

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

ESTRUTURA E FUNCIONAMENTO DE COPAS EM ESPÉCIES ARBÓREAS DE  
CERRADO COM DISTINTAS FENOLOGIAS FOLIARES

João Paulo de Souza

Tese apresentada no 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.

SÃO CARLOS – SP

2009

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da  
Biblioteca Comunitária/UFSCar**

S729ef

Souza, João Paulo de.

Estrutura e funcionamento de copas em espécies  
arbóreas de cerrado com distintas fenologias foliares / João  
Paulo de Souza. -- São Carlos : UFSCar, 2009.  
172 f.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal de São Carlos,  
2009.

1. Ecofisiologia vegetal. 2. Cerrado. 3. Estrutura de copa.  
4. Deciduidade foliar. I. Título.

CDD: 581.1 (20<sup>a</sup>)

João Paulo de Souza

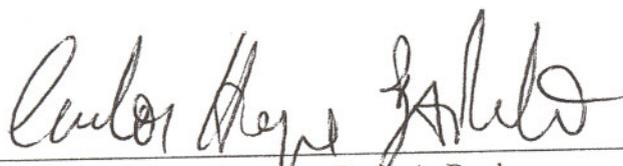
**ESTRUTURA E FUNCIONAMENTO DE COPAS EM ESPÉCIES ARBÓREAS DE  
CERRADO COM DISTINTAS FENOLOGIAS FOLIARES**

Tese apresentada à Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências.

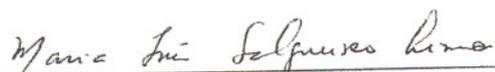
Aprovada em 20 de fevereiro de 2009

BANCA EXAMINADORA

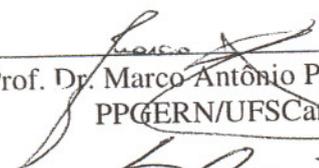
Presidente

  
Prof. Dr. Carlos Henrique B. de A. Prado  
(Orientador)

1º Examinador

  
Profa. Dra. Maria Inês Salgueiro Lima  
PPGERN/UFSCar

2º Examinador

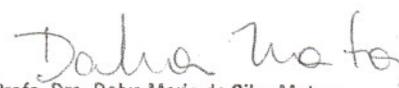
  
Prof. Dr. Marco Antônio P. L. Batalha  
PPGERN/UFSCar

3º Examinador

  
Prof. Dr. Gustavo Maia Souza  
UNIOESTE/Pres. Prudente-SP

4º Examinador

  
Prof. Dr. Rafael Vasconcelos Ribeiro  
IAC/Campinas-SP

  
Profa. Dra. Dalva Maria da Silva Matos  
Coordenadora  
PPGERN/UFSCar



## **DEDICATÓRIA**

...A Deus,  
Aos meus pais eu dedico,  
A minha família agradeço...

## AGRADECIMENTOS

- Agradeço ao programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais e ao Departamento de Botânica.
- Ao técnico do laboratório de fisiologia vegetal Carlos Casali.
- Ao Caíque, pela orientação e pelos conhecimentos passados que foram de fundamental importância para o meu crescimento profissional e acadêmico. Também agradeço a amizade e às conversas que me fizeram crescer também como pessoa.
- A Maria A. Damascos que me co-orientou mesmo a distância e confiou em meu trabalho.
- A Paula e Maristela, não só pelas ajudas de laboratório e campo, mas pelas conversas e a grande amizade que fizemos nesses quatro anos. Com certeza você fizeram esses anos de doutorado serem os melhores!
- A Ana Lúcia que me ajudou com incontáveis ida a campo, análise de dados e bons papos. Com certeza boa parte dessa tese também é sua.
- A todos amigos do Departamento de Botânica, Marcão, Igor, Eugênio, Júlio, Daniela, Beatriz e Luiza.
- A minha família, meus pais Rosendir e Fátima, minha irmã Fernanda, meu cunhado Luiz Renato e aos meus sobrinhos Mateus e Ariane que sempre me apoiaram e me ajudaram em toda minha vida.
- Obrigado Deus por ter me dado paciência e vontade de seguir em frente sempre!

## Objetivo, premissas e hipóteses da Tese

Foram investigadas as relações entre a inclinação do ramo, a interceptação de luz, a capacidade fotossintética ao longo do ramo, a alocação de biomassa em ramos e folhas e a estrutura da copa em espécies decíduas, semidecíduas e sempreverdes do Cerrado. O objetivo central dessa Tese foi o de investigar o funcionamento e a estrutura de copas em espécies arbóreas de Cerrado com distintas fenologias foliares. A hipótese central é que a permanência da folhagem ao longo do ano seria uma característica fortemente relacionada tanto à estrutura como ao funcionamento da copa, e que essa relação poderia ser evidenciada por características morfológicas dos ramos, das folhas e por meio da capacidade fotossintética. As decíduas produzem uma só coorte de folhas durante o ano, no final da estação seca. Uma forma de evitar o sombreamento da folhagem ao longo do ramo desde a abertura da gema seria o posicionamento inclinado (plagiotrópico) do ramo. Uma das hipóteses específicas é que as espécies decíduas apresentam ramos plagiotrópicos e a intensidade de irradiância e a capacidade fotossintética seriam distribuídas de maneira similar ao longo do ramo. Os ramos plagiotrópicos nas decíduas também permitiriam uma maior exposição das folhas e, portanto, uma maior área foliar por folha, por ramo e uma relação ramo-folhagem em favor das folhas sem um sombreamento significativo ao longo do ramo. Por outro lado, a exposição das folhas à intensa irradiância sobre os ramos plagiotrópicos nas espécies decíduas dificulta a permanência da folhagem durante todo o ano, especialmente na estação seca, pois expõem as folhas ao estresse atmosférico. As espécies semidecíduas e sempreverdes produzem folhas continuamente ao longo do ano. A permanência de pelo menos metade da folhagem como nas semidecíduas, mesmo no pico da estação seca, deve requerer proteção como o sombreamento das folhas ao longo dos ramos. Dessa forma, as espécies semidecíduas e sempreverdes apresentariam ramos mais eretos (ortotrópicos) com evidente sombreamento ao longo do ramo. A extinção da irradiância ao longo dos ramos seria uma proteção contra a irradiância excessiva nas espécies semidecíduas e sempreverdes, principalmente na estação seca. Por outro lado, a distribuição desigual da irradiância ao longo do ramo poderia condicionar uma capacidade fotossintética significativamente diferente entre as folhas mais iluminadas no ápice e as folhas mais sombreadas na base do ramo. As espécies semidecíduas e sempreverdes apresentam a copa com um maior número de ramificações que as espécies decíduas em função da maior emissão de ramos por estação de crescimento. O maior número de ramificações nas copas das espécies semidecíduas e sempreverdes poderia ser evidenciado a partir de uma representação da copa por meio de redes contendo as unidades básicas comuns, os nós e os conectores. A hipótese é que os conectores nas redes representando a copa das espécies arbóreas poderiam ser os ramos e os nós a região de ramificação de onde os ramos são emitidos sobre os ramos parentais. Essa representação poderia revelar diferenças estruturais nas copas das espécies decíduas, semidecíduas e sempreverdes. Essas diferenças seriam evidenciadas tanto pelo número de ramificações representada pelos ramos como pelo número de regiões de ramificações representadas pelos nós. Dessa forma, a relação ramo/nó e a frequência de ramos por nó poderia revelar aspectos estruturais significativamente diferentes entre os grupos fenológicos foliares das 15 espécies arbóreas estudadas crescendo em um cerrado *stricto sensu*.

## **Aims, statements, and hypotheses**

The relationships among shoot inclination, light interception, photosynthetic capacity along shoot, biomass partitioning in leaves and shoots and the canopy structure were investigated in deciduous, semideciduous and evergreen tree species in Cerrado vegetation. The principal aim was to investigate the functioning and the structure of the canopies in cerrado tree species. The central hypotheses was that deciduousness is a trait strongly related to both canopy structure and functioning, and this relation could be revealed by morphological features of shoots, leaves, and by means of photosynthetic capacity along the shoot. Deciduous species produces only one cohort of leaf during the year at the end of the dry season. Slanting (plagiotropic) shoots in deciduous species could be one way to avoid the foliage self-shading since the bud unfold. One specific hypothesis was that deciduous species have plagiotropic shoots and the irradiance intensity and the photosynthetic capacity would be similar along shoot. The plagiotropic shoots in deciduous would allow high individual leaf area, high leaf area per shoot and one relationship between shoot-leaf in favor of leaves. On the other hand, the high leaf exposition to intense irradiance along shoot probably is one factor that imposes the shedding of the whole foliage at the dry season. Semideciduous and evergreen species produce leaves continuously during the year. The retention of the half of the foliage as in semideciduous even at the peak of dry season demands protection as the foliage self-shading along the shoot. Therefore, semideciduous and evergreen species have erect (orthotropic) shoots with evident foliage self-shading along the shoot. The light extinction along the orthotropic shoots could be one protection against excessive input of energy, especially in dry season. On the other hand, the dissimilar irradiance distribution along the shoot could result in significant difference about photosynthetic capacity between shaded basal and sunlit distal leaves on shoots. Semideciduous and evergreen species have higher number of canopy ramification than the deciduous species by reason of greater shoot emission at every season. This high canopy ramification in semideciduous and evergreen species could be revealed from one network representation with basic components as nodes and links. We supposed that links could be the shoots and nodes the nodal region where the shoots are emitted from the parental shoots. This representation could reveal structural differences in canopies of deciduous, semideciduous and evergreen species. These differences could be uncovered by the number of ramification and by the number of nodes in each leaf phenological group. Therefore, the link/node ratio and the frequency of shoots per node could reveal structural aspects significantly different across leaf phenological groups in 15 tree species studied here growing in a cerrado *stricto sensu* physiognomy.

