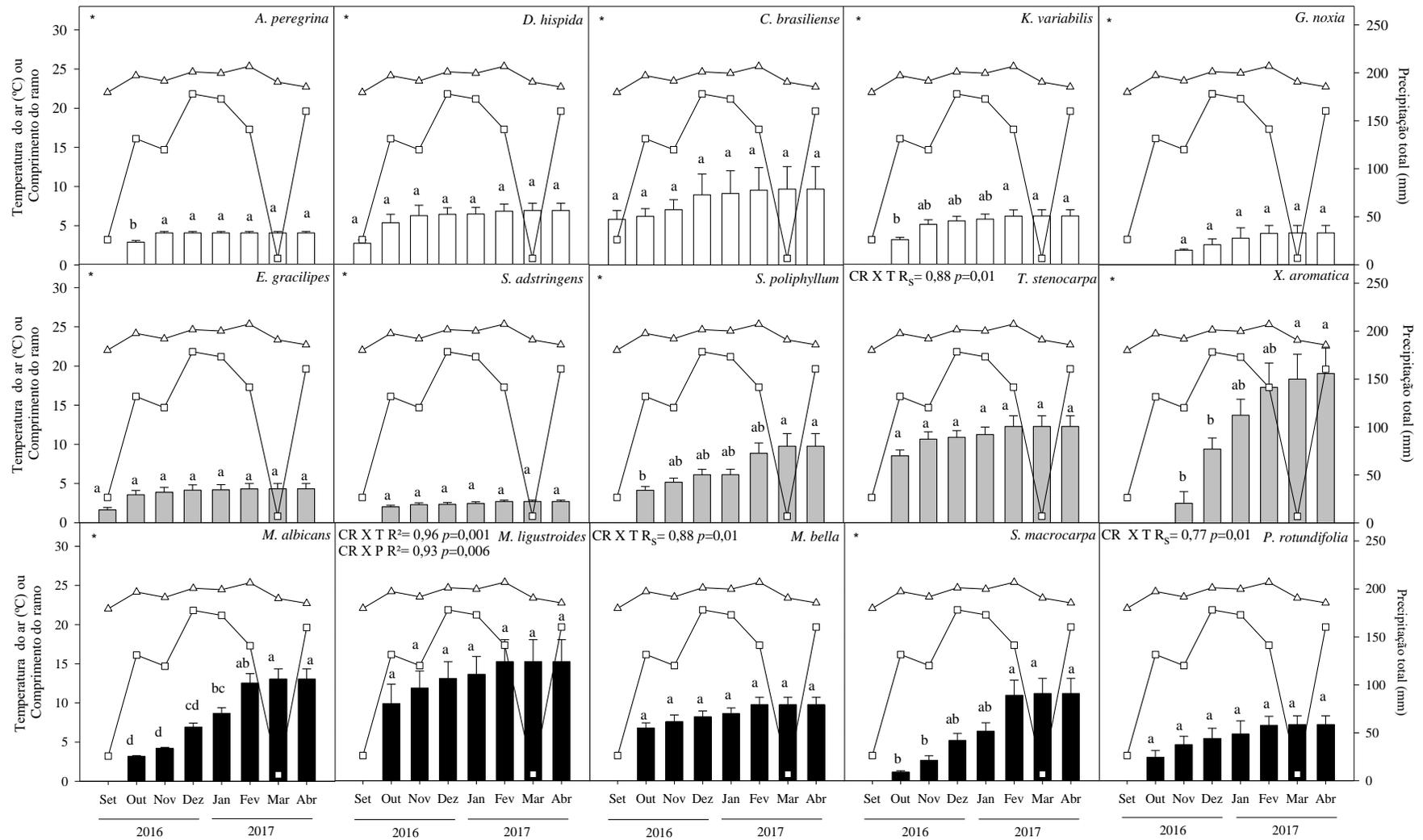


Figura 2. Comprimento do ramo (barras) em uma estação de crescimento de setembro de 2016 a abril de 2017 de quinze espécies arbóreas (painéis) que crescem em condições naturais em uma fisionomia de cerrado *stricto sensu*. As barras brancas, cinzas e pretas representam as espécies decíduas, semidecíduas e sempre verdes, respectivamente. Letras minúsculas comparam diferenças entre os meses em cada espécie ($p < 0,05$, Tukey). Linhas com triângulos (Δ) e quadrados (\square) indicam a temperatura média mensal do ar e a precipitação total, respectivamente. Os valores do coeficiente de correlação de Spearman (R_s) ou Pearson (R^2) e o valor de p entre o número de folhas por ramo (F), a precipitação total mensal (P) e a temperatura média mensal do ar (T) são mostrados na parte superior de cada painel. $n = 25$ ramos por espécie. * = sem correlação significativa.

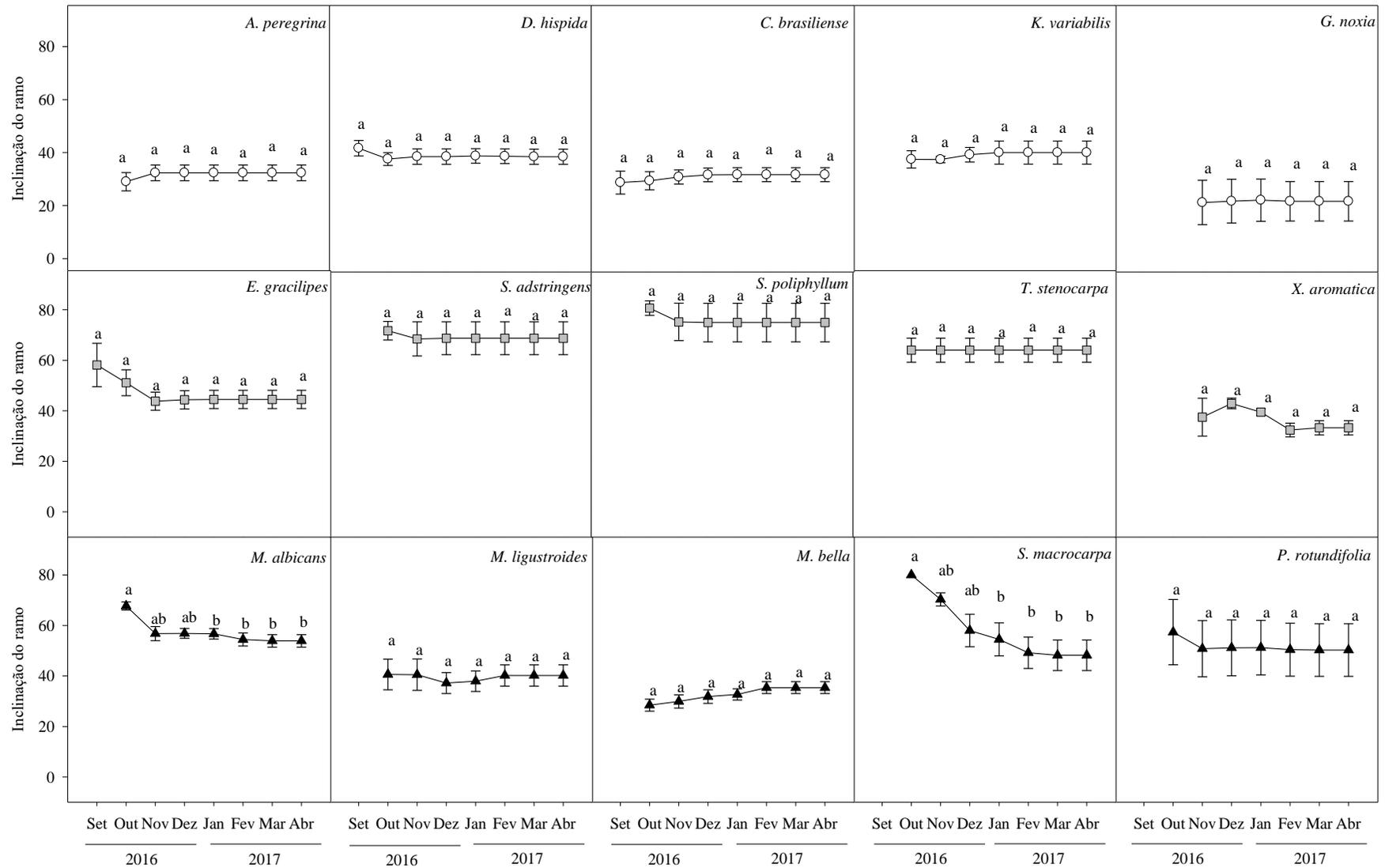


Figura 3. Inclinação do ramo em uma estação de crescimento de setembro de 2016 a abril de 2017 de quinze espécies arbóreas (painéis) que crescem em condições naturais em uma fisionomia de cerrado *stricto sensu*. Círculos brancos, quadrados cinzas e triângulos pretos representam as espécies decíduas, semidecíduas e sempre verdes, respectivamente. Letras maiúsculas comparam diferenças entre os meses em cada espécie ($p < 0,05$, Tukey). $n = 25$ ramos por espécie.

Tabela 2. Valores médios \pm desvio padrão do número de folhas por ramo (F), comprimento do ramo (CR) e inclinação do ramo (IR) de quinze espécies arbóreas na fase adulta que crescem em condições naturais em uma fisionomia de cerrado *stricto sensu*. Diferentes letras maiúsculas em negrito nas colunas indicam diferenças significativas entre os grupos fenológicos das folhas em cada mês ($p < 0,05$, Tukey). $n = 25$ ramos por espécie.

F								
GF	Set	Out	Nov	Dez	Jan	Fev	Mar	Abr
DE	3,55 \pm 2,22 A	6,17 \pm 4,09 A	7,01 \pm 4,68 AB	6,94 \pm 4,57 B	7,06 \pm 4,59 B	7,20 \pm 4,65 B	7,23 \pm 4,68 B	7,23 \pm 4,68 B
SD	3,05 \pm 0,88 A	6,57 \pm 2,78 A	6,38 \pm 3,07 B	6,33 \pm 3,24 B	6,71 \pm 3,46 B	7,65 \pm 4,14 B	8,11 \pm 4,37 B	7,76 \pm 4,18 B
SV	- \pm -	6,28 \pm 3,38 A	7,77 \pm 3,90 A	8,63 \pm 4,70 A	9,03 \pm 4,82 A	9,89 \pm 4,80 A	9,87 \pm 4,84 A	9,89 \pm 4,83 A
CR								
DE	4,58 \pm 2,71 A	4,10 \pm 2,86 A	5,25 \pm 3,50 A	5,60 \pm 4,32 B	5,81 \pm 4,60 B	6,14 \pm 4,90 C	6,20 \pm 4,94 C	6,20 \pm 4,94 C
SD	1,68 \pm 0,71 B	4,64 \pm 3,32 A	5,38 \pm 3,59 A	6,37 \pm 4,51 B	7,37 \pm 5,45 AB	8,68 \pm 6,73 B	9,27 \pm 6,81 B	8,88 \pm 6,78 B
SV	- \pm -	5,06 \pm 4,56 A	5,99 \pm 4,70 A	7,84 \pm 5,47 A	8,77 \pm 5,81 A	11,04 \pm 6,48 A	11,25 \pm 6,60 A	11,27 \pm 6,59 A
IR								
DE	32,78 \pm 15,91 B	33,44 \pm 14,53 C	34,64 \pm 13,01 C	35,68 \pm 14,46 C	35,92 \pm 15,72 C	35,69 \pm 15,70 C	35,64 \pm 15,70 C	35,64 \pm 15,70 C
SD	60,91 \pm 19,69 A	67,93 \pm 17,98 A	62,85 \pm 19,76 A	60,41 \pm 20,92 A	59,09 \pm 21,66 A	58,56 \pm 22,33 A	56,84 \pm 21,91 A	58,83 \pm 22,08 A
SV	- \pm -	54,66 \pm 24,02 B	50,65 \pm 22,39 B	48,58 \pm 20,21 B	48,11 \pm 19,42 B	47,26 \pm 18,02 B	46,86 \pm 18,01 B	46,86 \pm 18,01 B

Morfometria vegetativa, padrão de ramificação e análise de componentes principais

A espécie SD *X. aromatica* apresentaram o maior ($p < 0,05$) tempo de expansão foliar (VER) e velocidade de expansão de ramos (VER), respectivamente, 70 dias e $0,16 \text{ cm dias}^{-1}$ (Tabela 3). A espécie DE *C. brasiliense* apresentou a maior ($p < 0,05$) velocidade de expansão foliar (VER) e a SV *M. albicans* a maior tempo de vida foliar (TVF), $2,19 \text{ cm dias}^{-1}$ e 421 dias, respectivamente. Além disso, a espécie SV *P. rotundifolia* apresentou o maior ($p < 0,05$) tempo de expansão de ramos (TER), 161 dias. Quando os conjuntos de dados foram mesclados em grupos fenológicos, as espécies DE apresentaram menor TEF (30,80 dias) e TER (58,86 dias) que SD e SV (Tabela 3). Além disso, o DE apresentou o maior VER ($0,98 \text{ cm dias}^{-1}$). Não houve diferenças na TVF e na VER entre os grupos fenológicos foliares (Tabela 3). Assim, as DE produziram seus compartimentos de ramos autotróficos e heterotróficos no menor intervalo entre os grupos fenológicos foliares, com a expansão foliar mais rápida. As DE foi o único grupo fenológico que apresentou morte do meristema apical (*A. peregrina*, *D. hispida* e *G. noxia*). A SV *M. albicans* foi a única espécie com duas ordens de ramificação (A1 e A2). As espécies DE *C. brasiliense* e *K. variabilis*, todas as espécies SD (exceto *X. aromatica*) e todas as espécies SV apresentaram persistência e floração quanto ao destino do meristema apical (Tabela 4). Considerando a persistência do meristema apical, intensidade de ramificação e capacidade de floração, houve um gradiente de vigor dos ramos de espécies DE para SV (DE < SD < SV).

O gráfico de ordenação resultante da análise de componentes principais (PCA) resumiu 65% da variação total dos dados nos dois primeiros eixos (PC1 e PC2), com 34% e 31% da variação explicada por PC1 e PC2, respectivamente (Figura 4). As DE apareceram no lado esquerdo da PCA com os símbolos mais agrupados, o que significa baixa variação no conjunto de variáveis consideradas (F, CR, IR, TEF, VEF, TVF, TER e VER). Em contraste, as espécies SV apareceram no lado direito da PCA com uma saída de dispersão mais alta que as espécies DE (Figura 4). A oposição dos vetores no PCA é responsável pela separação espacial das espécies DE e SV. No entanto, as SD foram dispersas entre as espécies DE e SV, indicando um gradiente de variações sobre as características das folhas e ramos (Figura 4).