## SUMÁRIO

DEDICATÓRIA.....	3
AGRADECIMENTOS.....	4
OBJETIVO, PREMISSAS E HIPÓTESES DA TESE.....	5
AIMS, STATEMENTS, AND HYPOTHESES.....	6
INTRODUÇÃO GERAL.....	10
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	12
CONCLUSÕES.....	171

### **CAPÍTULO I: Inclinação do ramo, irradiância incidente e características morfofisiológicas de folhas basais e distais em seis espécies arbóreas de Cerrado.....**

16

RESUMO.....	18
INTRODUÇÃO.....	19
MATERIAL E MÉTODOS.....	21
RESULTADOS.....	25
DISCUSSÃO.....	27
AGRADECIMENTOS.....	30
REFERÊNCIAS.....	30

### **CHAPTER I: Shoot inclination, incident irradiance, and morphophysiological traits of basal and distal leaves in six cerrado tree species.....**

40

ABSTRACT.....	42
INTRODUCTION.....	43

MATERIAL E METHODS.....	45
RESULTS.....	48
DISCUSSION.....	50
ACKNOWLEDGMENTS.....	52
REFERENCES.....	52

**CAPÍTULO II: Relações ramo-folhagem em espécies arbóreas decíduas, semidecíduas e sempre-verdes do Cerrado.....**

RESUMO.....	65
INTRODUÇÃO.....	66
MATERIAL E MÉTODOS.....	68
RESULTADOS.....	72
DISCUSSÃO.....	74
AGRADECIMENTOS.....	77
REFERÊNCIAS.....	77

**CHAPTER II: Shoot-foliage relationships in deciduous, semideciduous, and evergreen cerrado species.....**

ABSTRACT.....	93
INTRODUCTION.....	94
MATERIAL E METHODS.....	95
RESULTS.....	100
DISCUSSION.....	102
ACKNOWLEDGMENTS.....	104

REFERENCES.....	104
-----------------	-----

**CAPÍTULO III: Características estruturais da parte aérea de espécies arbóreas de Cerrado**

<b>reveladas por meio de redes.....</b>	<b>118</b>
---	------------

RESUMO.....	120
-------------	-----

INTRODUÇÃO.....	121
-----------------	-----

MATERIAL E MÉTODOS.....	123
-------------------------	-----

RESULTADOS.....	129
-----------------	-----

DISCUSSÃO.....	130
----------------	-----

AGRADECIMENTOS.....	135
---------------------	-----

REFERÊNCIAS.....	135
------------------	-----

**CHAPTER III: Structural traits of canopy in cerrado trees uncovered by network analyzes.....**

ABSTRACT.....	148
---------------	-----

INTRODUCTION.....	149
-------------------	-----

MATERIAL E METHODS.....	151
-------------------------	-----

RESULTS.....	155
--------------	-----

DISCUSSION.....	156
-----------------	-----

ACKNOWLEDGMENTS.....	160
----------------------	-----

REFERENCES.....	160
-----------------	-----

## Introdução Geral

Espécies arbóreas com distintas fenologias foliares coexistem no Cerrado com diferentes padrões de ramificação da parte aérea (Damascos *et al.* 2005) e diferentes profundidades do sistema radicular (Jackson *et al.* 1999). As copas das espécies decíduas, semidecíduas e sempreverdes co-ocorrentes no Cerrado apresentam variações estruturais significativas (Damascos *et al.* 2005; Lenza e Klink 2006). Espécies decíduas como *Bauhinia rufa* (Bong.) Steud., *Diospyros hispida* A. DC. e *Tocoyena formosa* (Cham. & Schltld.) K. Schum., apresentam a produção da folhagem em forma de pulso em um curto período no fim da estação seca, bem como um menor número de ordens de ramos emitidos por estação de crescimento (Damascos *et al.* 2005; Damascos 2008). Por outro lado, espécies sempreverdes do Cerrado como *Leandra lacunosa* Cogn. e *Miconia albicans* (Sw.) Triana apresentam produção contínua de folhas e maior número de ordens de ramos emitidos por estação de crescimento (Damascos *et al.* 2005; Damascos 2008). O padrão contínuo de produção foliar foi também determinado nas espécies sempreverdes de Cerrado *Miconia fallax* DC., *Connarus suberosus* Planch. e *Myrsine guianensis* (Aubl.) Kuntze (Lenza e Klink 2006).

A estrutura da copa é responsável pela produção e exposição de estruturas autotróficas e heterotróficas, bem como pelo transporte em massa via xilema e floema. Assim, os estudos sobre arquitetura são úteis para modelar a estrutura de copa e revelar a sua influência sobre vários eventos fisiológicos como o transporte de água, a assimilação e a partição de carbono (Godin 2000). Como as espécies com distintas fenologias foliares de Cerrado apresentam diferentes padrões de crescimento e ramificação da parte aérea (Damascos *et al.* 2005) a estrutura da copa pode apresentar variações estruturais significativas.

Por outro lado, a inclinação de ramos e a conseqüente incidência da irradiância ao longo dos ramos tem influência direta na assimilação de carbono de folhas basais e distais nos ramos. A

inclinação do ramo determina o grau de auto-sombreamento da folhagem ao longo do ramo, a capacidade fotossintética e a alocação de biomassa entre folhas e ramos (Kikuzawa *et al.* 1996; Yagi e Kikuzawa 1999; Yagi 2000). A distribuição da folhagem na copa e a alocação de biomassa nos ramos e folhas são importantes características para identificar possíveis estratégias de otimização de recursos nas copas das espécies arbóreas (Yagi e Kikuzawa 1999; Yagi 2000). Damascos *et al.* (2005) e Lenza e Klink (2006) encontraram distintos tipos de crescimento entre as espécies decíduas e sempreverdes no Cerrado. As diferentes formas de produção foliar, módulos de crescimento e conteúdo de gemas (Damascos *et al.* 2005; Damascos 2008) em espécies com distintas fenologias foliares devem influenciar na distribuição da folhagem e no ganho de carbono pelas espécies arbóreas de Cerrado durante a estação de crescimento.

Assim, visamos com este estudo identificar as possíveis relações entre o funcionamento e a estrutura da copa em espécies arbóreas de Cerrado com distintos padrões de deciduidade foliar por meio de 3 capítulos. O primeiro capítulo investiga a relação entre a inclinação do ramo, a irradiância incidente ao longo do ramo e as características morfofisiológicas em folhas basais e distais nos ramos de seis espécies arbóreas de Cerrado. O segundo capítulo apresenta as relações entre a alocação de biomassa entre ramos e folhas, as características morfológicas da folhagem e a distribuição da folhagem em ramos com diferentes tamanhos nas espécies arbóreas de Cerrado. O terceiro capítulo apresenta uma nova metodologia para acessar a totalidade da copa em espécies arbóreas de Cerrado por meio de representações na forma de redes. Todos os capítulos foram submetidos para publicação na revista *Canadian Journal of Botany (Botany)*.

## Referências bibliográficas

- Damascos, M.A., Prado, C.H.B.A., and Ronquim, C.C. 2005. Bud composition, Branching patterns and leaf phenology in cerrado woody species. *Ann. Bot.* **96**: 1075-1084.
- Damascos, M.A. 2008. Conteúdo das gemas, momento da brotação e padrão de produção de folhas em espécies lenhosas do cerrado [online]. Available from <HTTP://www.manole.com.br/fisiologiavegetal/textos%20corrigidos/rhdamascos.pdf>. [accessed in 06 August 2008].
- Godin, C. 2000. Representing and encoding plant architecture: A review. *Ann. For. Sci.* **57**: 413-438.
- Jackson, P.C., Meinzer, F.C., Bustamante, M., Goldstein, G., Franco, A.C., Rundel, P.W., Caldas, L., Iglar, E., and Causin, F. 1999. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiol.* **19**: 717-724.
- Kikuzawa, K., Koyama, H., Umeki, K., and Lechowicz, M.J. 1996. Some evidence for an adaptive linkage between leaf phenology and shoot architecture in sapling trees. *Funct. Ecol.* **10**: 252-257.
- Lenza, E., and Klink, C.A. 2006. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Rev. bras. Bot.* **29**: 627-638.
- Yagi, T., and Kikuzawa, K. 1999. Patterns in size-related variations in current-year shoot structure in eight deciduous tree species. *J. Plant Res.* **112**: 343-352.
- Yagi, T. 2000. Morphology and biomass allocation of current-year shoots of ten tall species in cool temperate Japan. *J. Plant Res.* **113**: 171-183.

## General introduction

Tree species with different leaf phenology coexist in Cerrado showing distinct patterns of ramification in canopy (Damascos *et al.* 2005) and different deep of root system (Jackson *et al.* 1999). The canopy of deciduous, semideciduous, and evergreen trees of Cerrado have significant structural differences (Damascos *et al.* 2005; Lenza and Klink 2006). Deciduous species as *Bauhinia rufa* (Bong.) Steud., *Diospyros hispida* A. DC. and *Tocoyena formosa* (Cham. & Schltldl.) K. Schum. show the leaf production during a short period in a flush at the end of dry season as well as low number of shoots emitted at the end of dry season (Damascos *et al.* 2005; Damascos 2008). On the other hand, evergreen species of Cerrado as *Leandra lacunosa* Cogn. and *Miconia albicans* (Sw.) Triana have continuous leaf production and high number of shoots emitted at every growth season (Damascos *et al.* 2005; Damascos 2008). The patter of continuous leaf production was found also in evergreen cerrado tree species *Miconia fallax* DC., *Connarus suberosus* Planch. and in *Myrsine guianensis* (Aubl.) Kuntze (Lenza and Klink 2006).