Tabela 3. Valores médios \pm desvio padrão de tempo de expansão foliar (TEF), velocidade de expansão foliar (VEF), tempo de vida foliar (TVF), tempo de expansão de ramo (TER) e velocidade de expansão de ramo (VER) de quinze espécies arbóreas na fase adulta que crescem sob condições naturais em uma fisionomia de cerrado *stricto sensu*. Letras minúsculas nas colunas indicam diferenças significativas entre as espécies considerando todos os grupos fenológicos. Letras maiúsculas diferentes e em negrito indicam diferenças significativas entre os grupos fenológicos ($p < 0,05$, Tukey). $n = 5$ folhas por espécie. $n = 25$ ramos por espécie.

GF	Espécies	TEF (dias)	VEF (cm dias ⁻¹)	TVF (dias)	TER (dias)	VER (cm dias ⁻¹)
DE	<i>A. peregrina</i>	14,00 \pm 0,00 f	0,27 \pm 0,07 c	334,00 \pm 0,00 abc	49,00 \pm 0,00 k	0,08 \pm 0,01 bcd
	<i>C. brasiliense</i>	28,00 \pm 0,00 ef	2,19 \pm 0,53 a	224,80 \pm 5,38 cd	56,00 \pm 0,00 j	0,11 \pm 0,03 abc
	<i>D. hispida</i>	28,00 \pm 0,00 ef	1,28 \pm 0,57 b	273,20 \pm 45,54 bcd	56,00 \pm 0,00 j	0,11 \pm 0,02 abc
	<i>G. noxia</i>	56,00 \pm 0,00 abc	0,43 \pm 0,23 c	313,00 \pm 4,42 abc	70,00 \pm 0,00 i	0,05 \pm 0,01 bcd
	<i>K. variabilis</i>	28,00 \pm 0,00 ef	0,73 \pm 0,60 bc	239,6 \pm 53,45 bcd	70,00 \pm 0,00 i	0,07 \pm 0,01 bcd
	Média (\pmDP)	30,80 \pm 13,71 B	0,98 \pm 0,83 A	276,92 \pm 52,27 A	58,86 \pm 8,08 B	0,09 \pm 0,03 A
SD	<i>X. aromatica</i>	70,00 \pm 0,00 a	0,20 \pm 0,16 c	268,20 \pm 73,62 bcd	105,00 \pm 0,00 g	0,16 \pm 0,06 a
	<i>E. gracilipes</i>	53,20 \pm 5,60 bc	0,13 \pm 0,04 c	282,60 \pm 85,34 bcd	147,00 \pm 0,00 b	0,02 \pm 0,01 d
	<i>S. adstringens</i>	35,00 \pm 0,00 de	0,32 \pm 0,01 c	362,00 \pm 0,00 ab	77,00 \pm 0,00 h	0,03 \pm 0,01 d
	<i>S. polyphyllum</i>	35,00 \pm 4,42 de	0,09 \pm 0,03 c	285,00 \pm 13,28 bcd	140,00 \pm 0,00 c	0,06 \pm 0,02 bcd
	<i>T. stenocarpa</i>	61,60 \pm 16,80 ab	0,20 \pm 0,10 c	157,60 \pm 64,36 d	119,00 \pm 0,00 e	0,10 \pm 0,02 abcd
	Média (\pmDP)	50,96 \pm 16,26 A	0,19 \pm 0,11 B	271,08 \pm 87,75 A	117,6 \pm 25,20 A	0,08 \pm 0,05 A
SV	<i>M. albicans</i>	56,00 \pm 0,00 abc	0,24 \pm 0,17 c	421,50 \pm 5,42 a	133,00 \pm 0,00 d	0,09 \pm 0,02 abcd
	<i>M. ligustroides</i>	56,00 \pm 0,00 abc	0,12 \pm 0,09 c	241,60 \pm 42,74 bcd	119,00 \pm 0,00 e	0,12 \pm 0,04 ab
	<i>M. bella</i>	49,00 \pm 14,00 bcd	0,09 \pm 0,04 c	301,80 \pm 23,25 abc	112,00 \pm 0,00 f	0,08 \pm 0,01 bcd
	<i>P. rotundifolia</i>	43,40 \pm 0,00 cde	0,25 \pm 0,10 c	276,60 \pm 92,80 bcd	161,00 \pm 0,00 a	0,04 \pm 0,01 cd
	<i>S. macrocarpa</i>	49,00 \pm 0,00 bcd	0,14 \pm 0,04 c	271,80 \pm 80,96 bcd	133,00 \pm 0,00 d	0,07 \pm 0,02 bcd
	Média (\pmDP)	50,68 \pm 9,34 A	0,17 \pm 0,12 B	302,66 \pm 86,07 A	130,37 \pm 16,01 A	0,08 \pm 0,03 A

Tabela 4. Padrão de ramificação de quinze espécies arbóreas de quinze espécies arbóreas na fase adulta que crescem sob condições naturais em uma fisionomia de cerrado *stricto sensu* durante toda a estação de crescimento (julho/2016 - abril/2017). A1, eixo de primeira ordem que iniciou o crescimento no início da estação chuvosa; A2, eixo de segunda ordem crescidos de gemas axilares de ramos A1. Destino do meristema apical, X=morte, ▲= persistente e ✿= floração.

GF	Espécies	Destino do meristema apical A1	Destino do meristema apical A2
DE	<i>A. peregrina</i>	X	-
	<i>C. brasiliense</i>	▲ ✿	-
	<i>D. hispida</i>	X	-
	<i>G. noxia</i>	X	-
	<i>K. variabilis</i>	▲ ✿	-
SD	<i>X. aromatica</i>	▲	-
	<i>E. gracilipes</i>	▲ ✿	-
	<i>S. adstringens</i>	▲ ✿	-
	<i>S. polyphyllum</i>	▲ ✿	-
	<i>T. stenocarpa</i>	▲ ✿	-
SV	<i>M. albicans</i>	▲ ✿	▲
	<i>M. ligustroides</i>	▲ ✿	-
	<i>M. bella</i>	▲ ✿	-
	<i>P. rotundifolia</i>	▲ ✿	-
	<i>S. macrocarpa</i>	▲ ✿	-

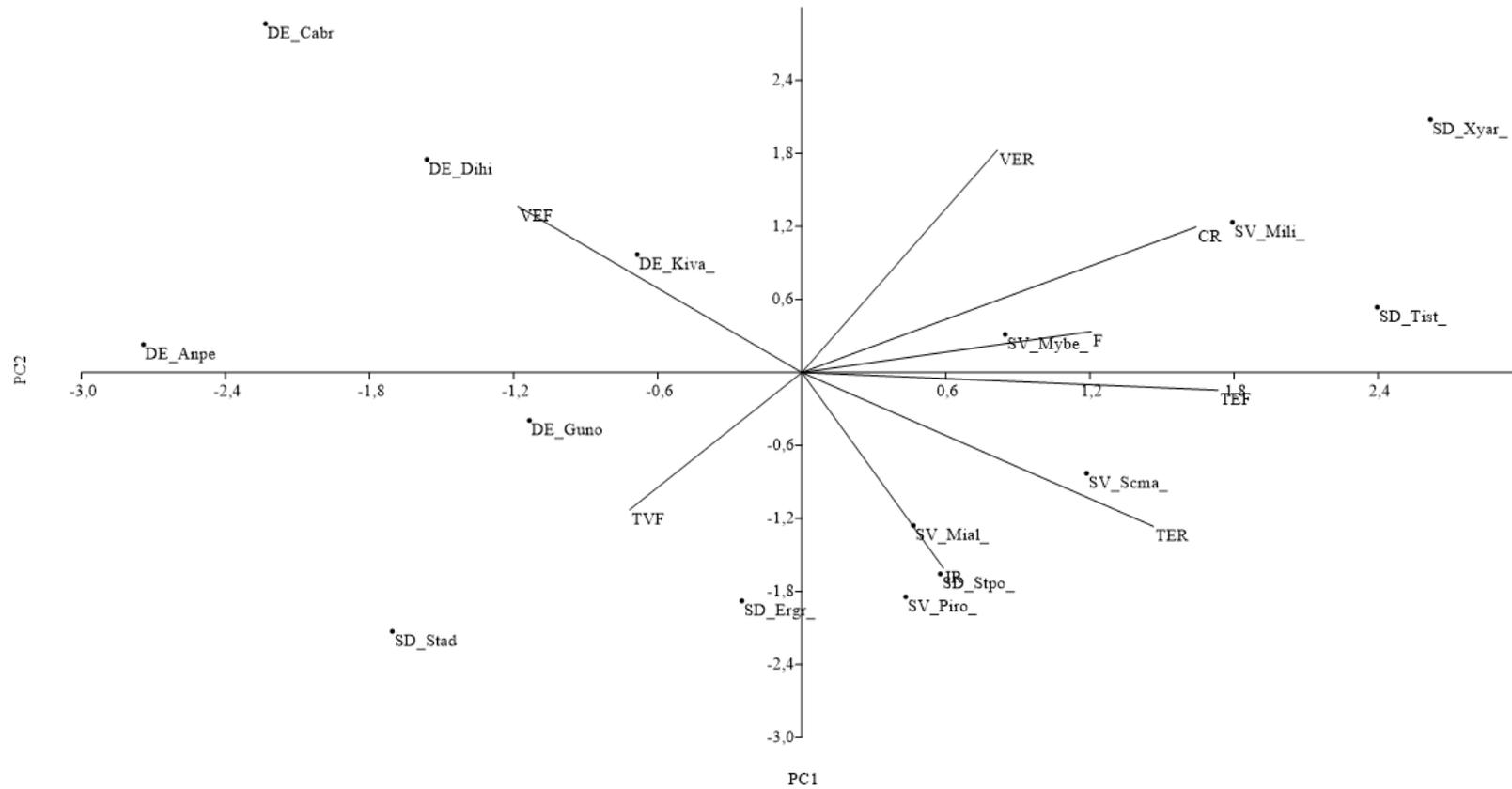


Figura 4. Análise de componentes principais (PCA) mostrando a distribuição das características em função das espécies: número de folhas (F), comprimento do ramo (CR), inclinação do ramo (IR), tempo de expansão foliar (TEF), velocidade de expansão foliar (VEF), tempo de vida foliar (TVF), tempo de expansão de ramo (TER) e velocidade de expansão de ramo (VER). As siglas referentes às espécies apresentam as duas primeiras letras do gênero seguidas das duas primeiras letras do epíteto específico (exemplo: Dihi: *Diospyros hispida*). Os eixos 1 e 2 são responsáveis por 34% e 31 % da variação total dos dados, respectivamente.

DISCUSSÃO

As espécies DE que apresentam ramos plagiotrópicos podem ter vantagens competitivas por luz com espécies vizinhas no ambiente natural mais aberto, pela capacidade de alcançar um espaço horizontal maior e acessar uma área mais iluminada na periferia da copa (KIKUZAWA et al., 1996, SOUZA et al., 2009a). Com a produção síncrona de folhas antes da estação chuvosa, as espécies DE expandiram a folhagem em menos de 30 dias, atingindo a capacidade fotossintética sem auto-sombreamentos das folhas ao longo dos ramos (DAMASCOS et al., 2005; SOUZA et al., 2009a; SANTOS et al., 2012). O alongamento rápido dos ramos plagiotrópicos e a produção de folhas em forma de “pulso” no final da estação seca são características cruciais a serem aproveitadas em ambientes semi-abertos no Cerrado (WRIGHT, 1996; EAMUS, 1999; DAMASCOS et al., 2005). Portanto, ramos plagiotrópicos com simetria bilateral (HALLÉ et al., 1978; BARTHÉLÉMY e CARAGLIO, 2007; CHOMICKI et al., 2017) em espécies DE proporcionaram ganho de espaço lateral com alto potencial de assimilação de carbono ao longo dos ramos (SOUZA et al., 2009a). As folhas recém-formadas são mais suscetíveis à lixiviação de nutrientes pelas chuvas, e sua expansão nas DE justamente antes das fortes chuvas pode reduzir as perdas de nutrientes pela lixiviação dos tecidos foliares (SARMIENTO et al., 1985; LENZA e KLINK, 2006). No entanto, os eixos de folhas plagiotrópicos podem reduzir a altura da planta e aumentar os custos do suporte biomecânico (KIKUZAWA, 2003).

Alternativamente, o sombreamento das folhas nos ramos ortotrópicos pode proteger contra a fotoinibição em arbóreas do Cerrado (FRANCO e LÜTTGE, 2002). O auto-sombreamento ao longo dos eixos foliares mitiga a transpiração excessiva, a temperatura e a irradiância impostas pela estação seca e por volta do meio-dia na estação chuvosa. Além disso, os ramos ortotrópicos promovem o ganho de altura da copa e a ocupação radial por folhagem e novos ramos irmãos (BARTHÉLÉMY e CARAGLIO, 2007). No entanto, os ramos ortotrópicos encontrados na SD e na SV impõem intenso sombreamento ao longo dos eixos das folhas (SUZUKI et al., 2002; KIKUZAWA, 2003; SOUZA et al., 2009a, SANTOS et al., 2012). Nesses ramos, as folhas apresentam alto ganho de carbono apenas no ápice do ramo, diminuindo a capacidade fotossintética com o tempo devido ao sombreamento pelo surgimento das novas folhas.

Portanto, existem vantagens e desvantagens inerentes aos ramos plagiotrópicos e ortotrópicos. Cada tipo de ramificação fornece uma aquisição bem-sucedida do espaço aéreo por simetrias contrastantes e formação de órgãos. Além disso, todo tipo de ramo mantém uma relação particular com variáveis climáticas. A persistência da folhagem compete com o alongamento dos ramos ortotrópicos, resultando em maior dependência das chuvas nas espécies SD e SV. Alternativamente, as espécies DE apresentam uma redução drástica na transpiração na estação seca com a total perda de área foliar, favorecendo o estado hídrico (REICH e BORCHERT, 1984; WILLIANZ et al., 1997). A presença de um sistema radicular profundo e dimórfico (JACKSON et al., 1999; GOLDSTEIN et al., 2008), capaz de realizar uma redistribuição hidráulica no perfil do solo (SCHOLZ et al., 2002, 2008), fornece a disponibilidade adequada de água para raízes mais superficiais, alongamento de ramos e desdobramento das folhas no pico da estação seca nas DE.

O aumento da temperatura no final da estação seca indica a iminência da estação chuvosa, estimulando a abertura de gemas nas DE antes do início das primeiras chuvas. Além disso, a temperatura média mensal foi a variável climática mais fortemente relacionada à produção foliar e ao alongamento dos ramos nas SV *M. ligustroides*, *M. bella*, *P. rotundifolia* e na SD *T. stenocarpa*. Assim, os ramos plagiotrópicos e ortotrópicos responderam ao aumento da temperatura do ar, aumentando a ocupação do espaço aéreo. As espécies DE do Cerrado podem ter carbono armazenado nas raízes, ramos e gemas desde o início da estação seca, como encontrado antes do inverno nas espécies DE de regiões temperadas (KIKUZAWA, 2003; LARCHER e THOMASER-THIN, 1988). O carbono acumulado na estação de crescimento anterior sustentou o fluxo sincrônico das folhas e ramos nas DE. Alternativamente, a produção contínua de ramos e folhas, como observada nas SD *E. gracilipes*, *S. adstringens*, *S. polyphyllum* e em todas as espécies SV, indicou a curto prazo o uso de carbono assimilado do que nas espécies DE (DAMASCOS et al., 2005; SOUZA et al., 2017). Portanto, o tipo de crescimento do ramo impõe um padrão diferente de consumo de carbono em cada grupo fenológico foliar.

As espécies DE estudadas aqui tiveram um curto período de extensão dos ramos e os ramos A1 não ramificaram ou produziram novos ramos simultaneamente com a extensão dos ramos durante o período de crescimento. A morte do meristema apical, como demonstrado pelos ramos das DE *A. peregrina*, *D. hispida* e *G. noxia* durante a estação chuvosa, pode estar associada ao baixo vigor dos ramos (PUNTIERI et al., 1998). Contudo, a SV *M. albicans* produz duas ordens de ramificação (A1 e A2) na mesma estação de crescimento. De acordo

com Damascos et al. (2005) espécies SV apresentaram duas ordens de ramos originárias de gemas com órgãos neoformados. A persistência da folhagem e a produção de duas ordens de ramos na mesma estação de crescimento devem manter uma alta área fotossintética durante o ano nas espécies SV.

Em geral, espécies SV apresentam maior longevidade foliar (DAMASCOS et al., 2005; FRANCO et al., 2005). Entretanto, não encontramos diferenças significativas no tempo de vida foliar entre os grupos fenológicos, indicando tempo semelhante para compensar os investimentos em folhagem. Algumas tentativas de identificar grupos funcionais em espécies arbóreas do Cerrado falharam considerando a quantidade de nitrogênio por massa foliar, área foliar específica, tempo de vida foliar, condutividade hidráulica dos tecidos foliares e variação no potencial hídrico foliar (GOLDSTEIN et al., 2008; CIANCIARUSO et al., 2013). Por outro lado, grupos fenológicos foliares de espécies arbóreas no Cerrado apresentam diferenças significativas na arquitetura da copa (SOUZA et al., 2011), tipo de produção foliar (DAMASCOS et al., 2005), inclinação do ramo (SOUZA et al., 2009a) e relação ramo-folhagem (SOUZA et al., 2009b). Nossos resultados corroboraram a discriminação de espécies DE, SD e SV em um gradiente funcional baseado nas características das folhas e ramos e suas relações com variáveis climáticas. SV e DE estão nos extremos opostos em um continuum de grupos funcionais. No entanto, havia várias espécies, como a SD, distribuídas junto com esse continuum, desaparecendo limites definidos entre os grupos funcionais (WRIGHT et al., 2004). As características cruciais para detectar grupos funcionais de arbóreas e seus padrões correspondentes de uso de recursos foram a geometria dos ramos, o tipo de produção de folhagem e a relação entre o desenvolvimento e o clima sazonal no Cerrado.

CONCLUSÃO

Fica evidente que o ângulo de inclinação dos ramos, número de folhas por ramo, comprimento do ramo, produção de novas ordens de ramos são parâmetros que capturam diferenças significativas nas copas lenhosas de arbóreas DE, SD e SV no Cerrado. As espécies DE e SV estão nos finais de um contínuo de grupos funcionais, interligados principalmente por espécies SD. A posição geométrica do ramo e as relações ramo-folhagem são características capazes de discriminar os grupos funcionais de arbóreas do Cerrado evidenciando diferentes estratégias de aquisições de recursos e do espaço aéreo.

REFERÊNCIAS

- ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013. doi: 10.1127/0941-2948/2013/0507
- ARAÚJO, J. F.; HARIDASAN, M. Relação entre deciduidade e concentrações foliares de nutrientes em espécies lenhosas do cerrado. 2007. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 3, p. 533-542. 2007. doi: 10.1590/S0100-84042007000300017
- BARTHÉLÉMY, A.; FERT, A. Theory of the magnetoresistance in magnetic multilayers: Analytical expressions from a semiclassical approach. **Physical Review B**, v. 43, n. 16, p. 13124, 1991. doi: 10.1103/PhysRevB.43.13124
- BARTHÉLÉMY, D.; CARAGLIO, Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. **Annals of botany**, v. 99, n. 3, p. 375-407, 2007. doi:10.1093/aob/mcl260
- BELL, A. D.; BRYAN, A. **Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology**. Timber Press, 2008.
- BERNHARDT-RÖMERMANN, M. et al. Functional traits and local environment predict vegetation responses to disturbance: a pan-European multi-site experiment. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 3, p. 777-787, 2011. doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01794.x
- BORGES, M. P.; PRADO, C. H. B.A. Relationships between leaf deciduousness and flowering traits of woody species in the Brazilian neotropical savanna. **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 209, n. 1, p. 73-80, 2014. doi: 10.1016/j.flora.2013.10.004
- BORGES, M., PRADO, C.H.B.A. The significance of crown traits in cerrado vegetation. In: PRICE, R (Ed.). **Savannas: Exploration, Threats and Management Strategies**. NY: NOVA Science Publishers, p. 1-29, 2018.

- CHOMICKI, G.; COIRO, M.; RENNER, S. S. Evolution and ecology of plant architecture: integrating insights from the fossil record, extant morphology, developmental genetics and phylogenies. **Annals of botany**, v. 120, n. 6, p. 855-891, 2017. doi: 10.1093/aob/mcx113
- CIANCIARUSO, M. V. et al. Leaf habit does not predict leaf functional traits in cerrado woody species. **Basic and applied ecology**, v. 14, n. 5, p. 404-412, 2013. doi: 10.1016/j.baae.2013.05.002
- COSTA, J. et al. Crescimento inicial de plantas de pinhão manso em função do sombreamento no município de Gurupi-TO. **Journal of Biotechnology and Biodiversity**, v.2, n.4, p. 43-47, 2012. doi: 10.20873/jbb.uft.cemaf.v2n4.costa
- DAMASCOS, M. A. et. al. Bud composition, branching patterns and leaf phenology in cerrado woody species. **Annals of Botany**, v. 96, n. 6, p. 1075-1084, 2005. doi: 10.1093/aob/mci258
- DAMASCOS, M. Conteúdo das gemas, momento da brotação e padrão de produção de folhas em espécies lenhosas do cerrado. **Fisiologia Vegetal: práticas em relações hídricas, fotossíntese e nutrição mineral. –Barueri: editora Manole**, 2008. Disponível em: <https://www.researchgate.net/publication/316862707_Conteudo_da_s_gemas_momento_da_brotacao_e_padrao_de_producao_de_folhas_em_especies_lenhosas_do_cerrado>.
- DE FAŽ, E. et al. Water-related phenomena in winter buds and twigs of *Picea abies* L.(Karst.) until bud-burst: a biological, histological and NMR study. **Annals of Botany**, v. 86, n. 6, p. 1097-1107, 2000. doi:10.1006/anbo.2000.1276
- EAMUS, D. et al. Seasonal changes in photosynthesis of eight savanna tree species. **Tree physiology**, v. 19, n. 10, p. 665-671, 1999. doi: 10.1093/treephys/19.10.665
- FALSTER, D. S.; WESTOBY, M. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception?. **New Phytologist**, v. 158, n. 3, p. 509-525, 2003. doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00765.x

- FRANCO, A.; LÜTTGE, U. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. **Oecologia**, v. 131, n. 3, p. 356-365, 2002. doi: 10.1007/s00442-002-0903-y
- FRANCO, A. C. et al. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. **Trees**, v. 19, n. 3, p. 326-335, 2005. doi: 10.1007/s00468-004-0394-z
- GARNIER, E. et al. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. **New phytologist**, v. 152, n. 1, p. 69-83, 2001. doi: 10.1046/j.0028-646x.2001.00239.x
- GOLDSTEIN, G. et al. Water economy of Neotropical savanna trees: six paradigms revisited. **Tree physiology**, v. 28, n. 3, p. 395-404, 2008. doi: 10.1093/treephys/28.3.395
- HALLÉ, F.; OLDEMAN, R.A.A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris, Masson. 1970.
- HALLÉ, F. et al. Tropical trees and forest. Berlin, Springer-Verlag. 1978.
- HAMMER, Ø. et al. PAST-palaeontological statistics, ver. 1.89. **Palaeontol. electron**, v. 4, n. 1, p. 1-9, 2001. Disponível em: <https://www.researchgate.net/profile/Paul_Ryan11/publication/228393561_PASTPalaeontological_statistics_ver_189/links/02bfe5135d45cd6b3b000000.pdf>.
- HIKOSAKA, K. Leaf canopy as a dynamic system: ecophysiology and optimality in leaf turnover. **Annals of botany**, v. 95, n. 3, p. 521-533, 2004.
- JACKSON, P. C. et al. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. **Tree physiology**, v. 19, n. 11, p. 717-724, 1999.
- KIKUZAWA, K. et al. Some evidence for an adaptive linkage between leaf phenology and shoot architecture in sapling trees. **Functional Ecology**, p. 252-257, 1996. doi: 10.2307/2389850
- KIKUZAWA, K. Phenological and morphological adaptations to the light environment in two woody and two herbaceous plant species. **Functional Ecology**, v. 17, n. 1, p. 29-38, 2003. doi:10.1046/j.1365-2435.2003.00707.x

- KIKUZAWA, K.; LECHOWICZ, M. J. **Ecology of leaf longevity**. Springer Science & Business Media, 2011.
- LARCHER, W. et al. Seasonal changes in energy content and storage patterns of Mediterranean sclerophylls in a northernmost habitat. **Acta Oecologica, Oecologia Plantarum**, v. 9, n. 3, p. 271-283, 1988.
- LACERDA, D. M. A. et al. Do conspecific populations exhibit divergent phenological patterns? A study case of widespread savanna species. **Flora**, v. 236, p. 100-106, 2017. doi: 10.1016/j.flora.2017.10.001
- LENZA, E.; KLINK, C. A. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. **Brazilian Journal of Botany**, v. 29, n. 4, p. 627-638, 2006. doi: 10.1590/S0100-84042006000400013
- LOHBECK, M. et al. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. **Ecology**, v. 94, n. 6, p. 1211-1216, 2013. doi: 10.1890/12-1850.1
- MELO, N. M.J. et al. Rising [CO₂] changes competition relationships between native woody and alien herbaceous Cerrado species. **Functional Plant Biology**, v. 45, n. 8, p. 854-864, 2018. doi: 10.1071/FP17333
- MELOCHE, C. G.; DIGGLE, P. K. Preformation, architectural complexity, and developmental flexibility in *Acomastylis rossii* (Rosaceae). **American Journal of Botany**, v. 88, n. 6, p. 980-991, 2001. doi: 10.2307/2657079
- MENDOZA, I. et al. Continental-scale patterns and climatic drivers of fruiting phenology: A quantitative Neotropical review. **Global and Planetary Change**, v. 148, p. 227-241, 2017. doi: 10.1016/j.gloplacha.2016.12.001
- MEINZER, F. C. Functional convergence in plant responses to the environment. **Oecologia**, v. 134, n. 1, p. 1-11, 2003. doi:10.1007/s00442-002-1088-0
- MORELLATO, L. P. C. et al. Linking plant phenology to conservation biology. **Biological Conservation**, v. 195, p. 60-72, 2016. doi: 10.1016/j.biocon.2015.12.033

- OLIVEIRA, F. F.; BATALHA, M. A. Lognormal abundance distribution of woody species in a cerrado fragment (São Carlos, southeastern Brazil). **Brazilian Journal of Botany**, v. 28, n. 1, p. 39-45, 2005. doi: 10.1590/S0100-84042005000100004
- OLIVEIRA, R. S. et al. Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. **Functional Ecology**, v. 19, n. 4, p. 574-581, 2005. doi: 10.1111/j.1365-2435.2005.01003.x
- ORIGINLAB CORPORATION. Disponível em: <http://www.OriginLab.com/>[Acesso em 21 Agosto de 2017].
- OSADA, N. Crown development in a pioneer tree, *Rhus trichocarpa*, in relation to the structure and growth of individual branches. **New phytologist**, v. 172, n. 4, p. 667-678, 2006. doi:10.1111/j.1469-8137.2006.01857.x
- OSADA, N. Height-dependent changes in shoot structure and tree allometry in relation to maximum height in four deciduous tree species. **Functional Ecology**, v. 25, n. 4, p. 777-786, 2011. doi: 10.1111/j.1365-2435.2011.01833.x
- PALACIO, S.; MONTSERRAT-MARTÍ, G. Bud morphology and shoot growth dynamics in two species of Mediterranean sub-shrubs co-existing in gypsum outcrops. **Annals of Botany**, v. 95, n. 6, p. 949-958, 2005. doi: 10.1093/aob/mci110
- PAULA, N. F. Capacidade fotossintética, deciduidade e teor de nitrogênio e fósforo em espécies lenhosas do cerrado. **Tese de doutorado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos**, 2002.
- PIRANI, F. R.; SANCHEZ, M.; PEDRONI, F. Fenologia de uma comunidade arbórea em cerrado sentido restrito, Barra do Garças, MT, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 23, n. 4, p. 1096-1109, 2009. doi: 10.1590/S0102-33062009000400019
- PUNTIERI, J. et al. Annual-shoot growth and branching patterns in *Nothofagus dombeyi* (Fagaceae). **Canadian Journal of Botany**, v. 76, n. 4, p. 673-685, 1998. doi: 10.1139/b98-041

- PRADO, C. H. B. A. et al. Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 16, n. 1, p. 7-16, 2004. doi: 10.1590/S1677-04202004000100002
- PRADO, C. H. B. A.; DE MELO TROVÃO, D. M.; SOUZA, J. P. A network model for determining decomposition, topology, and properties of the woody crown. **Journal of Theoretical Biology**, p. 110318, 2020. doi: 10.1016/j.jtbi.2020.110318
- R CORE TEAM. A language and environment for statistical computing. Disponível em: <http://www.R-project.org/>[Acesso em 01 Janeiro de2017].
- REICH, P. B.; BORCHERT, R. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. **The Journal of Ecology**, p. 61-74, 1984. doi: 10.2307/2260006
- REICH, P. B. Phenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences. **Canadian Journal of Botany**, v. 73, n. 2, p. 164-174, 1995. doi: 10.1139/b95-020
- REICH, P. B.; WALTERS, M. B.; ELLSWORTH, D. S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 94, n. 25, p. 13730-13734, 1997. doi:10.1073/pnas.94.25.13730
- REICH, P. B. et al. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. **Ecology**, v. 80, n. 6, p. 1955-1969, 1999. doi:10.1890/0012-9658
- REICH, P. B. et al. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, n. S3, p. S143-S164, 2003.
- REICH, P. B. et al. Leaf demography and phenology in Amazonian rain forest: a census of 40 000 leaves of 23 tree species. **Ecological monographs**, v. 74, n. 1, p. 3-23, 2004. doi: 10.1890/02-4047
- RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: SANO S.M., ALMEIDA S.P. (Ed.). **Cerrado: Ecologia e Flora**. Planaltina: EMBRAPA Cerrados, 1998. p.19-45.