The canopy structure is responsible by the production and exposition of autotrophic and heterotrophic units, and by the transport of mass flow via xylem and phloem. The canopy architecture reveals the influence upon several physiological events as water transport and assimilation and partition of carbon (Godin 2000). Because cerrado tree species have different kinds of leaf phenology and canopy growth (Damascos *et al.* 2005) the structure of aerial part could show significant variations across leaf phenological groups.

On the other hand, the shoot inclination and the irradiance along shoots have direct influence on net photosynthesis of basal and distal shoot leaves. The shoot inclination determines the degree of foliage self-shading along shoot, the photosynthetic capacity and the biomass

allocation between leaves and shoots (Kikuzawa *et al.* 1996; Yagi e Kikuzawa 1999; Yagi 2000). The foliage distribution on the canopy and the biomass allocation on shoots and leaves are important traits for revealing the strategies about the use of resources across leaf phenological groups (Yagi e Kikuzawa 1999; Yagi 2000). Damascos *et al.* (2005) and Lenza and Klink (2006) found different patterns of growth between deciduous and evergreen species in Cerrado. The kinds of leaf production, the different contents enclosed in buds, and the distinct patterns of canopy growth across leaf phenological groups in Cerrado (Damascos *et al.* 2005; Damascos 2008) should have important influence about the foliage distribution and on carbon assimilation in tree species.

Therefore, we search to reveal the relationships between the functioning and the structure of the canopy in cerrado tree species with different deciduousness in three chapters. In first chapter we investigate the relationships between shoot inclination and the incident irradiance along shoots as well as the morphophysiological traits in basal and distal leaves in six cerrado tree species. The second chapter shows the relationships among the biomass allocation in shoots and leaves, the foliage morphological traits, and foliage distribution in shoots with different sizes in Cerrado tree species. The last chapter shows one new methodology for describing the whole canopy structure in tree species by means of network. All chapters were submitted to Canadian Journal of Botany (Botany).

## References

Damascos, M.A., Prado, C.H.B.A., and Ronquim, C.C. 2005. Bud composition, Branching patterns and leaf phenology in cerrado woody species. *Ann. Bot.* **96**: 1075-1084.

- Damascos, M.A. 2008. Conteúdo das gemas, momento da brotação e padrão de produção de folhas em espécies lenhosas do cerrado [online]. Available from <HTTP://www.manole.com.br/fisiologiavegetal/textos%20corrigidos/rhdamascos.pdf>. [accessed in 06 August 2008].
- Godin, C. 2000. Representing and encoding plant architecture: A review. *Ann. For. Sci.* **57**: 413-438.
- Jackson, P.C., Meinzer, F.C., Bustamante, M., Goldstein, G., Franco, A.C., Rundel, P.W., Caldas, L., Iglar, E., and Causin, F. 1999. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiol.* **19**: 717–724.
- Kikuzawa, K., Koyama, H., Umeki, K., and Lechowicz, M.J. 1996. Some evidence for an adaptive linkage between leaf phenology and shoot architecture in sapling trees. *Funct. Ecol.* **10**: 252-257.
- Lenza, E., and Klink, C.A. 2006. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Rev. bras. Bot.* **29**: 627-638.
- Yagi, T., and Kikuzawa, K. 1999. Patterns in size-related variations in current-year shoot structure in eight deciduous tree species. *J. Plant Res.* **112**: 343-352.
- Yagi, T. 2000. Morphology and biomass allocation of current-year shoots of ten tall species in cool temperate Japan. *J. Plant Res.* **113**: 171-183.

## **CAPÍTULO I**

### **Inclinação do ramo, radiação incidente e características morfofisiológicas de folhas basais e distais em seis espécies arbóreas de Cerrado**

---

## **Inclinação do ramo, radiação incidente e características morfofisiológicas de folhas basais e distais em seis espécies arbóreas de Cerrado**

João Paulo Souza<sup>1\*</sup>, Carlos Henrique B. A. Prado<sup>2</sup>, Maria A. Damascos<sup>3</sup> e Ana Lúcia S. Albino<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de São Carlos, 13565-905, São Carlos, São Paulo, Brasil, joaopaulobio@hotmail.com.

<sup>2</sup>Departamento de Botânica, Universidade Federal de São Carlos, 13565-905, São Carlos, São Paulo, Brasil, prado\_chba@yahoo.com.br.

<sup>3</sup>Universidade Nacional del Comahue, Departamento de Botânica, Quintral 1250, (8400) San Carlos de Bariloche, Argentina, damascos@crub.uncoma.edu.ar

<sup>4</sup>Graduada em Ciência Biológicas, Universidade Federal de São Carlos, 13565-905, São Carlos, São Paulo, Brasil, ana28\_9@yahoo.com.br.

\*Autor para correspondência. Fax: +55-16-33518308; Tel.: +55-16-33518385; e-mail: [joaopaulobio@hotmail.com](mailto:joaopaulobio@hotmail.com)

## Resumo

As relações entre a inclinação do ramo e as características morfofisiológicas de folhas basais (FB) e distais (FD) foram investigadas em seis espécies arbóreas de Cerrado. Espécies decíduas apresentaram ramos inclinados (plagiotrópicos) e maior área foliar do que espécies semidecíduas e sempreverdes com ramos eretos (ortotrópicos). Nas espécies decíduas a irradiância solar foi de 85% na base do ramo, mas nas espécies semidecíduas e sempreverdes menos de 23% da irradiância incidiu nas FB. As decíduas apresentaram fotossíntese líquida máxima ( $P_{nmax}$ ) equivalente entre FB e FD, porém, nas semidecíduas e sempreverdes ocorreu uma diminuição significativa de  $P_{nmax}$  nas FB. Os ramos plagiotrópicos das decíduas permitiram uma equivalente irradiância solar ao longo do ramo e similar  $P_{nmax}$  entre FB e FD. De forma contrastante, os ramos ortotrópicos das semidecíduas e sempreverdes resultaram em intenso sombreamento e diminuição de  $P_{nmax}$  nas FB. Considerando conjuntamente FB e FD, não houve um gradiente significativo dos valores do tempo de vida da folha (TVF) ou  $P_{nmax}$  entre decíduas, semidecíduas e sempreverdes. A inclinação do ramo e o sombreamento correspondente entre as folhas são importantes fatores para a determinação de  $P_{nmax}$  ao longo dos ramos nas espécies de Cerrado. Por outro lado, quando FB e FD foram consideradas conjuntamente não houve diferenças fisiológicas foliares significativas entre os grupos fenológicos estudados devido a similaridade do TVF.

Palavras-chave: deciduidade foliar; fotossíntese líquida máxima; ramos eretos; ramos inclinados; sombreamento entre folhas; tempo de vida foliar.

## Introdução

Espécies com produção foliar sincrônica evitam o auto-sombreamento da folhagem expondo as folhas em forma de pulso sobre ramos inclinados (plagiotrópicos), onde a irradiância solar é igualmente distribuída ao longo do ramo (Kikuzawa et al. 1996). Nessas espécies, a similar disponibilidade de radiação solar proporciona uma similar capacidade fotossintética entre as folhas ao longo do ramo (Kikuzawa et al. 1996; Kikuzawa 2003). Diferentemente, espécies com produção foliar contínua apresentam ramos eretos (ortotrópicos) com as folhas basais recebendo menor irradiância que as folhas mais novas no ápice dos ramos (Kikuzawa 2003). As folhas basais em ramos ortotrópicos apresentam menor fotossíntese líquida máxima ( $P_{nmax}$ ) e massa de folha por área (MFA) que as folhas distais em função da idade mais avançada e do sombreamento (Kitajima et al. 2002; Mediavilla e Escudero 2003). Essas relações entre inclinação do ramo, tipo de produção foliar, posição da folha no ramo e  $P_{nmax}$  são conhecidas em ambientes temperados (Kikuzawa et al. 1996; Kikuzawa 2003). Porém, em ambientes neotropicais como o Cerrado, são escassas informações sobre a relação ramo-folhagem.

O cerrado *stricto sensu* é uma fisionomia vegetal com pouca restrição luminosa para as espécies lenhosas adultas com os ramos acima do estrato herbáceo, onde as copas das árvores raramente se tocam (Ribeiro e Walter 1998). Somente na fisionomia de Cerrado com alta densidade de árvores (cerradão) as copas estão em contato constituindo um estrato contínuo de folhagem e diminuindo a intensidade de irradiância sobre o estrato herbáceo (Kanegae et al. 2000). Mesmo com a grande variabilidade da intensidade de irradiância dentro das fisionomias de Cerrado, existem poucos dados sobre como a posição da folha ao longo do ramo e a inclinação do ramo afetam a incidência de luz sobre as folhas nessa vegetação. Damascos et al. (2005b) investigaram os efeitos da produção foliar contínua sobre  $P_{nmax}$  ao longo do ramo em uma espécie de Cerrado sempreverde com ramos ortotrópicos (*Leandra lacunosa* Cogn.) cultivada em casa de

vegetação. As folhas basais de *L. lacunosa* apresentaram menores valores de  $P_{nmax}$  e de MFA que as folhas no meio e no ápice dos ramos. Isso poderia ser uma consequência do sombreamento causado pelas folhas do ápice dos ramos eretos de *L. lacunosa*. O sombreamento resultante da sobreposição das folhas e ramos dentro da copa poderia ser mais relevante no cerrado *stricto sensu* que o sombreamento causado pelas copas de árvores vizinhas.

Variações no sombreamento entre folhas no mesmo ramo e na inclinação do ramo seriam responsáveis por similaridades ou significantes diferenças morfofisiológicas entre folhas basais e distais nos ramos de espécies arbóreas de Cerrado. A produção foliar sincrônica nas espécies arbóreas decíduas de Cerrado (Paula 2002; Damascos et al. 2005a; Damascos 2008) provavelmente ocorre sobre ramos plagiotrópicos, expondo as folhas a intensidades similares de irradiância resultando em características morfofisiológicas similares entre as folhas ao longo do ramo. Por outro lado, espécies arbóreas sempreverdes e semidecíduas de Cerrado com produção foliar contínua (Paula 2002; Damascos et al. 2005a; Damascos 2008) provavelmente apresentam ramos ortotrópicos com sombreamento entre as folhas, resultando em significantes diferenças das características morfofisiológicas entre folhas basais e distais. A co-ocorrência de espécies arbóreas decíduas, semidecíduas e sempreverdes no cerrado *stricto sensu* (Paula 2002; Damascos et al. 2005a; Lenza e Klink 2006) possibilita a comparação simultânea de características morfofisiológicas foliares ao longo dos ramos entre espécies com diferentes deciduidades da folhagem. Assim, nesse trabalho foi analisada a influência da posição da folha, da inclinação do ramo e da irradiância ao longo dos ramos sobre características morfofisiológicas de folhas basais e distais em seis espécies arbóreas de Cerrado com distintos padrões de deciduidade da folhagem. Nossa hipótese foi que a deciduidade foliar necessariamente se relaciona com a inclinação do ramo e com a intensidade de sombreamento entre as folhas do mesmo ramo nas espécies arbóreas na fisionomia de cerrado *stricto sensu*, como foi demonstrado para florestas

temperadas (Kikuzawa et al. 1996; Kikuzawa 2003). Três questões foram consideradas sobre a relação da inclinação do ramo e as características morfofisiológicas das folhas das espécies arbóreas de distintos grupos fenológicos foliares crescendo em condições naturais em um cerrado *stricto sensu*. (1) Existem diferenças na inclinação do ramo e na irradiância ao longo dos ramos nas espécies arbóreas? (2) Folhas basais e distais em um mesmo ramo diferem em relação às características morfofisiológicas foliares? (3) Existe interdependência entre deciduidade da folhagem no ramo, atenuação da irradiância, inclinação do ramo e características morfofisiológicas foliares?

## **Material e Métodos**

*Área de estudo* – O estudo foi conduzido em uma fisionomia de cerrado *stricto sensu* pertencente a uma reserva com 86 ha, localizada na área norte da Universidade Federal de São Carlos, São Paulo, Brasil (21°58'-22°00'S e 47°51'-47°52'O). O clima regional foi classificado como tropical com uma estação seca entre abril e setembro seguida por uma estação úmida entre outubro e março (Prado et al. 2004; Damascos et al. 2005a; Monteiro e Prado 2006). De acordo com a classificação climática de Köppen, essa região está entre Aw e Cwa (Tolentino 1967). Entre 1939 e 2007, os valores médios ( $\pm$  desvio padrão) da precipitação anual (1420 $\pm$ 168 mm) e temperatura do ar (22 $\pm$ 0,4 °C) para a cidade de São Carlos foram registrados pela estação meteorológica local. Durante o período de medição do ângulo de inclinação dos ramos e das características morfofisiológicas das folhas (de 01/03/06 a 30/04/06) a precipitação total foi de 22 mm e a média ( $\pm$ DP) da temperatura do ar foi de 22 $\pm$ 1° C. O solo da área de estudo foi classificado como latossolo distrófico, pobre em nutrientes, com o conteúdo de água entre 0-3 m de profundidade seguindo o padrão sazonal de chuvas (Kanno 1998). Na área de estudo, as copas das árvores raramente se tocam e crescem acima de um estrato bem definido composto de

espécies arbustivas e herbáceas característico da fisionomia de cerrado *stricto sensu* (Ribeiro e Walter 1998).

*Espécies vegetais* – As seis espécies estudadas (Tabela 1) foram selecionadas por serem frequentes na área de estudo (Oliveira e Batalha 2005) e distribuídas nos três grupos fenológicos foliares: decíduas (DE), semidecíduas (SD) e sempreverdes (SV). Cinco indivíduos adultos de cada espécie crescendo em condições de campo, foram marcados para as determinações morfofisiológicas. O padrão de deciduidade foliar foi caracterizado segundo a classificação de Williams et al. (1997) e Paula (2002). Espécies DE perdem todas suas folhas na estação seca permanecendo sem folhas por cerca de 30 dias. As espécies SD perdem mais da metade de suas folhas na estação seca e espécies SV mantêm quase a mesma área de folhagem ao longo do ano.

*Inclinação do ramo, irradiância ao longo do ramo e tempo de vida foliar* – Em abril de 2006, no fim do período de crescimento das espécies arbóreas, cinco indivíduos adultos de cada espécie foram marcados para a determinação do ângulo de inserção dos ramos produzidos na última estação de crescimento (de setembro de 2005 a março de 2006). Todas as medições morfofisiológicas foliares foram realizadas em ramos produzidos nessa última estação de crescimento. Esses ramos foram facilmente identificados por apresentarem folhas sem sinais de senescência e estarem localizados na periferia da copa sobre ramos parentais sem folhas. Uma fina barra horizontal atravessada por uma barra vertical de 2 m foi posicionada na inserção de cada ramo. Uma linha de 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. Dez ramos foram usados em cada indivíduo para a determinação do ângulo de inserção do ramo (n=50 ramos por espécie).

A irradiância sobre cada folha ao longo do ramo foi determinada às 12:00 h em abril de 2006 com um luxímetro Phywe (Göttingen, Alemanha). A irradiância solar total (considerada como 100%) foi medida em uma área aberta no cerrado *stricto sensu* com o sensor do luxímetro perpendicular aos raios solares. Esse sensor foi colocado ao longo do ramo ao lado de cada folha e na mesma posição da lâmina foliar em relação à incidência dos raios solares. Assim, a irradiância não atingiu 100% mesmo nas folhas distais no ápice do ramo, pois essas lâminas foliares não estavam exatamente perpendiculares aos raios solares. A irradiância ao longo do ramo foi determinada em cinco ramos em cada um dos cinco indivíduos previamente marcados (n=25 ramos por espécie).

Para determinação do tempo de vida foliar (TVF) cinco gemas foram marcadas antes de sua abertura em cada um dos cinco indivíduos de cada espécie no final da estação seca em julho de 2006. Cada gema marcada estava sobre um ramo distinto. O TVF foi determinado desde a formação da folha (agosto de 2006) até a senescência foliar nos cinco ramos originados das gemas marcadas previamente (n=25 ramos por espécie). Todas as novas folhas originadas sobre os ramos foram individualmente marcadas para o acompanhamento do TVF. O final do TVF foi considerado quando a folha estava amarelada em cerca de 90% da área foliar total, ou quando a folha sofreu abscisão.

*Fotossíntese líquida máxima, índice de clorofila e área foliar* – Em março de 2006, quatro ramos em cada um dos cinco indivíduos por espécie (n=20 ramos por espécie) foram usados para as medições da fotossíntese líquida máxima ( $P_{nmax}$ ) sob saturação de densidade do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) em folhas basais (FB) e distais (FD) no mesmo ramo. As medições de  $P_{nmax}$  foram realizadas no período da manhã entre 08:00 e 10:00 h. Um analisador de gases por infravermelho (ADC, LCA-4, Hoddesdon, UK) trabalhando como um sistema

aberto foi utilizado para obter  $P_{nmax}$  sob DFFFA de  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Prado e Moraes 1997) fornecido por uma fonte de luz (PLU-002, ADC) acoplada a uma câmara foliar tipo Parkinson (PLCN-4, ADC). A PLCN-4 foi mantida a uma temperatura entre 25-27° C por um sistema Peltier (ADC). A folha dentro da PLCN-4 foi submetido à umidade relativa do ar entre 40-50% e concentração ambiente de  $\text{CO}_2$  de  $353 \pm 1 \mu\text{mol mol}^{-1}$ . Somente FB e FD expandidas cobrindo toda área da câmara PLCN-4 ( $11,53 \text{ cm}^2$ ) e sem sinais de injúrias, senescência ou ataque de patógenos foram selecionadas para as determinações de  $P_{nmax}$ . O índice de clorofila (Chl) foi obtido em condições naturais, em março de 2006 em cada FB e FD utilizadas para as determinações de  $P_{nmax}$  por meio do medidor de clorofila modelo CCM-200 (Optical Science, Tyngsboro, USA). Três indivíduos de cada espécie foram utilizados para as determinações da área foliar (AF) de FB e de FD em março de 2006, considerando quatro ramos em cada indivíduo ( $n=12$  ramos por espécie). Uma FB e uma FD expandida em cada ramo ( $n=12$ ) foram selecionadas para as medições da AF, utilizando os mesmos critérios para a determinação de  $P_{nmax}$ . A imagem de cada FB e FD foi digitalizada por um escâner de mesa e a área determinada em laboratório pelo software Image-Pro versão 4,0 (Media Cybernetics, USA).

*Análise dos dados* – Os valores médios e o erro padrão (EP) para todas as características foliares, inclinação do ramo e irradiância foram calculados para cada espécie separadamente ou em conjunto nos respectivos grupos fenológicos (decíduas, semidecíduas e sempreverdes). O teste de Kolmogorov-Smirnoff (Zar 1999) foi usado para verificar a existência de normalidade do conjunto de dados das características foliares (TVF,  $P_{nmax}$ , AF e Chl), porcentagem de irradiância e inclinação do ramo. A análise de variância paramétrica ANOVA e o teste de Tukey foram usados para investigar possíveis diferenças do TVF e da inclinação do ramo entre espécies

separadamente ou em conjunto nos correspondentes grupos fenológicos foliares.