- RIVERA, G. et al. Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. **Trees**, v. 16, n. 7, p. 445-456, 2002. doi: 10.1007/s00468-002-0185-3
- ROSSATTO, D. R.; FRANCO, A. C. Expansão e mortalidade de ramos em espécies arbóreas do cerrado sensu stricto. *Revista Brasileira de Botânica*, 31, 717-721, 2008. doi: 10.1590/S0100-84042008000400016
- ROSSATTO, D. R. Branch elongation and diameter growth were temporally dissociated in "cerrado" tree species. **Hoehnea**, v. 36, n. 3, p. 437-444, 2009a. doi: 10.1590/S2236-89062009000300005
- ROSSATTO, D.R. et al. Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest–savanna boundary. **Functional Ecology**, v. 23, n. 4, p. 689-698, 2009b. doi: 10.1111/j.1365-2435.2009.01568.x
- SANTOS, K. M. et al. Relationships between crown architecture and available irradiance in two cerrado species with different leaf phenologies. **Brazilian Journal of Botany**, v. 35, n. 4, p. 339-345, 2012.
- SARMIENTO, G.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. Adaptive strategies of woody species in neotropical savannas. **Biological Reviews**, v. 60, n. 3, p. 315-355, 1985. doi: 10.1111/j.1469-185X.1985.tb00420.x
- SCHOLZ, F. G. et al. Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees. **Tree Physiology**, v. 22, n. 9, p. 603-612, 2002. doi: 10.1093/treephys/22.9.603
- SCHOLZ, F. G. et al. Biophysical and life-history determinants of hydraulic lift in Neotropical savanna trees. **Functional Ecology**, v. 22, n. 5, p. 773-786, 2008. doi: 10.1111/j.1365-2435.2008.01452.x
- SEINO, T. Differences in architecture and shoot growth during stagnant and extension growth phases of *Acanthopanax sciadophylloides* (Araliaceae). **Annals of botany**, v. 87, n. 3, p. 347-354, 2001. doi: 10.1006/anbo.2000.1345

- SILVA, R. R. R. da et al. **Estruturas de copa e raiz de espécies arbóreas do Cerrado nos primeiros anos de crescimento**. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de São Carlos, 2016
- SILVÉRIO, D. V.; LENZA, E. Fenologia de espécies lenhosas em um cerrado típico no Parque Municipal do Bacaba, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 10, n. 3, p. 205-216, 2010. doi: 10.1590/S1676-06032010000300024
- SOUZA, J. P. et al. Influence of shoot inclination on irradiance and morphophysiological leaf traits along shoots in cerrado trees with distinct leaf deciduousness. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 21, n. 4, p. 281-289, 2009a. doi: 10.1590/S1677-04202009000400004
- SOUZA, J. P. et al. Shoot-foliage relationships in deciduous, semideciduous, and evergreen cerrado tree species. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 21, n. 1, p. 76-86, 2009b. doi: 10.1590/S1677-04202009000100009
- SOUZA, J. P. et al. Network analysis of tree crowns distinguishes functional groups of Cerrado species. **Plant ecology**, v. 212, n. 1, p. 11-19, 2011. doi: 10.1007/s11258-010-9797-7
- SOUZA, J. P. et al. Responses of woody Cerrado species to rising atmospheric CO₂ concentration and water stress: gains and losses. **Functional Plant Biology**, v. 43, n. 12, p. 1183-1193, 2016. doi: 10.1071/FP16138
- SOUZA, J. P.; ALBINO, A. L. S.; PRADO, C. H. B. A. Evidence of the effects of fire on branching and leaf development in cerrado trees. **Acta Botanica Brasilica**, v. 31, n. 4, p. 677-685, 2017. doi: 10.1590/0102-33062017abb0123
- SOUZA, J. P. et al. Elevated atmospheric CO₂ concentration improves water use efficiency and growth of a widespread Cerrado tree species even under soil water deficit. **Acta Botanica Brasilica**, v. 33, n 3, p. 425-436, 2019. doi: 10.1590/0102-33062018abb0272
- SUZUKI, A. Influence of shoot architectural position on shoot growth and branching patterns in *Cleyera japonica*. **Tree physiology**, v. 22, n. 12, p. 885-889, 2002. doi: 10.1093/treephys/22.12.885

- UMEKI, K. et al. Influence of foliar phenology and shoot inclination on annual photosynthetic gain in individual beech saplings: A functional–structural modeling approach. **Forest ecology and management**, v. 259, n. 11, p. 2141-2150, 2010. doi: 10.1016/j.foreco.2009.12.011
- WILLIAMS, R. J. et al. Leaf phenology of woody species in a north Australian tropical savanna. **Ecology**, v. 78, n. 8, p. 2542-2558, 1997. doi: 10.1890/0012-9658
- WRIGHT, S. J. Phenological responses to seasonality in tropical forest plants. In: MULKEY S.S., CHAZDON R.L., SMITH A.P. (Eds.). **Tropical forest plant ecophysiology**. Springer, Boston, MA, p. 440-460, 1996. doi: 10.1007/978-1-4613-1163-8_15
- WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821, 2004. doi: 10.1038/nature02403

5. CAPÍTULO 3

Espécies arbóreas do Cerrado que crescem sob elevada concentração de CO₂ confirmam a correspondência entre hábito foliar e grupos funcionais desde o estágio inicial do desenvolvimento

RESUMO

As respostas das espécies frente ao aumento da concentração de CO₂ ([CO₂]) atmosférico previsto nas mudanças climáticas globais poderão ser distintas entre os grupos fenológicos das arbóreas do Cerrado. Investigamos a influência da elevada [CO₂] no crescimento vegetativo e padrão de alocação de biomassa nas raízes, caules e folhas de cinco espécies arbóreas ocorrentes no Cerrado. Realizamos o experimento em câmaras de topo aberto com cinco espécies sob concentração de CO₂ atmosférico ambiente (aCO₂) e elevado (eCO₂) de 430 ± 7,2 e 700 ± 5,1 ppm, respectivamente. As medidas ocorreram quando as plântulas apresentavam 294, 379 e 466 dias de idade e 104, 189 e 276 dias após o experimento (DAE). As espécies decíduas *Anadenanthera peregrina* var *falcata* (Benth.) e *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth & Hook. f.ex. Moore apresentaram alguns valores médios mais altos ($p < 0,05$) de massa seca de folhas e caules, área foliar total e taxa de crescimento relativo sob eCO₂. Entretanto, algumas espécies decíduas, semidecíduas e a sempre verde apresentaram maior ($p < 0,05$) tempo de expansão foliar sob aCO₂. O mesmo ocorreu com *Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex Hayne sobre o diâmetro do caule. As diferenças nos padrões de alocação de biomassa e taxas de crescimento entre os grupos fenológicos somente poderiam ser capturadas através de uma análise multivariada, considerando a variação de cada parâmetro e sua força correspondente. As decíduas diferem entre si e das espécies semidecíduas principalmente porque apresentam um padrão de alocação de biomassa ou taxas de crescimento com variações nos compartimentos acima e abaixo da terra. As espécies semidecíduas e a sempre verde apresentaram diferentes padrões de alocação de biomassa e taxas de crescimento evidenciadas pelas variações associadas aos compartimentos aéreos das plantas. As variações das diferentes taxas de crescimento e alocação de biomassa nos órgãos autotróficos e heterotróficos sobre os regimes atmosféricos de CO₂ indicaram os grupos fenológicos foliares de arbóreas do Cerrado como grupos funcionais desde o estágio inicial de desenvolvimento.

Palavras-chave: mudanças climáticas, índice de área foliar, deciduidade foliar, morfometria vegetativa, taxa de crescimento relativo.

INTRODUÇÃO

As modificações na composição química da atmosfera resultantes de atividades antrópicas resultaram em mudanças climáticas globais (IPCC, 2019). O aquecimento atmosférico promoverá mudanças na distribuição e abundância de espécies (SIQUEIRA e PETERSON, 2003) e mudanças regionais nos padrões de produtividade. Sob disponibilidade favorável de água e nutrientes no solo, o aumento da [CO₂] promove o crescimento de espécies arbóreas no Cerrado (SOUZA et al., 2016). Espécies arbóreas de savana sob alta [CO₂] apresentaram aumento no crescimento, maior concentração de carboidratos não estruturais nas raízes e capacidade de rebrota (HOFFMAN et al., 2000; KGOPE et al., 2010; MANEA e LEISHMAN, 2019) do que plantas que crescem em [CO₂] ambiente.

A capacidade de rebrota é uma característica funcional essencial que determina as respostas das plantas e a dinâmica da vegetação após distúrbios como o fogo, que moldam a maioria das savanas (CLARKE et al., 2016). Após o fogo as plantas podem substituir os tecidos e órgãos por meio de meristemas protegidos e usar reservas de subterrâneas como carboidratos não estruturais e nitrogênio (CLARKE et al., 2013). É provável que o aumento da [CO₂] na atmosfera altere os padrões de alocação de recursos nas plantas alterando a capacidade de rebrota (CLARKE et al., 2016).

Manea e Leishman (2019), analisaram o efeito do aumento da [CO₂] na capacidade de rebrota em 16 espécies lenhosas e/ou gramíneas de regiões temperadas. Tanto as espécies arbóreas quanto as gramíneas que estavam sob elevada [CO₂] apresentaram aumento na produção de biomassa. Por outro lado, somente as espécies arbóreas apresentaram maior acúmulo de carboidratos não estruturais em raízes sob elevada [CO₂] e aumento de biomassa radicular (MANEA e LEISHMAN, 2019). Entretanto, gramíneas C4 de regiões temperadas (ex. *Chloris ventricosa* R.Br e *Themeda australis* (R.Br.) não apresentaram aumento da capacidade de rebrota sob elevada [CO₂] após o fogo (TOOTH e LEISHMAN, 2013).

Souza et al. (2016) encontraram maior alocação de biomassa, crescimento, razão de área foliar e fotossíntese líquida nas arbóreas com ocorrência em Cerrado *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne, *Solanum lycocarpum* A. St.-Hil. e *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore, crescendo sob elevada [CO₂]. Espécies arbóreas de *Acacia* sob elevada [CO₂] aumentaram em 10% a taxa de crescimento relativo e fotossíntese (ATKIN et al., 1999). Ademais, plantas C3 mostram aumentos na produção foliar, comprimento e diâmetro do caule (AINSWORTH e LONG, 2005; MELO et al., 2018), tempo de vida foliar e taxa de expansão

foliar (SOUZA et al., 2016) sob elevada [CO₂]. A maior alocação de carbono na biomassa da folhagem em plantas sob elevada [CO₂] resulta geralmente em uma diminuição da área foliar específica e diluição da concentração de nitrogênio na folha (ZAVALA et al., 2013; MENDES DE SÁ, 2014).

No Cerrado as consequências sob incremento da [CO₂], aumento da temperatura e estresse hídrico, são ainda mais intensas devido cerca de metade da área original da cobertura vegetal ter sido transformada por ações antrópicas (MYERS et al., 2000; KLINK e MACHADO, 2005; FRANCO et al., 2014; HUGHES, 2017; LAPOLA et al., 2014). As transformações decorrentes das mudanças climáticas globais no Cerrado podem modificar a competição inter e intraespecífica por recursos escassos e acarretar modificações alterando a composição e a estrutura da vegetação (MELO et al., 2018). Alguns cenários de mudanças climáticas predizem diminuições na distribuição de espécies lenhosas do Cerrado em mais de 50% devido ao aumento da temperatura, diminuição da precipitação e modificações no uso da terra (SIQUEIRA e PETERSON, 2003; SIMON et al., 2013). Entender a resposta da vegetação do Cerrado frente às mudanças climáticas implica em investigar o efeito da elevada [CO₂] no crescimento e desenvolvimento das plantas arbóreas. Essas respostas podem ser significativamente diferentes em cada espécie, mas podem ser detectados padrões de respostas em cada grupo funcional de arbóreas do Cerrado evidenciado por meio da permanência da folhagem (SOUZA et al., 2009a, b, 2011; BORGES e PRADO, 2014, 2018).

Investigamos a influência da elevada [CO₂] no crescimento vegetativo e padrão de alocação de biomassa nas raízes, caules e folhas de cinco espécies arbóreas do Cerrado de diferentes grupos fenológicos foliares. Nossa hipótese foi de que as plantas jovens arbóreas sob elevada [CO₂] poderiam apresentar maior crescimento vegetativo, alocação de biomassa para folhas, caule e raízes do que as plantas jovens sob [CO₂] ambiente. O aumento de alocação de biomassa poderá aumentar o potencial de rebrota nas espécies arbóreas do Cerrado, o que seria um benefício principalmente após eventos de fogo (SOUZA et al. 2017; MANEA e LEISHMAN, 2019). Essas alterações beneficiariam o estabelecimento das espécies arbóreas frente às novas condições climáticas. Como a estratégia de aquisição, uso e o estoque de recursos é significativamente diferente nos grupos funcionais, as respostas à elevada [CO₂] devem ser significativamente distintas em cada um desses grupos. Como as semidecíduas apresentam maior flexibilidade na partição de biomassa na copa (BORGES e PRADO, 2018) essas espécies poderiam alterar de maneira mais geral os investimentos em folha, caule e raiz, e a alocação de biomassa nesses compartimentos ao longo do tempo. Alterações maiores na

porção subterrânea seria esperado para nas decíduas, pois essas espécies necessitam de um maior estoque de recursos para sustentar a produção sincrônica de folhas e ramos (DAMASCOS et al. 2005; DAMASCOS 2008; SOUZA et al., 2009a, b). Nas sempre verdes seria esperado a menor alteração, pois essas espécies apresentam o padrão de consumo do recurso corrente imediato (DAMASCOS et al. 2005; DAMASCOS 2008; SOUZA et al., 2009a, b).

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo e câmaras de topo aberto

Realizamos o experimento na Universidade Federal de Viçosa, *campus* Florestal, Minas Gerais, Brasil (19°52'29'' S e 44°25'12'' O) em câmaras de topo aberto (CTA, Figura 1). As câmaras de topo aberto utilizadas são compostas por módulos retangulares com portas laterais que facilitam a coleta dos dados (SOUZA et al., 2016). A entrada de ar nas câmaras foi controlada por meio de um sistema de injeção de ar composto de um ventilador centrífugo, com hélice de 20 cm de diâmetro e tubos de PVC perfurados com diâmetro de 50 mm. O fluxo de ar proveniente do ventilador era direcionado para dentro das câmaras por meio de tubos de PVC. Para o enriquecimento da atmosfera das câmaras com CO₂ durante o experimento foram utilizados cilindros de armazenagem de CO₂ com capacidade de 25 kg cada. O fluxo primário de CO₂ para as câmaras foi regulado por um manômetro de pressão (White Martins – R201C). O fluxo foi regulado e direcionado para as câmaras por meio de mangueiras de alta pressão (500 psi). A exposição das plantas ao CO₂ foi feita durante o período diurno (06:00 às 18:00). A concentração de CO₂ no interior das câmaras foi monitorada diariamente com auxílio de um medidor de CO₂ (modelo Testo 535). Para evitar o excesso de umidade dentro das câmaras os ventiladores foram programados por temporizadores para ligarem no período diurno. O clima de Florestal é classificado como subtropical, com um inverno seco e verão úmido (IBGE, 2015). A área do município se estende por 191,42 km² sendo o domínio vegetacional de transição entre Mata Atlântica e Cerrado (IBGE, 2015).