Diferenças entre características das FB e FD em cada espécie foram previamente analisadas para determinar o efeito da posição da folha no ramo. As variáveis  $P_{nmax}$ , AF e Chl foram comparadas entre FB e FD em cada espécie e em cada grupo fenológico (espécies em conjunto) por meio do teste t de Student (Zar 1999). A irradiância foi comparada entre FB e FD em cada espécie e em cada grupo fenológico usando o teste de Mann-Whitney.

Os valores representando as características das FB e FD foram agrupados e comparados entre todas espécies. As características de FB e de FD em cada espécie não apresentaram distribuição normal. Nesse caso foi usado o teste de variância não paramétrico Kruskal-Wallis e o teste de Dunn para verificar as diferenças entre espécies. A análise de variância ANOVA e o teste de Tukey foram usados para investigar diferenças das características foliares entre os grupos fenológicos foliares considerando as FB e as FD conjuntamente. Uma representação esquemática sobre as relações entre a intensidade luminosa, a fotossíntese líquida, a idade da folha e a inclinação do ramo em cada grupo fenológico foi realizada de acordo com as indicações de Kikuzawa et al. (1996).

## **Resultados**

As espécies DE *Diospyros hispida* e *Kielmeyera variabilis* apresentaram padrão semelhante de distribuição da radiação ao longo do ramo (Figura 1). Nessas espécies cerca de 85% da irradiância solar total incidiu sobre as folhas ao longo do ramo (da base para o ápice do ramo). Diferentemente, as espécies SD *Casearia sylvestris* e *Eriotheca gracilipes* e as SV *Miconia ligustroides* e *Piptocarpha rotundifolia* (Figura 1) apresentaram um gradiente de irradiância desde o ápice (cerca de 75% de irradiância) até a base do ramo (menos que 20% de irradiância). Portanto, a porcentagem de irradiância não diferiu ( $p > 0,05$ ) entre folhas basais (FB)

e distais (FD) nas espécies decíduas (Tabela 2). De forma contrastante, apenas de 5-31% da irradiância solar total incidiu sobre as FB nas espécies SD e SV (Tabela 2).

O índice de clorofila (Chl) e a área foliar (AF) foram diferentes significativamente ( $p < 0,05$ ) entre FB e FD somente na espécie SD *C. sylvestris* (Tabela 2). FB e FD não apresentaram diferenças significativas ( $p > 0,05$ ) dos valores de  $P_{nmax}$  em ambas espécies DE, na espécie SD *C. sylvestris* e na SV *M. ligustroides* (Tabela 2). Similaridades ou diferenças morfofisiológicas entre FB e FD foram mais evidentes considerando as espécies em grupos fenológicos foliares (Tabela 3). Somente as SD e SV apresentaram maior  $P_{nmax}$  nas FD do que nas FB. Os valores de porcentagem de irradiância novamente não diferiram ( $p > 0,05$ ) entre FB e FD nas espécies DE. Por outro lado, o índice de clorofila e a AF foram equivalentes entre FB e FD nos grupos fenológicos foliares (Tabela 3).

Espécies DE apresentaram ramos plagiotrópicos, enquanto espécies SD e SV apresentaram ramos ortotrópicos (Tabela 4). Considerando as características morfofisiológicas das FB e FD conjuntamente algumas tendências são reveladas entre as espécies estudadas (Tabela 4). Os valores de Chl,  $P_{nmax}$  e TVF não apresentaram um gradiente entre os grupos fenológicos. Por outro lado, com exceção de *E. gracilipes* (SD) a AF diminuiu e a inclinação do ramo aumentou das DE para as SV. Assim, as características morfológicas como AF e inclinação do ramo apresentaram um gradiente entre os grupos fenológicos, mas as características fisiológicas (Chl e  $P_{nmax}$ ) ou o TVF não apresentaram um gradiente de valores entre esses grupos (Tabela 4). Portanto, há uma diminuição da AF acompanhada pelo aumento do ângulo do ramo das DE para as SV quando ambos tipos de folhas e espécies foram unidas nos correspondentes grupos fenológicos (Figura 2). Dessa forma, os resultados da Figura 2 confirmaram o que foi apresentado na Tabela 4, ou seja, não existe uma tendência de variação do TVF e das

características fisiológicas foliares (Chl e  $P_{nmax}$ ) mas existe um gradiente das características morfológicas (AF e inclinação do ramo) entre os grupos fenológicos.

A representação esquemática do crescimento de ramos e folhas em três diferentes tempos na Figura 2 revela a interdependência entre tipo de produção foliar, inclinação do ramo e a intensidade de irradiância ao longo do ramo. Espécies decíduas apresentaram ramos plagiotrópicos, produção foliar em forma de pulso (sincrônica de acordo com Damascos et al. 2005a; Lenza e Klink 2006) e não apresentam diferenças na irradiância ao longo dos ramos durante a produção da nova folhagem. Diferentemente, espécies semidecíduas e sempreverdes apresentaram ramos ortotrópicos, produção foliar contínua (de acordo com Damascos et al. 2005a, Lenza e Klink 2006) e significativa atenuação da irradiância do ápice para a base dos ramos durante a produção da folhagem.

## **Discussão**

Os ramos ortotrópicos e o padrão de produção foliar contínuo nas espécies SD e SV (Damascos et al. 2005a; Lenza e Klink 2006) são, respectivamente, importantes características morfológicas e fenológicas interferindo sobre a  $P_{nmax}$  nas FB e FD. A idade das folhas nos ramos ortotrópicos das espécies SD e SV pode variar em alguns meses em função do tipo contínuo de produção foliar (Damascos et al. 2005a; Lenza e Klink 2006). Entretanto, a determinação da  $P_{nmax}$  foi realizada no pico da estação de crescimento em março, quando toda a folhagem não apresentava nenhum sinal de senescência. Portanto, as diferenças de  $P_{nmax}$  entre FB e FD encontradas nas espécies SD e SV poderiam ser consequência do sombreamento causado pela produção foliar contínua nos ramos ortotrópicos. De fato, as FB nas SD e SV receberam apenas cerca de 7 a 23% da irradiância solar total determinada na área aberta (Tabela 3).

Folhas basais e folhas distais não apresentaram diferenças de  $P_{nmax}$  nas espécies DE, provavelmente em função da semelhante irradiância durante o tempo de vida foliar. Os ramos plagiotrópicos nas espécies DE poderiam ser o resultado da rápida adição de massa devido a produção foliar sincrônica (Kikuzawa et al. 1996). Por exemplo, a espécie DE de Cerrado *Bauhinia rufa* ((Bong.) Steud.) apresenta menos do que 15 dias de diferença na idade das folhas produzidas no mesmo ramo (Damascos et al. 2005a). A alongação do ramo nas espécies DE ocorre dentro de um curto período após a abertura da gema (Damascos et al. 2005a; Damascos 2008), sendo as folhas expandidas uma massa significativa para os ramos imaturos (Bozzuto e Wilson 1988). A maior AF nas DE que nas SD e SV provavelmente é consequência da menor inclinação do ramo. Ramos plagiotrópicos nas DE permitem maior exposição foliar evitando o sombreamento mesmo com folhas maiores (Figura 1) que nas SD e SV (Tabela 4 e Figura 2). Por outro lado, espécies SD e SV apresentam menor AF, o que atenua o sombreamento entre as folhas em ramos ortotrópicos. Dessa forma, houve um aumento da inclinação dos ramos, mas a AF apresentou um gradiente oposto desde DE até SV.

Ao contrário das características fisiológicas foliares ( $P_{nmax}$  e Chl) e TVF as características morfológicas (AF e IR) apresentaram um gradiente entre os três grupos fenológicos. A similaridade das características fisiológicas foliares poderia ser consequência do semelhante TVF entre os grupos. O TVF é uma característica que regula a fisiologia foliar como a  $P_{nmax}$ , conteúdo de nitrogênio e de fósforo em espécies de florestas temperadas e tropicais (Reich et al. 1995; Reich et al. 1997; Reich et al. 1999). Espécies que apresentam reduzido TVF necessitam de alta capacidade fotossintética para rapidamente compensar os custos de construção e manutenção da folha. No entanto, espécies com elevado TVF apresentam um período maior para realizar fotossíntese e retornar os recursos investidos na construção e manutenção foliar (Reich et al. 1995; Reich et al. 1999). Portanto, folhas com maior TVF geralmente apresentam uma menor

capacidade fotossintética associada e reduzido conteúdo de nitrogênio e fósforo foliares. No cerrado *stricto sensu* as espécies arbóreas dos distintos grupos fenológicos apresentam similar TVF quando ambos tipos foliares (FB e FD) foram considerados resultando, portanto, em características fisiológicas foliares semelhantes (Figura 2). O padrão de deciduidade foliar não é o resultado do TVF, mas é uma consequência das diversas coortes de folhas produzidas continuamente ao longo do ano nas espécies SD e SV ou produzidas em forma de pulso nas espécies DE. Provavelmente, o principal fator que diferencia o ganho de carbono entre as folhas de um mesmo ramo nas espécies arbóreas estudadas é a inclinação do ramo, que regula a interceptação de luz e consequentemente, o sombreamento entre as folhas. Dessa forma, a inclinação do ramo determina as similaridades das características morfofisiológicas entre FB e FD encontradas nas DE e as diferenças entre essas folhas nas SD e SV. Por outro lado, valores similares de TVF resultam na semelhança das características fisiológicas foliares entre os grupos fenológicos.

Em conclusão, o forte sombreamento entre folhas nos ramos ortotrópicos nas espécies SD e SV é um importante fator que influencia  $P_{nmax}$  nas FB e FD. Essas espécies apresentam menor área por folha e somente as folhas mais novas e distais nos ramos recebem alta intensidade de irradiância solar apresentando maiores valores de  $P_{nmax}$ . As folhas mais velhas e basais nos ramos ortotrópicos nas espécies SD e SV são intensamente sombreadas, apresentando reduzida  $P_{nmax}$ . Por outro lado, espécies DE apresentaram ramos plagiotrópicos proporcionando similar intensidade de irradiância ao longo do ramo, o que resulta em similar  $P_{nmax}$  entre FB e FD e possibilita maior área por folha. A similaridade do TVF entre as espécies arbóreas estudadas pode explicar a semelhança de  $P_{nmax}$  entre os distintos grupos fenológicos, pois essas folhas teriam o mesmo tempo disponível para retornar os custos de construção e manutenção.

## Agradecimentos

Os autores JPS e CHBAP agradecem as bolsas concedidas pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, CNPq – Brasil, e o Dr. Gustavo Maia Souza e o Dr. Rafael Ribeiro pelas estimulantes críticas ao manuscrito.

## Referências

- Bozzuto, L.M., and Wilson, B.F. 1988. Branch angle in red maple trees. *Can. J. For. Res.* **18**: 643-646.
- Damascos, M.A., Prado, C.H.B.A., and Ronquim, C.C. 2005a. Bud composition, branching patterns and leaf phenology in Cerrado woody species. *Ann. Bot.* **96**: 1075-1084.
- Damascos, M.A., Ronquim, C.C., and Prado, C.H.B.A. 2005b. Gas exchange and plant growth after defoliation on *Leandra lacunosa*, a cerrado woody species with continuous leaf production. *Braz. Arch. Biol. Techn.* **48**: 967-974.
- Damascos, M.A. 2008. Conteúdo das gemas, momento da brotação e padrão de produção de folhas em espécies lenhosas do cerrado [online]. Available from [HTTP://www.manole.com.br/fisiologiavegetal/textos%20corrigidos/rhdamascos.pdf](http://www.manole.com.br/fisiologiavegetal/textos%20corrigidos/rhdamascos.pdf). [accessed 06 August 2008].
- Kanegae, M.F., Braz, V.S., and Franco, A.C. 2000. Efeitos da seca sazonal e disponibilidade de luz na sobrevivência e crescimento de *Bowdichia virgilioides* em duas fitofisionomias típicas dos cerrados do Brasil Central. *Rev. bras. Bot.* **23**: 459-468.
- Kanno, S.S. 1998. Estudo ecofisiológico de duas espécies nativas do cerrado: *Kielmeyera coriacea* e *Kielmeyera variabilis* – A disponibilidade hídrica e sua relação com as trocas

- gasosas, o potencial hídrico foliar e a fenologia. PhD thesis, Federal University of São Carlos, São Carlos, São Paulo.
- Kikuzawa, K. 2003. Phenological and morphological adaptations to the light environment in two woody and two herbaceous plant species. *Funct. Ecol.* **17**: 29-38.
- Kikuzawa, K., Koyama, H., Umeki, K., and Lechowicz, M.J. 1996. Some evidence for an adaptive linkage between leaf phenology and shoot architecture in sapling trees. *Funct. Ecol.* **10**: 252-257.
- Kitajima, K., Mulkey, S.S., Samaniego, M., and Wright, S.J. 2002. Decline of photosynthetic capacity with leaf age and position in two tropical pioneer tree species. *Am. J. Bot.* **89**: 1925-1932.
- Lenza, E., and Klink, C.A. 2006. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Rev. bras. Bot.* **29**: 627-638.
- Mediavilla, S., and Escudero, A. 2003. Photosynthetic capacity, integrated over the lifetime of a leaf, is predicted to be independent of longevity in some tree species. *New Phytol.* **159**: 203-211.
- Monteiro, J.A.F., and Prado, C.H.B.A. 2006. Apparent carboxylation efficiency and relative stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in an evergreen cerrado species during water stress. *Photosynthetica* **44**: 39-45.
- Oliveira, F.F., and Batalha, M.A. 2005. Lognormal abundance distribution of woody species in a cerrado fragment (São Carlos, southeastern Brazil). *Rev. bras. Bot.* **28**: 39-45.
- Paula, N.F. 2002. Capacidade fotossintética, deciduidade e teor de nitrogênio e fósforo em espécies lenhosas do cerrado. PhD thesis, Federal University of São Carlos, São Carlos, São Paulo.

- Prado, C.H.B.A., and Moraes, J.A.P.V. 1997. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica* **33**: 103-112.
- Prado, C.H.B.A., Wenhui, Z., Rojas, M.H.C., and Souza, G.M. 2004. Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. *Braz. J. Plant Physiol.* **16**: 7-16.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Kloeppel, B.D., and Ellsworth, D.S. 1995. Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. *Oecologia* **104**: 24-30.
- Reich, P.B., Walters, M.B., and Ellsworth, D.S. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **94**: 13730-13734.
- Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B., Vose, J.M., Gresham, C., Volim, J.C., and Bowman W.D. 1999. Generality of leaf traits relationships: a test across six biomes. *Ecology* **80**: 1955-1999.
- Ribeiro, J.F., and Walter, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do Bioma Cerrado. *In Cerrado: Ambiente e Flora. Edited by S.M. Sano, and S.P. Almeida.* EMBRAPA, Planaltina, Brazil. pp. 89-166.
- Tolentino, M. 1967. Critic study about the climate of the region of São Carlos. Prefeitura Municipal de São Carlos, São Carlos, São Paulo.
- Williams, R.J., Myers, B.A., Muller, W.J., Duff, G.A., Eamus, D. 1997. Leaf phenology of woody species in a north Australian tropical savanna. *Ecology* **78**: 2542-2558.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis.* Fourth edition. New Jersey, Prentice Hall, Upper Saddle River.

Tabela 1. Valores médios ( $\pm$ EP) da altura, circunferência do caule à altura do peito (CAP) e algumas características da folhagem das seis espécies arbóreas do Cerrado estudadas. DE=decíduas, SD=semidecíduas, SV=sempreverdes, SI=sincrônico, CO=contínuo, HE=helicoidal, AL=alterna dística, OD=oposta e decusa, SI=simples, CO=composta.

Espécies	Altura (cm) n = 5	CAP (cm) n = 5	Grupo fenológico <sup>a</sup>	Padrão de produção foliar	Filotaxia/forma foliar
<i>Diospyros hispida</i> A. DC. (Ebenaceae)	250±18	16,6±1,4	DE	SI <sup>b</sup>	HE/SI
<i>Kielmeyera variabilis</i> Mart. & Zucc. (Clusiaceae)	226±22	20,4±3,4	DE	SI	HE/SI
<i>Casearia sylvestris</i> Sw. (Salicaceae)	164±11	8,6±0,4	SD	CO	AL/SI
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K. Schum.) A. Robyns (Malvaceae)	178±23	13,6±2,7	SD	CO	AL/CO
<i>Miconia ligustroides</i> (DC.) Naudin (Melastomataceae)	244±46	13,8±3,3	SV	CO	OD/SI
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker (Asteraceae)	238±43	18,2±3,6	SV	CO	AL/SI

<sup>a</sup>De acordo com Paula (2002) e observação prévia dos autores; <sup>b</sup>Damascos (2008)

Tabela 2. Características morfofisiológicas e irradiância (valor médio±EP) das folhas basais (FB) e distais (FD) sobre os ramos nas seis espécies arbóreas de Cerrado com distintas decíduidades da folhagem. Diferentes letras na mesma linha indicam diferenças significativas (teste t de Student,  $p < 0,05$ ) entre folhas basais e distais na mesma espécie. Chl=índice de clorofila (n=20),  $P_{nmax}$ =fotossíntese líquida máxima,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (n=20), AF=área foliar,  $\text{cm}^2$  (n=12), RI=radiação incidente em porcentagem relativa à área aberta considerada como 100%.

Característica foliar	Decíduas				Semidecíduas				Sempreverdes			
	<i>Diospyros</i>		<i>Kielmeyera</i>		<i>Casearia</i>		<i>Eriotheca</i>		<i>Miconia</i>		<i>Piptocarpha</i>	
	<i>hispida</i>		<i>variabilis</i>		<i>sylvestris</i>		<i>gracilipes</i>		<i>ligustroides</i>		<i>rotundifolia</i>	
	FB	FD	FB	FD	FB	FD	FB	FD	FB	FD	FB	FD
Chl	43±3 a	45±2 a	19±1 a	16±1 a	28±1 a	22±2 b	28±2 a	28±2 a	49±4 a	42±4 a	35±3 a	31±3 a
$P_{nmax}$	4,0±0,5 a	5,0±0,5 a	5,0±0,5 a	4,0±0,5 a	4,0±0,5 a	4,0±0,5 a	5,0±0,5 b	6,0±0,5 a	4,0±0,5 a	5,0±0,5 a	5,0±0,5 b	7,0±0,5 a
AF	48±12 a	64±13 a	35±4 a	31±3 a	7±1 a	3±1 b	68±9 a	49±9 a	8±1 a	8±1 a	13±3 a	12±2 a
II <sup>a</sup>	83±2 a	84±2 a	87±2 a	87±2 a	31±6 b	76±4 a	14±3 b	77±4 a	10±3 b	76±2 a	5±1 b	74±5 a

<sup>a</sup>Mann-Whitney

Tabela 3. Características morfofisiológicas (média±EP) das folhas basais (FB) e distais (FD) considerando conjuntamente as espécies arbóreas de Cerrado estudadas em cada grupo fenológico foliar correspondente. São também mostrados os valores médios ± EP da radiação incidente (RI), expressa em relação ao 100% obtido em área aberta. Diferentes letras na mesma linha indicam diferenças significativas (teste t de Student,  $p < 0,05$ ) entre folhas basais e distais no mesmo grupo fenológico. Chl=índice de clorofila (n=40).  $P_{nmax}$ =fotossíntese líquida máxima,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (n=40), AF=área foliar,  $\text{cm}^2$  (n=24).