Figura 1. Câmaras de topo aberto com a campânula que foram utilizadas no experimento. Foto: Nayara Magry Jesus Melo.

Material vegetal e condições do solo

As cinco espécies nativas estudadas foram agrupadas na fenologia foliar correspondente (SOUZA et al., 2009a, b, 2011; BORGES e PRADO, 2014): decíduas (DE) *Anadenanthera peregrina* var. *falcata* (Benth.) Altschul e *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth & Hook. f. ex. Moore, semidecíduas (SD) *Stryphnodendron adstringens* Mart., *Stryphnodendron polyphyllum* Mart. e sempre verde (SV) *Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex Hayne.

O solo utilizado para o crescimento das espécies foi coletado em área de Cerrado *stricto sensu* apresentando as características químicas típicas dessa fisionomia listada a seguir: pH em H₂O=6,1; H+Al=3,54 cmol.carga/dm³; Al³⁺=1,83 cmol.carga/dm³; Ca²⁺=0,33 cmol.carga/dm³; Mg²⁺=0,07 cmol.carga/dm³; P=0,8 mg/dm³; K=8 mg/dm³; Soma de bases=0,42 cmol.carga/dm³; Capacidade de troca catiônica=3,96 cmol.carga/dm³; capacidade efetiva de troca catiônica=2,25 cmol.carga/dm³; índice de saturação de Alumínio=81,20% e índice de saturação de bases =10,68%. A análise de solos foi realizada no Laboratório de Química Agropecuária do Instituto Mineiro de Agropecuária (IMA).

Tratamento pré-germinativo e desenho experimental

Sementes de *A. peregrina*, *T. aurea*, *H. stigonocarpa*, *S. adstringens* e *S. polyphyllum* passaram por um protocolo de assepsia, com hipoclorito de sódio 2%, durante cinco minutos (MIRANDA et al., 2012; CABRAL et al., 2003; BOTELHO et al., 2000; DE LEMOS FILHO et al., 1997) e em seguida foi usado o método de escarificação mecânica para quebrar a dormência física das sementes de *H. stigonocarpa*, *S. adstringens* e *S. polyphyllum*. As

sementes de todas as espécies foram colocadas para germinar em papel-filtro, em incubadora tipo B.O.D (Solab, modelo SL.225). As sementes de *H. stigonocarpa*, *S. adstringens* e *T. aurea* permaneceram em temperaturas alternadas de 25-30 °C (noite e dia, respectivamente) e fotoperíodo de 12 horas (BOTELHO et al., 2000; CABRAL et al., 2003) e as sementes de *S. polyphyllum* e *A. peregrina* em temperaturas de 30 °C e 24 horas de luz constante (DE LEMOS FILHO et al., 1997; MIRANDA et al., 2012). Após a germinação as plântulas foram plantadas nos vasos plásticos com capacidade de 8,0 L de solo. O tratamento com enriquecimento com CO₂ começou quando as plântulas apresentavam 190 dias de idade contada após a emissão da radícula.

As plantas jovens foram divididas em dois tratamentos com diferentes [CO₂] dentro das CTAs: 25 plantas de cada espécie crescendo em elevada (eCO₂) (~700 ± 5,10 ppm) e 25 plantas de cada espécie crescendo em ambiente (aCO₂) (~430 ± 7,15 ppm, sem enriquecimento com CO₂). As plantas foram irrigadas diariamente.

Área foliar, massa seca de folha, caule e raiz

As medidas foram realizadas em quatro indivíduos em cada tratamento (n=4 indivíduos por espécie) para área foliar total (AF, cm²), comprimento da raiz (CRA, cm), massa seca do caule (MSC, g), massa seca foliar (MSF, g), massa seca da raiz (MSR, g) e massa seca total (MST, g). Essas medições foram realizadas quando as plantas jovens apresentavam 294, 379 e 466 dias de idade e estavam crescendo em elevada [CO₂] a 104, 189 e 276 dias.

A área foliar foi calculada com o auxílio do software Image-Pro 5.0 (Media Cybernetics) e o comprimento da raiz foi determinado com uma régua de plástico milimetrada de 30 cm. Folhas, caules e raízes foram secas em estufa (Tecnal TE-394/3, Piracicaba, São Paulo, BR) a 60°C até massa constante (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013) determinada por meio de uma balança analítica (Shimadzu–Série BL– 20H, Tokyo, Japão). A massa seca total foi obtida pela somatória das massas secas de raiz, caule e folhas em um mesmo indivíduo.

Índices de crescimento e morfometria vegetativa

Foram calculados os seguintes índices de crescimento: taxa de crescimento relativo (TCR, g g⁻¹ dias⁻¹), índice de área foliar (IAF, cm² dias⁻¹), razão de área foliar (RAF, área foliar total/massa seca total, cm² g⁻¹), área foliar específica (AFE, área foliar total/massa seca foliar total, cm² g⁻¹) e razão raiz parte aérea (RRPA, massa seca de raiz/massa seca da parte aérea, g g⁻¹, HUNT, 1990) em 4 indivíduos de cada espécie em cada tratamento.

O número de folhas (F), comprimento (CC, cm) e o diâmetro do caule (DC, cm) foram acompanhados semanalmente por todo o período do experimento (283 dias) após o início do experimento (dias após o experimento, DAE) em 25 indivíduos de cada espécie em cada tratamento. Para determinar o desenvolvimento foliar nas plantas estudadas, cinco folhas em cinco indivíduos (n=25 folhas por tratamento) foram marcadas antes de suas aberturas para a determinação do tempo de expansão foliar (TEF, dias) e velocidade de expansão foliar (VEF, cm dias⁻¹). O comprimento e a largura de cada folha (ou folíolo) marcada foram anotados semanalmente e quando estes apresentavam crescimento estabilizado foi determinado o período do TEF. O VEF foi estimado dividindo a área foliar estabilizada pelo período final do TEF (VEF=AF/TEF).

Análises dos dados

O programa R, versão 3.0.0 (R CORE TEAM, 2019) foi o utilizado para o cálculo da média e do desvio padrão da área foliar total (AFT), comprimento da raiz (CRA), massa seca foliar (MSF), massa seca do caule (MSC), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), taxa de crescimento relativo (TCR), índice de área foliar (IAF), razão de área foliar (RAF), área foliar específica (AFE), razão raiz parte aérea (RRPA), número de folhas (F), comprimento do caule (CC), diâmetro do caule (DC), tempo de expansão foliar (TEF) e velocidade de expansão foliar (VEF). Uma ANOVA fatorial e o teste de Tukey *a posteriori* foram aplicados para investigar diferenças significativas ($p < 0,05$) entre as [CO₂], e interações entre CO₂, e DAE (dias após o início do experimento) em cada espécie separadamente.

Para conhecer a distribuição das características do crescimento vegetativo e a alocação de biomassa em relação às espécies, utilizamos uma análise de componentes principais (PCA), pelo software Past 2.17 (HAMMER et al., 2001). A PCA gera um diagrama de dispersão em um espaço bidimensional para analisar a dispersão de cada grupo fenológico foliar determinado pela variação de cada variável capturada do crescimento em ambos os tratamentos.

RESULTADOS

Área foliar, comprimento de raiz, massa seca de folha, caule e raiz

Todas as espécies SD, a DE *T. aurea* e a SV *H. stigonocarpa* independente da [CO₂] apresentaram aumento significativo ($p < 0,05$) área foliar total (AFT), massa seca foliar (MSF), massa seca do caule (MSC), massa seca da raiz (MSR) e massa seca total (MST) aos 189 DAE

(exceto MSR e MST na SV *H. stigonocarpa* e na DE *A. peregrina*, Figura 2). Aos 189 DAE, a DE *T. aurea*, independente da [CO₂] apresentaram maior ($p<0,05$) comprimento de raiz (CRA, Figura 3). Somente os indivíduos da DE *A. peregrina* sob eCO₂ apresentaram maior ($p<0,05$) MSF e MSC (Figura 2) e AFT aos 189 DAE (Figura 3).

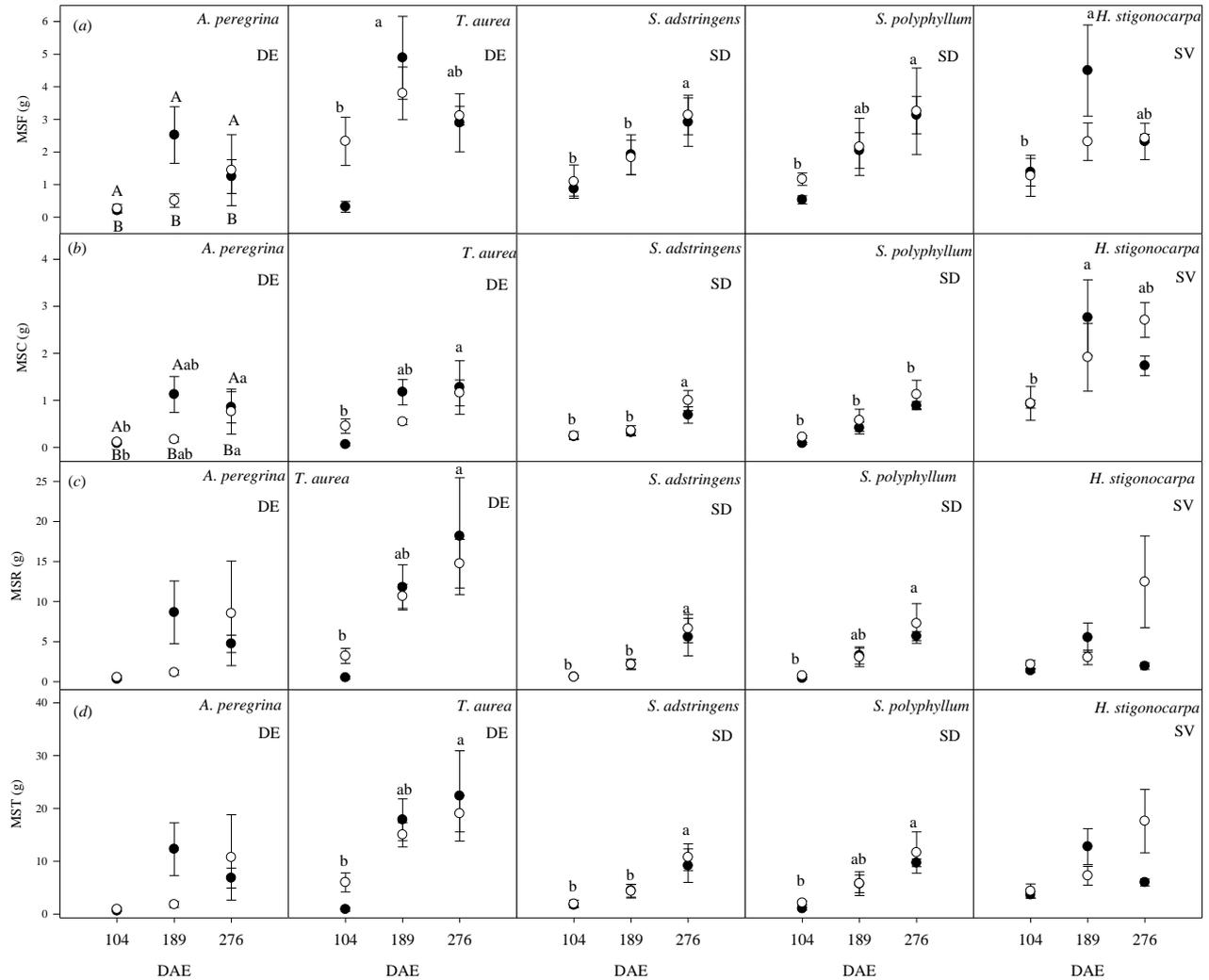


Figura 2. Alocação de biomassa em cinco espécies arbóreas de Cerrado que crescem sob concentração ambiente (~430 ppm, ○) e em elevada (~700 ppm, ●) de CO₂ [CO₂] nas câmaras de topo aberto. (a) MSR = massa seca de folhas, (b) MSC = massa seca do caule, (c) MSR = massa seca de raiz, (d) MST = massa seca total. Símbolos representam a média (n=4) das plantas e as barras indicam ± o erro padrão. Letras maiúsculas diferentes indicam diferenças significativas ($p < 0,05$, Tukey) entre os tratamentos e letras minúsculas diferentes entre os dias após o experimento (DAE). DE = Decíduas, SD = semidecíduas e SV = sempre verde.

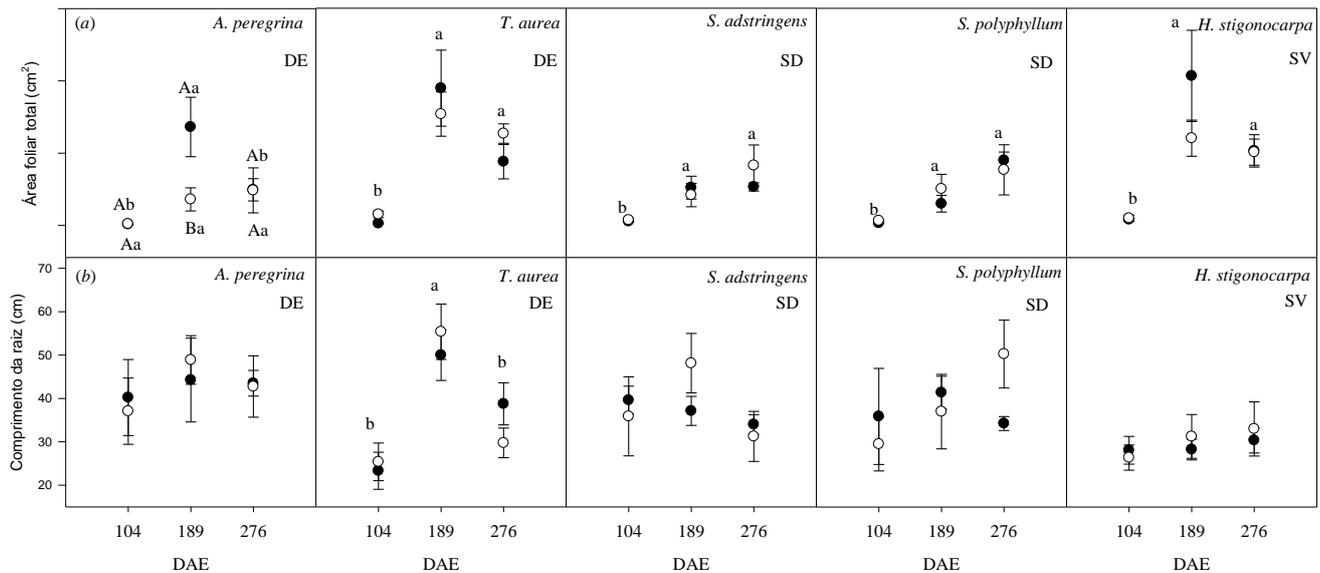


Figura 3. Características morfológicas em cinco espécies arbóreas de Cerrado que crescem sob concentração ambiente (~430 ppm, ○) e em elevada (~700 ppm, ●) de CO₂ [CO₂] nas câmaras de topo aberto. (a) área foliar total, (b) comprimento da raiz. Os símbolos indicam a média (n = 4) e as barras ± erro padrão. Letras maiúsculas diferentes indicam diferenças significativas ($p < 0,05$, Tukey) entre os tratamentos e letras minúsculas diferentes entre os dias após o experimento (DAE). DE = Decíduas, SD = semidecíduas e SV = sempre verde.

Índices de crescimento

Todas as espécies DE, SD e SV independente da [CO₂], apresentaram aumento significativo ($p < 0,05$) na razão de área foliar (RAF), área foliar específica (AFE) e índice de área foliar (IAF), exceto a DE *A. peregrina* sob eCO₂ (Figura 4). Esta espécie apresentou maior IAF ($p < 0,05$) aos 104 e 189 DAE em comparação aos indivíduos sob aCO₂ (Figura 4). Aos 104 DAE, apenas os indivíduos da DE *T. aurea* sob eCO₂ apresentou uma taxa de crescimento relativo (TCR) maior ($p < 0,05$) do que indivíduos sob aCO₂ (Figura 4). Os indivíduos da SD *S. adstringens*, independente da [CO₂], apresentaram um aumento significativo ($p < 0,05$) na razão raiz parte aérea (RRPA): a partir dos 189 DAE (Figura 4). No entanto, a SV *H. stigonocarpa* apresentou RRPA maior ($p < 0,05$) nos indivíduos sob aCO₂ (Figura 4) do que nos indivíduos sob eCO₂.

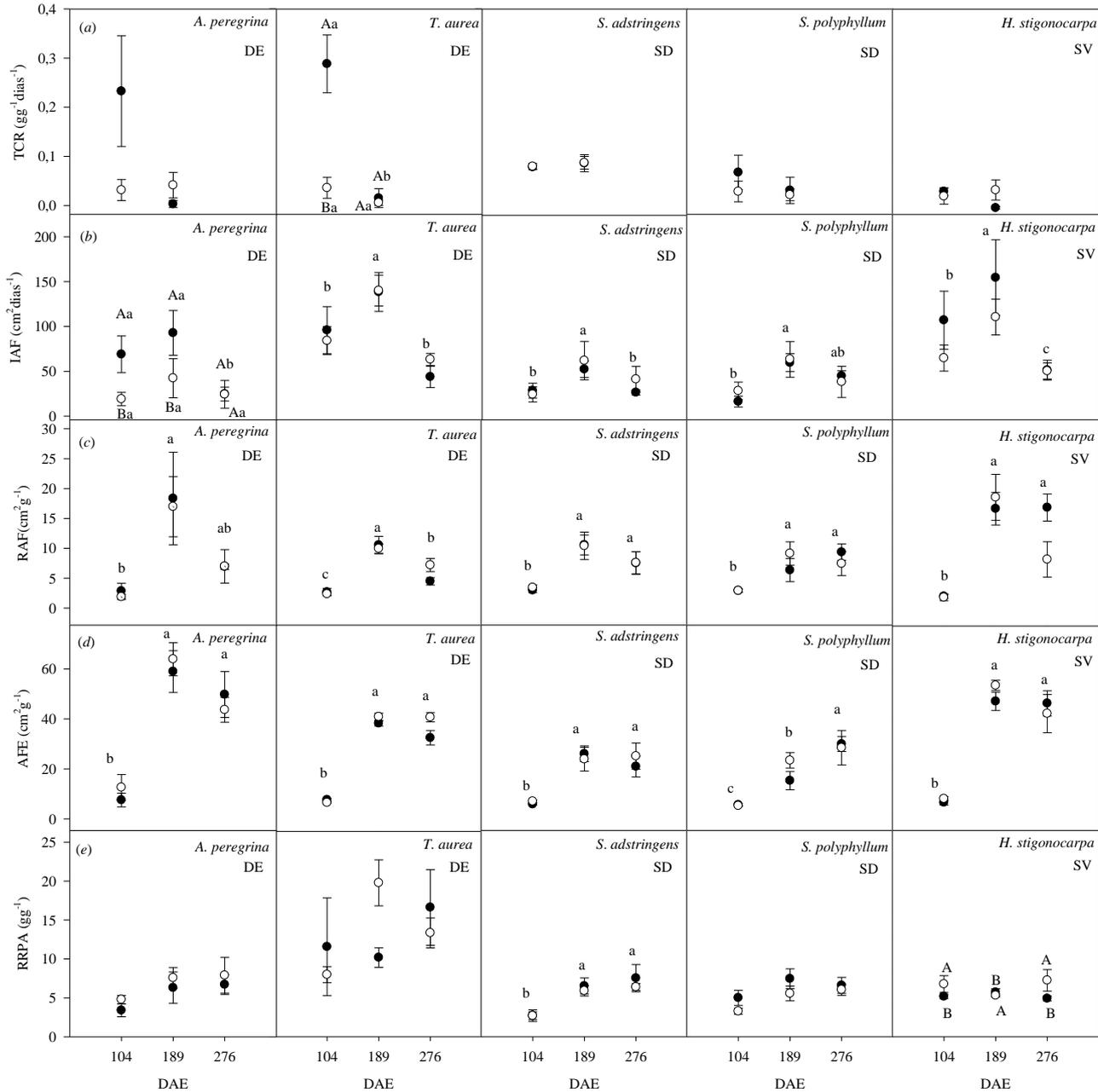


Figura 4. Índices de crescimento em cinco espécies arbóreas de Cerrado que crescem sob concentração ambiente (~430 ppm, ○) e em elevada (~700 ppm, ●) de CO₂ [CO₂] nas câmaras de topo aberto. (a) TCR = taxa de crescimento relativo, (b) IAF = índice de área foliar, (c) RAF = razão de área foliar, (d) AFE = área foliar específica, (e) RRPA = razão raiz parte aérea. Os símbolos indicam a média (n = 4) e as barras ± erro padrão. Letras maiúsculas diferentes indicam diferenças significativas ($p < 0,05$, Tukey) entre os tratamentos e letras minúsculas diferentes entre os dias após o experimento (DAE). DE = Decíduas, SD = semidecíduas e SV = sempre verde.

Morfometria vegetativa

Independentemente da [CO₂], as DE *A. peregrina*, *T. aurea* e a SV *H. stigonocarpa* apresentaram um aumento significativo ($p < 0,05$) no número de folhas (F) dos 10 aos 222 DAE (Figura 5) e as SD *S. adstringens*, *S. polyphyllum* dos 10 aos 133 DAE (Figura 5). As DE *A. peregrina* e *T. aurea*, a SD *S. adstringens* e a SV *H. stigonocarpa* apresentaram um aumento significativo ($p < 0,05$) no comprimento do caule (CC) ao longo do experimento (Figura 5), independente da [CO₂]. Apenas os indivíduos da SD *S. polyphyllum* sob aCO₂ apresentaram maior ($p < 0,05$) CC durante todo o período do experimento (Figura 5) em comparação com indivíduos sob eCO₂. A DE *T. aurea* e as SD *S. adstringens* e *S. polyphyllum* independente da [CO₂] mostrou um aumento significativo ($p < 0,05$) no diâmetro do caule (DC) ao longo do experimento (Figura 5). No entanto, indivíduos da DE *A. peregrina* sob eCO₂ apresentaram maior ($p < 0,05$) DC a partir dos 192 DAE (Figura 5) do que indivíduos sob aCO₂. Figura 5) do que indivíduos sob eCO₂. Indivíduos da SV *H. stigonocarpa* sob aCO₂ apresentaram maior ($p < 0,05$) DC ao longo do experimento (Figura 5) do que indivíduos sob eCO₂.

Os indivíduos da DE *T. aurea*, SD *S. adstringens* e SV *H. stigonocarpa* sob eCO₂ apresentaram menor tempo de expansão foliar (TEF) e maior velocidade de expansão foliar (VEF, exceto *H. stigonocarpa*) do que os indivíduos sob aCO₂ (Tabela 1). Entretanto, os indivíduos da DE *A. peregrina* sob aCO₂ apresentaram menor TEF do que os indivíduos sob eCO₂ (Tabela 1). A SD *S. polyphyllum* não apresentou diferença significativa no TEF e VEF entre os indivíduos crescendo sob aCO₂ e eCO₂ (Tabela 1).

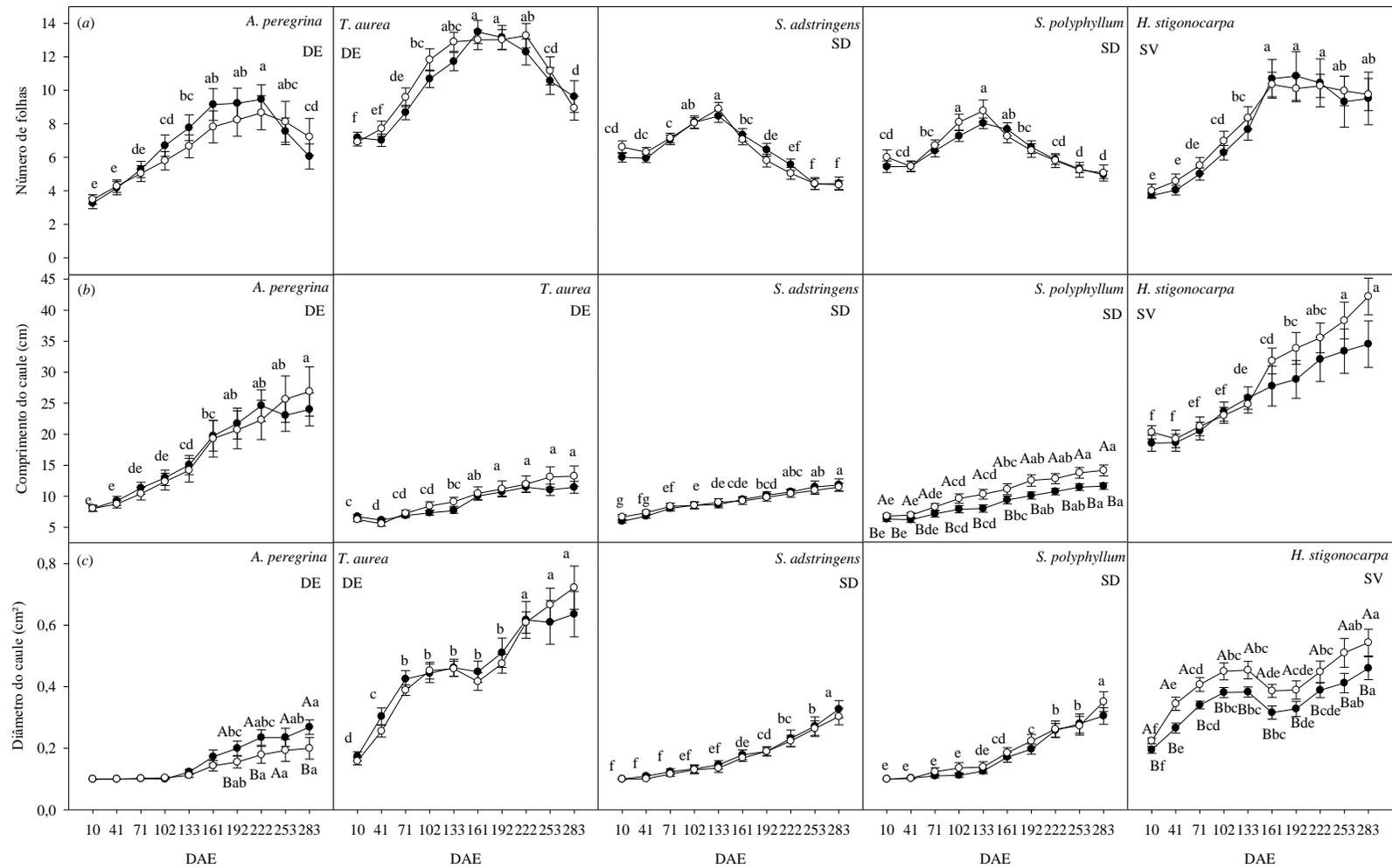


Figura 5. Características morfológicas em cinco espécies arbóreas de Cerrado que crescem sob concentração ambiente (~430 ppm, ○) e em elevada (~700 ppm, ●) de CO₂ [CO₂] nas câmaras de topo aberto. (a) número de folhas, (b) comprimento do caule, (c) diâmetro do caule. Os símbolos indicam a média (n = 4) e as barras ± erro padrão. Letras maiúsculas diferentes indicam diferenças significativas ($p < 0,05$, Tukey) entre os tratamentos e letras minúsculas diferentes entre os dias após o experimento (DAE). DE = decíduas, SD = semidecíduas e SV = sempre verde.

Tabela 1. Valores médios \pm desvio padrão de tempo de expansão foliar (TEF) e velocidade de expansão foliar (VEF), em cinco espécies arbóreas de Cerrado que crescem sob concentração ambiente (\sim 430 ppm) e em elevada (\sim 700 ppm) de [CO₂] nas câmaras de topo aberto. Letras maiúsculas em negrito nas colunas indicam diferenças significativas entre os tratamentos de CO₂ em cada espécie separadamente ($p < 0,05$, Tukey). n= 5 folhas por espécie. GF = grupo fenológico.