Características foliares	Decíduas		Semidecíduas		Sempreverdes	
	FB	FD	FB	FD	FB	FD
Chl	31±2 a	31±1 a	28±1 a	25±2 a	42±2 a	37±2 a
$P_{nmax}$	4,6±0,2 a	4,8±0,2 a	4,1±0,2 b	5,0±0,3 a	4,5±0,3 b	6,1±0,3 a
AF	42±6 a	48±7 a	37±5 a	26±5 a	10±2 a	10±1 a
RI <sup>a</sup>	85±1 a	86±1 a	23±4 b	76±3 a	7±2 b	75±3 a

<sup>a</sup>Mann-Whitney

Tabela 4. Valores médios  $\pm$  EP das características das folhas basais e distais consideradas conjuntamente, do tempo de vida foliar (TVF) e da inclinação do ramo (IR) nas seis espécies arbóreas de Cerrado com diferentes hábitos foliares. Diferentes letras na mesma linha indicam diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) entre espécies. Chl=índice de clorofila (n=40).  $P_{nmax}$ =fotossíntese líquida máxima ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , n=40), AF=área foliar ( $\text{cm}^2$ , n=24).

Características foliares e inclinação do ramo	Decíduas		Semidecíduas		Sempreverdes	
	<i>Diospyros hispidata</i>	<i>Kielmeyera variabilis</i>	<i>Casearia sylvestris</i>	<i>Eriotheca gracilipes</i>	<i>Miconia ligustroides</i>	<i>Piptocarpha rotundifolia</i>
Chl <sup>a</sup>	44 $\pm$ 2 a	18 $\pm$ 1 d	25 $\pm$ 1 c	28 $\pm$ 1 c	45 $\pm$ 3 ab	33 $\pm$ 2 bc
$P_{nmax}$ <sup>a</sup>	4,8 $\pm$ 0,2 ab	4,5 $\pm$ 0,3 ab	3,7 $\pm$ 0,2 b	5,5 $\pm$ 0,3 a	4,8 $\pm$ 0,3 a	5,7 $\pm$ 0,3 a
AF <sup>a</sup>	84 $\pm$ 4 a	41 $\pm$ 1 b	8 $\pm$ 1 d	71 $\pm$ 6 ab	10 $\pm$ 1 d	23 $\pm$ 1 c
TVF <sup>b</sup>	256 $\pm$ 6 a	183 $\pm$ 3 c	260 $\pm$ 4 a	220 $\pm$ 4 b	248 $\pm$ 8 ab	245 $\pm$ 8 ab
IR ( $^{\circ}$ , n=50) <sup>b</sup>	46 $\pm$ 3 c	43 $\pm$ 3 c	59 $\pm$ 3 ab	53 $\pm$ 3 bc	66 $\pm$ 2 a	59 $\pm$ 2 ab

<sup>a</sup>Kruskal-Wallis; <sup>b</sup>ANOVA

**Figura 1.** Irradiância solar (%) desde as folhas distais (posição 1) até as folhas basais ao longo do ramo nas seis espécies arbóreas de cerrado com distintas deciduidades da folhagem. A irradiância total direta em área aberta onde cresciam as espécies estudadas foi considerada como 100%. DE=decíduas, SD=semidecíduas, SV=sempreverdes. n=25 ramos por espécie.

**Figura 2.** Representação esquemática da inclinação do ramo, da fotossíntese líquida máxima, da irradiância, tipo de produção foliar e idade da folha de seis espécies arbóreas em função do tempo (T1, T2 e T3). As setas brancas na posição vertical representam a intensidade da irradiância e as letras no lado direito de cada folha indicam a fase do ciclo foliar (J=jovem; M=madura; V=velha). As setas pretas na posição horizontal representam a intensidade da taxa fotossintética líquida. Valores médios entre o ângulo de inserção do ramo e o horizonte são apresentados em cada grupo fenológico foliar (DE=decídua, SD=semidecídua, SV=sempreverde) em T3. Os valores médios  $\pm$  EP das características das folhas basais e distais em conjunto e da inclinação do ramo em cada grupo fenológico são apresentados à direita na última coluna. Diferentes letras ao lado dos valores indicam diferenças significativas (ANOVA,  $p < 0,05$ ) entre os grupos fenológicos em cada característica foliar correspondente ou na inclinação do ramo. AF=área foliar ( $\text{cm}^2$ , n=48), Chl=índice de clorofila (n=80),  $P_{\text{max}}$ =fotossíntese líquida máxima ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , n=80), IR=inclinação do ramo ( $^\circ$ , n=100), TVF=tempo de vida foliar. Baseado em Kikuzawa et al. (1996).