GF	Espécies	CO ₂	TEF (dias)	VEF (cm dia ⁻¹)
Decíduas	<i>A. peregrina</i>	430 ppm	17,04 \pm 7,87 B	1,03 \pm 0,95
		700 ppm	26,25 \pm 8,68 A	0,81 \pm 0,73
	<i>T. aurea</i>	430 ppm	84,00 \pm 7,40 A	0,18 \pm 0,06 B
		700 ppm	46,11 \pm 10,85 B	0,47 \pm 0,50 A
Semidecíduas	<i>S. adstringens</i>	430 ppm	38,76 \pm 16,83 A	0,47 \pm 0,75 B
		700 ppm	20,66 \pm 9,38 B	3,71 \pm 3,99 A
	<i>S. polyphyllum</i>	430 ppm	39,50 \pm 11,81	1,11 \pm 1,19
		700 ppm	35,38 \pm 69,50	2,32 \pm 3,77
Sempre verde	<i>H. stigonocarpa</i>	430 ppm	29,76 \pm 5,37 A	0,48 \pm 0,23
		700 ppm	26,24 \pm 3,32 B	0,53 \pm 0,29

Análise de componentes principais

O diagrama de ordenação resultante da análise de componentes principais (PCA) resumiu 77% da variação total dos dados nos dois primeiros eixos (PC1 e PC2), sendo 48% e 29% da variação explicadas pelos PC1 e PC2, respectivamente (Figura 6). A SV *H. stigonocarpa* independente da [CO₂] apresentou uma relação positiva com as características: MSF, MSC, MSR, MST, AF, TCR, IAF, AFE, RRPA, RAF, F, CC, DC e TEF e se distribuem ao longo do PC1 (Figura 6). A distribuição das espécies SD *S. polyphyllum* e *S. adstringens* foram mais influenciadas pelo CRA e VEF (Figura 5). As SD e SV se mostraram mais agrupadas e separadas das DE. As DE estão dispersas entre as SD e SV. O diagrama de ordenação da PCA indicou que as espécies se separam pelas características de crescimento em relação a concentração de CO₂ (\sim 430 e \sim 700 ppm).

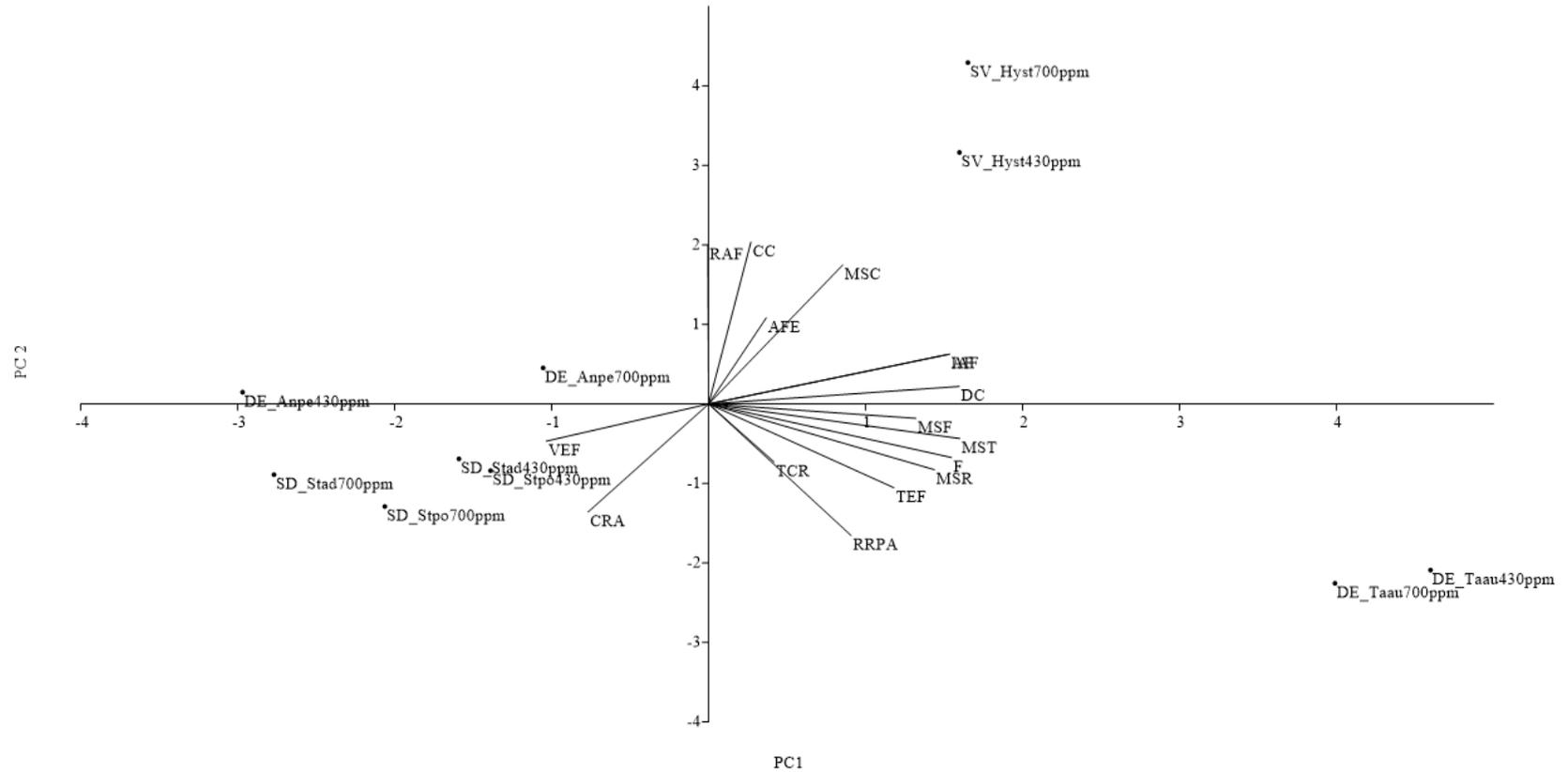


Figura 6. Análise de componentes principais mostrando a distribuição das espécies de acordo com a variação dos parâmetros capturados na concentração ambiente (430 ppm) e elevada (700 ppm) de CO₂ [CO₂] nas câmaras de topo aberto: área foliar total (AFT), comprimento da raiz (CRA), massa seca foliar (MSF), massa seca do caule (MSC), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), taxa de crescimento relativo (TCR), índice de área foliar (IAF), razão de área foliar (RAF), área foliar específica (AFE), razão raiz parte aérea (RRPA), número de folhas (F), comprimento do caule (CC), diâmetro do caule (DC), tempo de expansão foliar (TEF) e velocidade de expansão foliar (VEF). As siglas referentes às espécies apresentam as duas primeiras letras do gênero seguidas das duas primeiras letras do epíteto específico (exemplo: Anpe: *Anadenanthera peregrina*). Concentração ([CO₂]) ambiente (~430 ppm) e em elevada [CO₂] (~700 ppm). Os eixos 1 e 2 são responsáveis por 48% e 29% da variação total dos dados, respectivamente.

DISCUSSÃO

Os nossos resultados das análises químicas do solo confirmaram a pouca disponibilidade de nutrientes e acidez descrita para latossolos no Cerrado (MARIMON JÚNIOR e HARIDASAN, 2005; ARAÚJO e HARIDASAN, 2007). De acordo com Curtis e Wang (1998), Reich et al. (2014) e Terrer et al. (2018) o crescimento das plantas sob eCO₂ em solos com pouca disponibilidade de nutrientes reduz o ganho de biomassa em espécies arbóreas à metade. No entanto, mesmo com pouco tempo de exposição sob eCO₂, a DE *A. peregrina* apresentou maior alocação de biomassa para folhas e caules. Isso indica a capacidade de captar recursos para esta espécie DE, mesmo crescendo em solo pobre e com tempo relativamente curto de exposição a uma maior disponibilidade de recursos. Além disso, a alta estimulação da produção de biomassa nos estágios iniciais de desenvolvimento, mesmo em solos pobres, talvez seja mais uma característica das plantas jovens do que das plantas adultas (REICH et al., 2006).

Sob eCO₂ há aumento da taxa de crescimento, com maior produção de biomassa e aumento da área foliar total na DE *A. peregrina* em DE e SV (somente área foliar total) aos 189 DAE. Esse aumento na área foliar permite maior interceptação de irradiância para fotossíntese (TAYLOR et al., 1994; GARDNER et al., 1995; LUO et al., 1999) conferindo vantagem competitiva durante a fase inicial de crescimento sobre herbáceas em áreas nativas do Cerrado (MELO et al., 2018; SOUZA et al., 2019). Somente os indivíduos da DE *T. aurea* crescendo sob eCO₂ apresentaram maiores valores para a taxa de crescimento relativo na primeira coleta (104 DAE), com decréscimo na coleta seguinte (189 DAE). Isso aconteceu provavelmente devido ao rápido acúmulo de biomassa foliar no início da exposição à eCO₂, seguido por diminuição ao longo do tempo. De acordo com Ward e Strain (1999), existe uma expectativa que o estímulo do aumento da [CO₂] durante o crescimento inicial diminua a longo prazo, devido às mudanças na alocação de biomassa e na fenologia.

A diferenciação entre *H. stigonocarpa* (SV) sob regime atmosférico de aCO₂, investindo mais em raiz do que em eCO₂ indica que o aumento do CO₂ pode alterar as prioridades no padrão de alocação de biomassa em algumas espécies arbóreas no início da vida. De acordo com Melo et al. (2018), sob aCO₂, a competição entre plantas lenhosas e herbáceas no Cerrado é possivelmente mais forte pela água no solo. No entanto, com o aumento da [CO₂], arbóreas do Cerrado tende a investir menos em raízes, possivelmente devido à maior competição por luz, com espécies herbáceas (MELO et al., 2018). Além disso, o aumento da razão raiz-parte aérea

é provavelmente o resultado de carboidratos armazenados nas raízes que ocorrem principalmente sob estresse por nutrientes no solo (BOND e MIDGLEY, 2000).

As mudanças nas características morfológicas, como número total de folhas, comprimento e diâmetro do caule são comuns em estudos sobre o efeito da eCO₂ (PRITCHARD et al., 1999; SOUZA et al., 2016; MELO et al., 2018; SOUZA et al., 2019; MAIA et al., 2019). Essas alterações dependem do grupo funcional estudado, das condições experimentais e da estação de crescimento (AINSWORTH e LONG, 2005). Somente indivíduos de *A. peregrina* (DE) sob eCO₂ tiveram um diâmetro de caule maior nos últimos quatro meses do experimento. Esse aumento na [CO₂] atmosférico permitiu que indivíduos de *A. peregrina* (DE) acumulassem mais carbono, com um aumento na espessura do caule (MELO et al., 2018) desde o primeiro ano de enriquecimento, como observado em experimentos com FACEs experimentos de CO₂ ao ar livre, AINSWORTH e LONG, 2005). O diâmetro do caule pode melhorar o restabelecimento de espécies após eventos como incêndio e herbivoria (MAIA et al., 2019), filtros ambientais comuns no Cerrado (BUENO et al., 2018). Isso está de acordo com Souza et al. (2016), as espécies arbóreas do Cerrado alteram sua ontogenia, acelerando o crescimento acima do solo, principalmente após um ano de enriquecimento de CO₂.

A rápida expansão foliar encontrada nos indivíduos de *T. aurea* (DE), *S. adstringens* (SD) e *H. stigonocarpa* (SV) sob eCO₂ permitiu que as folhas amadurecessem rapidamente. Essa estratégia maximiza o ganho de carbono para que todo o aparato fotossintético esteja pronto e maduro em menor tempo (REICH et al., 1991; EDWARDS et al., 2014). Entretanto, o aumento nos valores de tempo de expansão foliar em *A. peregrina* (DE) sob eCO₂ poderia estar associado aos efeitos no crescimento do vegetal serem dependentes do tempo de exposição ao CO₂ (POORTER, 1993; SOUZA et al., 2016), das características da espécie (SCHÄPPI e KÖRNER, 1996) e do grupo fenológico.

Cada grupo funcional apresenta uma forma de aquisição de recursos como água e carboidratos, bem como uma forma de uso desses recursos, ou seja, como são estocados e mobilizados sazonalmente no Cerrado (BORGES, 2016). Na análise de componentes principais (PCA) as SD em seus tratamentos de CO₂ estão totalmente agrupadas e em oposição a SV (Figura 6). Essa separação indica que a SV possui uma estratégia diferente sobre as SD para adquirir e mobilizar recursos para a partição da biomassa e sustentar a taxa de crescimento, especialmente sobre os parâmetros determinados acima do solo (RAF, CC, AFE, MSC a VEF).

Por outro lado, as espécies DE estavam completamente dispersas entre SD e SV na PCA (Figura 6), indicando que as DE apresentaram grande variabilidade no particionamento de biomassa e nas taxas de crescimento do que as SD. A mobilização de recursos armazenados em estruturas vegetativas nas DE é necessária para suprir a demanda durante a estação seca e promover a produção sincrônica em forma de “pulso” antes do começo da estação chuvosa de folhas como um “pulso” antes do início da estação chuvosa (DAMASCOS et al. 2005; DAMASCOS 2008; PRADO et al., 2004; BORGES e PRADO, 2014). Como resultado, as espécies DE possuem elevada capacidade de captura e mobilização de recursos para raízes, ramos e folhas (PRADO et al., 2004; DAMASCOS et al., 2005; BORGES e PRADO, 2018) resultando em grande capacidade de modular a alocação de recursos dependendo da espécie (Figura 6). Os parâmetros associados aos compartimentos radicular e aéreo influenciaram a grande separação das duas decíduas na PCA, corroborando a grande plasticidade em função das espécies para modular a alocação de recursos nesse grupo fenológico foliar. Ainda assim, a variação da alocação de biomassa e as taxas de crescimento sobre o regime atmosférico não foram significativas nas cinco espécies estudadas. Indica que a variação da resposta em função da disponibilidade de recursos não depende das espécies, mas do hábito foliar, ou seja, do grupo funcional.

No futuro, o estabelecimento de plântulas arbóreas em pastagens será fortemente associado a resposta ao CO₂ e o subsequente efeito competitivo de espécies de gramíneas nesses sistemas (MANEIA e LEISHMAN, 2015; MELO et al., 2018). O aumento da alocação de biomassa em espécies sob eCO₂ pode favorecer a rebrota (CLARKE et al. 2013; MANEIA e LEISHMAN, 2019) e contribuir para a invasão dessas plantas em pastagens após eventos como fogo e herbivoria (BOND e MIDGLEY, 2000). Portanto, o aumento de [CO₂], associado ao aumento de temperatura (IPCC, 2019), diminuição das chuvas e aumento da incidência de fogo no Cerrado, podendo afetar os grupos fenológicos de diferentes maneiras e, eventualmente, o potencial de rebrota e o restabelecimento de áreas perturbadas.

CONCLUSÃO

As estratégias de crescimento em cada grupo fenológico foram evidenciadas pela manipulação de maior disponibilidade de recurso via [CO₂]. As diferenças nos padrões de alocação de biomassa e nas taxas de crescimento entre os grupos fenológicos só foram

capturadas por meio de uma análise multivariada, considerando, portanto, a variação de cada parâmetro e a influência correspondente em um posicionamento das cinco espécies estudadas em um espaço bidimensional. DE se diferenciaram das SD sob concentrações de CO₂ por apresentarem um padrão de alocação de biomassa ou taxas de crescimento com variação significativa principalmente nas raízes e no total de biomassa no corpo da planta. As SD e a SV apresentaram padrões de alocação de biomassa e de crescimento diferenciados, principalmente, pelos parâmetros associados à folhagem e ao caule.

REFERÊNCIAS

- AINSWORTH, E. A.; LONG, S. P. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. **New phytologist**, v. 165, n. 2, p. 351-372, 2005. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01224.x
- ARAÚJO, J. F.; HARIDASAN, M. Relação entre deciduidade e concentrações foliares de nutrientes em espécies lenhosas do cerrado. **Brazilian Journal of Botany**, v. 30, n. 3, p. 533-542, 2007. doi: 10.1590/S0100-84042007000300017
- ATKIN, O. K. et al. The response of fast-and slow-growing Acacia species to elevated atmospheric CO₂: an analysis of the underlying components of relative growth rate. **Oecologia**, v. 120, n. 4, p. 544-554, 1999. doi: 10.1007/s004420050889
- BOND, W. J.; MIDGLEY, G. F. A proposed CO₂-controlled mechanism of woody plant invasion in grasslands and savannas. **Global Change Biology**, v. 6, n. 8, p. 865-869, 2000. doi: 10.1046/j.1365-2486.2000.00365.x
- BORGES, M.P. **Caracterização dos grupos funcionais de espécies arbóreas do cerrado**. Tese de doutorado, Universidade Federal de São Carlos, São Paulo, 2016.
- BORGES, M. P.; PRADO, C. H. B.A. Relationships between leaf deciduousness and flowering traits of woody species in the Brazilian neotropical savanna. **Flora-Morphology**,

- Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 209, n. 1, p. 73-80, 2014. doi: 10.1016/j.flora.2013.10.004
- BORGES, M. P.; PRADO, C. H. B.A. Relationships between leaf deciduousness and flowering traits of woody species in the Brazilian neotropical savanna. **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 209, n. 1, p. 73-80, 2014. doi:10.1016/j.flora.2013.10.004
- BOTELHO, S. A. et al. Aspectos morfológicos de frutos, sementes, plântulas e mudas de jatobá-do-cerrado (*Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne)-Fabaceae. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 22, n. 1, p. 144-152, 2000.
- BUENO, M. L. et al. The environmental triangle of the Cerrado Domain: Ecological factors driving shifts in tree species composition between forests and savannas. **Journal of Ecology**, v. 106, n. 5, p. 2109-2120, 2018. doi: 10.1111/1365-2745.12969
- CABRAL, E. L. et al. Armazenamento e germinação de sementes de *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook. f. ex. S. Moore. **Acta Botanica Brasilica**, v. 17, n. 4, p. 609-617, 2003.
- CLARKE, P. J. et al. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. **New Phytologist**, v. 197, n. 1, p. 19-35, 2013. doi: 10.1111/nph.12001
- CLARKE, P. J.; MANEA, A.; LEISHMAN, M. R. Are fire resprouters more carbon limited than non-resprouters? Effects of elevated CO₂ on biomass, storage and allocation of woody species. **Plant ecology**, v. 217, n. 6, p. 763-771, 2016. doi: 10.1007/s11258-015-0528-y
- CURTIS, P. S.; WANG, X. A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology. **Oecologia**, v. 113, n. 3, p. 299-313, 1998. doi: 10.1007/s004420050381
- DAMASCOS, M. A. et. al. Bud composition, branching patterns and leaf phenology in cerrado woody species. **Annals of Botany**, v. 96, n. 6, p. 1075-1084, 2005. doi: 10.1093/aob/mci258

- DAMASCOS, M. Conteúdo das gemas, momento da brotação e padrão de produção de folhas em espécies lenhosas do cerrado. **Fisiologia Vegetal: práticas em relações hídricas, fotossíntese e nutrição mineral**. –Barueri: editora Manole, 2008. Disponível em: <https://www.researchgate.net/publication/316862707_Conteudo_das_gemas_momento_da_brotacao_e_padrao_de_producao_de_folhas_em_especies_lenhosas_do_cerrado>.
- DE LEMOS FILHO, J. P. et al. Germinação de sementes de *Senna macranthera*, *Senna multijuga* e *Stryphnodendron polyphyllum*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 32, n. 4, p. 357-361, 1997.
- EDWARDS, Erika J. et al. Leaf life span and the leaf economic spectrum in the context of whole plant architecture. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 328-336, 2014. doi: 10.1111/1365-2745.12209
- FRANCO, A. C. et al. Cerrado vegetation and global change: the role of functional types, resource availability and disturbance in regulating plant community responses to rising CO₂ levels and climate warming. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 26, n. 1, p. 19-38, 2014. doi: 10.1007/s40626-014-0002-6
- GARDNER, S.D.L.; TAYLOR, G.; BOSAC, C. Leaf growth of hybrid poplar following exposure to elevated CO₂. **New Phytologist**, v. 131, n. 1, p. 81-90, 1995. doi: 10.1111/j.1469-8137.1995.tb03057.x
- HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST-palaeontological statistics, ver. 1.89. **Palaeontol. electron**, v. 4, n. 1, p. 1-9, 2001. Disponível em: <https://www.researchgate.net/profile/Paul_Ryan11/publication/228393561_PASTPalaeontological_statistics_ver_189/links/02bfe5135d45cd6b3b000000.pdf>.
- HOFFMANN, W. A. et al. Elevated CO₂ enhances resprouting of a tropical savanna tree. **Oecologia**, v. 123, n. 3, p. 312-317, 2000. doi: 10.1007/s004420051017
- HUGHES, C. E. Are there many different routes to becoming a global biodiversity hotspot?. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 114, n. 17, p. 4275-4277, 2017. doi: 10.1073/pnas.1703798114

HUNT, R. **Basic growth analysis: plant growth analysis for beginners**. Academic division. 1990.

IPCC. 2019: Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems [P.R. Shukla, J. Skea, E. Calvo Buendia, V. Masson-Delmotte, H.-O. Pörtner, D. C. Roberts, P. Zhai, R. Slade, S. Connors, R. van Diemen, M. Ferrat, E. Haughey, S. Luz, S. Neogi, M. Pathak, J. Petzold, J. Portugal Pereira, P. Vyas, E. Huntley, K. Kissick, M. Belkacemi, J. Malley, (eds.)]. In press.

IBGE. Panorama. Disponível em: <https://cidades.ibge.gov.br/xtras/perfil.php?lang=&codmun=312600&search=minasgerais%7cflorestal%7cinfograficos:-informacoes-completas>. [Acesso em 01 Agosto de 2019].

KLINK, C. A.; MACHADO, R. B. A conservação do Cerrado brasileiro. **Megadiversidade**, v. 1, n. 1, p. 147-155, 2005.

KGOPE, B. S. et al. Growth responses of African savanna trees implicate atmospheric [CO₂] as a driver of past and current changes in savanna tree cover. **Austral Ecology**, v. 35, n. 4, p. 451-463, 2010. doi: 10.1111/j.1442-9993.2009.02046.x

LAPOLA, D. M. et al. Pervasive transition of the Brazilian land-use system. **Nature climate change**, v. 4, n. 1, p. 27-35, 2014. doi: 10.1038/nclimate2056

LUO, Y. et al. A search for predictive understanding of plant responses to elevated [CO₂]. **Global Change Biology**, v. 5, n. 2, p. 143-156, 1999. doi: 10.1046/j.1365-2486.1999.00215.x

MAIA, R. A. et al. Improvement in light utilization and shoot growth in *Hymenaea stigonocarpa* under high CO₂ concentration attenuates simulated leaf herbivory effects. **Acta Botanica Brasílica**, v. 33, n. 3, p. 558-571, 2019. doi: 10.1590/0102-33062019abb0149

- MANEA, A.; LEISHMAN, M. R. The resprouting response of co-occurring temperate woody plant and grass species to elevated [CO₂]: An insight into woody plant encroachment of grasslands. **Austral Ecology**, 2019. doi: 10.1111/aec.12760
- MARIMON JÚNIOR, B.H.; HARIDASAN, M. Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerrado e um cerrado *sensu stricto* em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. **Acta Botanica Brasílica**, v.19, p. 913-926. 2005. doi: 10.1590/S0102-33062005000400026
- MELO, N. M.J. et al. Rising [CO₂] changes competition relationships between native woody and alien herbaceous Cerrado species. **Functional Plant Biology**, v. 45, n. 8, p. 854-864, 2018. doi: 10.1071/FP17333
- MENDES DE SÁ, C. E. et al. Carbon dioxide-enriched atmosphere enhances biomass accumulation and meristem production in the pioneer shrub *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae). **Acta Botanica Brasílica**, v. 28, n. 4, p. 646-650, 2014. doi: 10.1590/0102-33062014abb3329
- MENDONÇA, R. A., et al. Flora vascular do Cerrado. In **Cerrado: ambiente e flora**. Planaltina, Embrapa, p. 289-556, 1998.
- MIRANDA, C.C. et al. Germinação de sementes de *Anadenanthera peregrina* (L.) Speg. com diferentes substratos em condições laboratoriais. **Floresta e Ambiente**, v. 19, n. 1, p. 26-31, 2012. doi: 10.4322/floram.2012.004
- MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853, 2000. doi: 10.1038/35002501
- PRADO, C. H. B. A. et al. Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 16, n. 1, p. 7-16, 2004. doi: 10.1590/S1677-04202004000100002
- PEREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Aust. J. Bot.**, v. 64, p. 715-716, 2013.

- POORTER, H. Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration. In: ROZEMA J., LAMBERS H., VAN DE GEIJ S.C., CAMBRIDGE M.L. (Ed.). **CO₂ and Biosphere**. Springer, Dordrecht, 1993. p. 77-98. doi: 10.1007/978-94-011-1797-5_6
- PRITCHARD, S. G. et al. Elevated CO₂ and plant structure: a review. **Global Change Biology**, v. 5, n. 7, p. 807-837, 1999. doi: 10.1046/j.1365-2486.1999.00268.x
- R CORE TEAM. A language and environment for statistical computing. Disponível em: <http://www.R-project.org/> [Acesso em 01 Janeiro de 2019].
- REICH, P. B. et al. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 Amazonian tree species. **Oecologia**, v. 86, n. 1, p. 16-24, 1991. doi: 10.1007/BF00317383
- REICH, P. B. et al. Plant growth enhancement by elevated CO₂ eliminated by joint water and nitrogen limitation. **Nature Geoscience**, v. 7, n. 12, p. 920, 2014. doi: 10.1038/ngeo2284
- REICH, P. B. et al. Nitrogen limitation constrains sustainability of ecosystem response to CO₂. **Nature**, v. 440, n. 7086, p. 922-925, 2006. doi: 10.1038/nature04486
- SCHÄPPI, B.; KÖRNER, C. Growth responses of an alpine grassland to elevated CO₂. **Oecologia**, v. 105, n. 1, p. 43-52, 1996. doi: 10.1007/BF00328790
- SIMON, L.M. et al. Effects of global climate changes on geographical distribution patterns of economically important plant species in cerrado. **Revista Árvore**, v. 37, n. 2, p. 267-274, 2013. doi: 10.1590/S0100-67622013000200008
- SIQUEIRA, M. F.; PETERSON, A. T. Consequences of global climate change for geographic distributions of cerrado tree species. **Biota Neotropica**, v. 3, n. 2, p. 1-14, 2003. doi: 10.1590/S1676-06032003000200005
- SOUZA, J. P. et al. Influence of shoot inclination on irradiance and morphophysiological leaf traits along shoots in cerrado trees with distinct leaf deciduousness. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 21, n. 4, p. 281-289, 2009a. doi: 10.1590/S1677-04202009000400004

- SOUZA, J. P. et al. Shoot-foliage relationships in deciduous, semideciduous, and evergreen cerrado tree species. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 21, n. 1, p. 76-86, 2009b. doi: 10.1590/S1677-04202009000100009
- SOUZA, J. P. et al. Network analysis of tree crowns distinguishes functional groups of Cerrado species. **Plant ecology**, v. 212, n. 1, p. 11-19, 2011. doi: 10.1007/s11258-010-9797-7
- SOUZA, J. P. et al. Responses of woody Cerrado species to rising atmospheric CO₂ concentration and water stress: gains and losses. **Functional Plant Biology**, v. 43, n. 12, p. 1183-1193, 2016. doi: 10.1071/FP16138
- SOUZA, J. P.; ALBINO, A. L. S.; PRADO, C. H. B.A. Evidence of the effects of fire on branching and leaf development in cerrado trees. **Acta Botanica Brasilica**, v. 31, n. 4, p. 677-685, 2017. doi: 10.1590/0102-33062017abb0123
- SOUZA, J. P. et al. Elevated atmospheric CO₂ concentration improves water use efficiency and growth of a widespread Cerrado tree species even under soil water deficit. **Acta Botanica Brasilica**, v. 33, n 3, p. 425-436, 2019. doi: 10.1590/0102-33062018abb0272
- TAYLOR, G. et al. Elevated CO₂ and plant growth: cellular mechanisms and responses of whole plants. **Journal of Experimental Botany**, p. 1761-1774, 1994.
- TERRER, C. et al. Ecosystem responses to elevated CO₂ governed by plant–soil interactions and the cost of nitrogen acquisition. **New Phytologist**, v. 217, n. 2, p. 507-522, 2018. doi: 10.1111/nph.14872
- TOOTH, I. M.; LEISHMAN, M. R. Post-fire resprouting responses of native and exotic grasses from Cumberland Plain Woodland (Sydney, Australia) under elevated carbon dioxide. **Austral Ecology**, v. 38, n. 1, p. 1-10, 2013. doi: 10.1111/j.1442-9993.2012.02364.x
- WARD, J.K.; STRAIN, B.R. Elevated CO₂ studies: past, present and future. **Tree Physiology**, v. 19, n. 4-5, p. 211-220, 1999. doi: 10.1093/treephys/19.4-5.211

ZAVALA, J. A.; NABITY, P. D.; DELUCIA, E. H. An emerging understanding of mechanisms governing insect herbivory under elevated CO₂. **Annual review of entomology**, v. 58, p. 79-97, 2013. doi:10.1146/annurev-ento-120811-153544

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

As espécies decíduas, semidecíduas e sempre verdes formam grupos em um gradiente funcional com base nas características estruturais e desenvolvimento de gemas, folhas e ramos. As relações de atributos da copa (gema, folha e ramo) são semelhantes para as espécies agrupadas por deciduidade foliar indicando a existência de um espectro contínuo em vez de limites dividindo as categorias distintas. As taxas de crescimento vegetativo e a alocação de biomassa definiram os grupos fenológicos foliares das árvores do Cerrado como grupos funcionais desde o estágio inicial de desenvolvimento independente da [CO₂]. A identificação de grupos funcionais de espécies arbóreas de Cerrado por meio das características estruturais e desenvolvimento das gemas é uma importante ferramenta para estabelecer as estratégias de aquisição, uso e estoque de recursos dessas espécies no ambiente natural. A identificação de grupos funcionais poderá ser utilizada para o monitoramento dos efeitos das mudanças climáticas globais sobre a distribuição da vegetação e dos processos ecossistêmicos no Cerrado ou na recuperação de áreas degradadas do Cerrado.