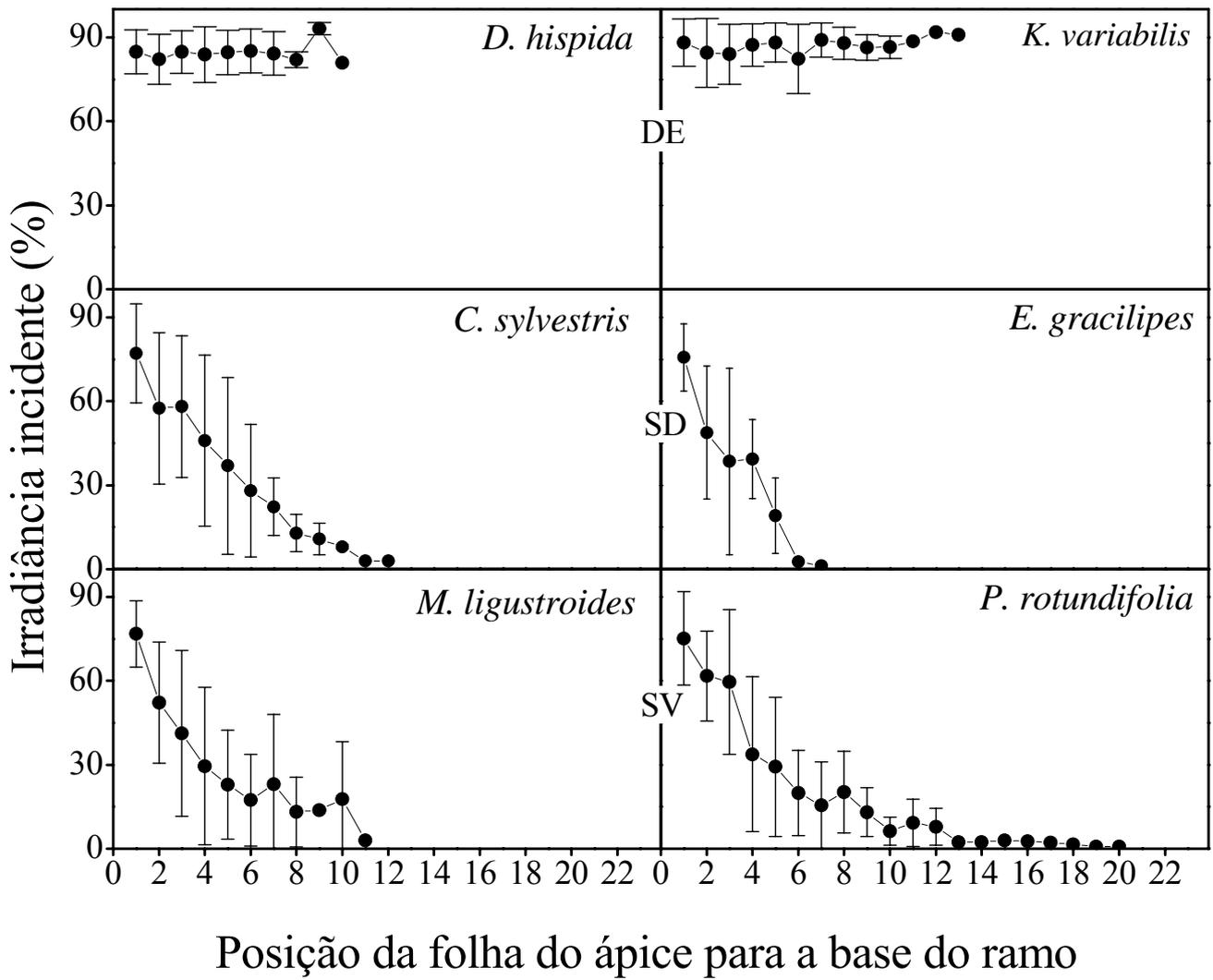


Figura 1

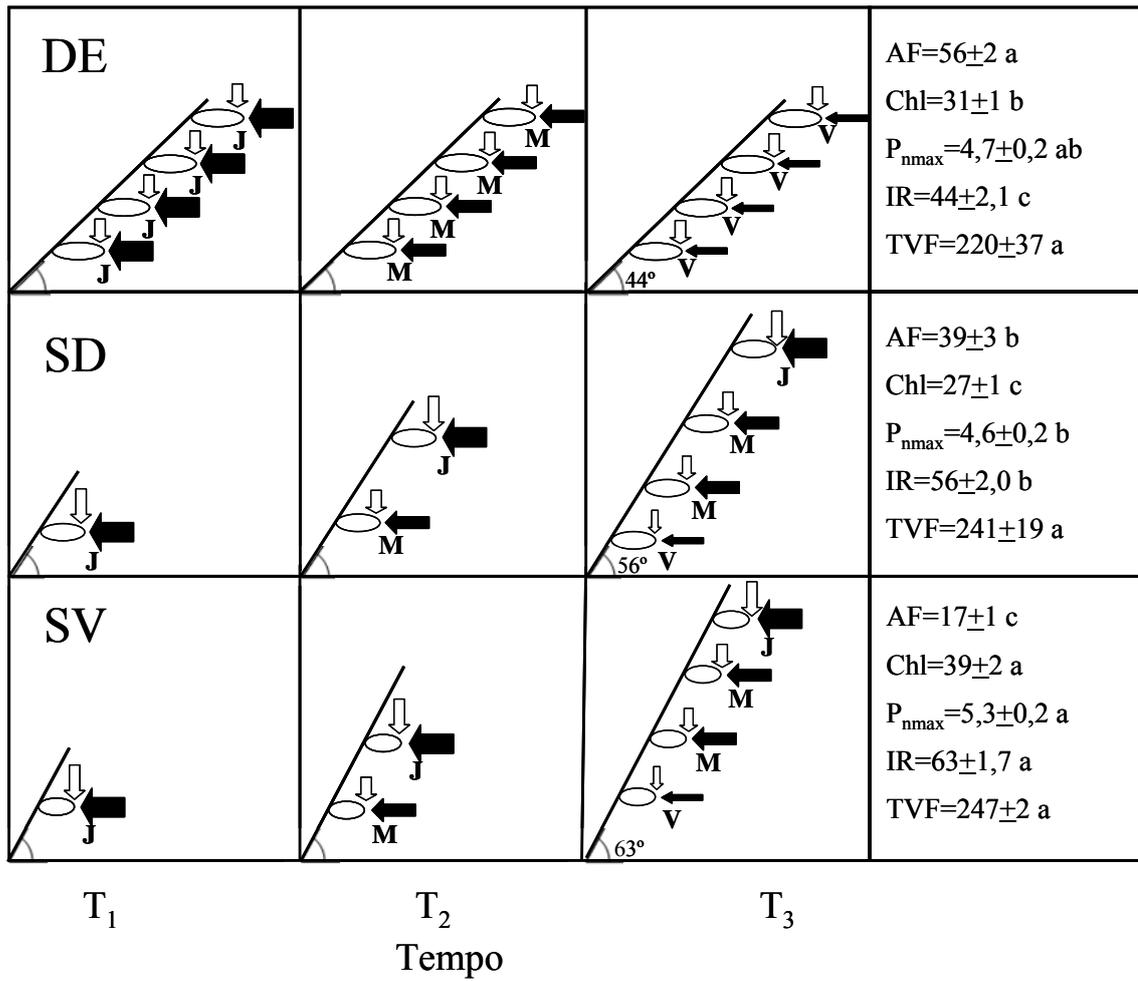


Figura 2

## **CHAPTER I**

### **Shoot inclination, incident irradiance, and morphophysiological traits of basal and distal leaves in six cerrado tree species**

---

**Shoot inclination, incident irradiance, and morphophysiological traits of basal and distal leaves in six cerrado tree species**

João Paulo Souza<sup>1\*</sup>, Carlos Henrique B. A. Prado<sup>2</sup>, Maria A. Damascos<sup>3</sup> and Ana Lúcia S. Albino<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Post-graduate program in Ecology and Natural Resources, Federal University of São Carlos, 13565-905, São Carlos, São Paulo, Brazil, [joaopaulobio@hotmail.com](mailto:joaopaulobio@hotmail.com).

<sup>2</sup>Department of Botany, Federal University of São Carlos, 13565-905, São Carlos, São Paulo, Brazil, [prado\\_chba@yahoo.com.br](mailto:prado_chba@yahoo.com.br).

<sup>3</sup>National University of Comahue, Department of Botany, Quintral 1250, (8400) San Carlos de Bariloche, Argentina, [damascos@crub.uncoma.edu.ar](mailto:damascos@crub.uncoma.edu.ar).

<sup>4</sup>Undergraduate of Biological Sciences, 13565-905, Federal University of São Carlos, São Carlos, São Paulo, Brazil, [ana28\\_9@yahoo.com.br](mailto:ana28_9@yahoo.com.br).

\*Author for correspondence. Fax: +55-16-33518308; Tel.: +55-16-33518385; e-mail: [joaopaulobio@hotmail.com](mailto:joaopaulobio@hotmail.com)

## **Abstract**

This study investigated the relationship between shoot inclination and morphophysiological traits of basal (BL) and distal (DL) leaves in six cerrado trees. Deciduous showed slanting (plagiotropic) shoots (44°) and larger leaf area than semideciduous and evergreen, which showed erect (orthotropic) shoots (56 and 63°, respectively). Despite larger leaf area, incident solar irradiance at shoot base in deciduous was around 85% in relation to full irradiance, while in semideciduous and evergreen only 23% of solar irradiance reached on BL. Similar maximum net photosynthesis ( $P_{nmax}$ ) was found between BL and DL in deciduous. Contrastingly, semideciduous and evergreen showed significant decreasing of  $P_{nmax}$  in BL. Plagiotropic shoots of deciduous allow similar irradiance along shoots, resulting in similar  $P_{nmax}$  along shoot. On the other hand, orthotropic shoots of semideciduous and evergreen resulted in shading and decreasing of  $P_{nmax}$  on BL. However, considering BL and DL together, there was not significant difference of leaf-life-span or  $P_{nmax}$  among deciduous, semideciduous and evergreen. Therefore, shoot inclination and shading among leaves on same shoot should be significant influencing leaf morphophysiological traits along shoots in cerrado trees. On the other hand, similar leaf-life-span among phenological groups resulted in absence of  $P_{nmax}$  differences when BL and DL were considered together.

Key-Words: erect shoots, leaf deciduousness, maximum net photosynthesis, leaf-life-span, shading among leaves, slanting shoots.

## Introduction

Species with synchronic leaf production avoid leaf self-shading by displaying leaves in a flush on slanting (plagiotropic) shoots, where solar irradiance is evenly distributed along shoot (Kikuzawa et al. 1996). In these species, similar availability of irradiance allows comparable photosynthetic capacity along slanting shoots (Kikuzawa et al. 1996; Kikuzawa 2003). Conversely, species with continuous leaf production show erect (orthotropic) shoots with basal leaves receiving lower incident irradiance than distal ones (Kikuzawa 2003). Basal leaves on orthotropic shoots show lower maximum net photosynthesis ( $P_{nmax}$ ) and leaf mass per area than distal ones due of aging and shading effects (Kitajima et al. 2002; Mediavilla and Escudero 2003). These relationships among shoot inclination, type of leaf production, leaf position on shoot, and  $P_{nmax}$  are known in temperate environments (Kikuzawa et al. 1996; Kikuzawa 2003). However, there is not information about shoot-foliage relationships in neotropical vegetations, such as in Cerrado.

Cerrado *sensu stricto* is a vegetation physiognomy with slight light restriction to adult woody plants with shoots growing above herbaceous layer, where the canopies of trees rarely touch each other (Ribeiro and Walter 1998). Only in dense woody Cerrado physiognomy (*cerradão*) canopies touch each other frequently, performing a continuous layer, which decreases the irradiance load on beneath strata (Kanegae et al. 2000). Despite great irradiance variability inside Cerrado physiognomies, there are few data about how leaf position along shoot and shoot inclination affect light incidence in these vegetation. Damascos et al. (2005b) investigated the effect of continuous leaf production on  $P_{nmax}$  along shoot in a potted evergreen cerrado species with erect shoots (*Leandra lacunosa* Cogn.). Basal leaves of *L. lacunosa* showed lower  $P_{nmax}$  and leaf mass per area than the middle and apical shoot leaves, which could be a consequence of shading caused by new upper leaves on erect shoots in *L.*

*lacunosa*. Shading resulted by overlapping leaves and shoots inside canopy could be more relevant in cerrado *stricto sensu* than the shading caused by neighboring crowns.

Shading among leaves on same shoot and shoot inclination would be responsible for similarities or significant morphophysiological differences between basal and distal leaves on shoots of cerrado tree species. Synchronic leaf production in cerrado tree species (Paula 2002; Damascos et al. 2005a; Damascos 2008) probably takes place on plagiotropic shoots with leaves exposed to similar irradiance intensity, resulting in equivalent morphophysiological leaf traits in same shoot. On the other hand, evergreen and semideciduous cerrado tree species with continuous leaf production (Damascos et al. 2005a; Lenza and Klink 2006; Damascos 2008) likely have orthotropic shoots with significant shading among leaves, resulting in differences of morphophysiological traits between basal and distal leaves. Co-occurrence of deciduous, semideciduous and evergreen tree species in cerrado *sensu stricto* (Paula 2002; Damascos et al. 2005a; Lenza and Klink 2006) provides simultaneous comparison of leaf morphophysiological traits along shoot among species with distinct leaf deciduousness. In this study we analyzed the influence of leaf position, shoot inclination, and incident irradiance along shoots on morphophysiological traits of basal and distal leaves in six cerrado tree species with distinct patterns of leaf deciduousness. We hypothesized that leaf deciduousness necessarily is linked with shoot inclination and shading intensity among leaves in same shoot in trees growing in cerrado *stricto sensu* physiognomy such as in temperate environments (Kikuzawa et al. 1996; Kikuzawa 2003). Specifically, we addressed the following questions: (1) Are there differences in shoot inclination and incident irradiance along shoots in tree species? (2) Do basal and distal leaves in same shoot differ about leaf morphophysiological traits? (3) Is there any relationship among leaf deciduousness, irradiance attenuation, shoot inclination, and leaf morphophysiological traits?

## **Materials and methods**

*Study area* – The study was carried out in a cerrado *sensu stricto* physiognomy within a 86-ha protected area, in Federal University of São Carlos, São Paulo State, Brazil (21°58'–22°00' S e 47°51'–47°52' W). Regional climate is tropical with dry season between April and September followed by a wet season between October and March (Prado et al. 2004; Damascos et al. 2005a; Monteiro and Prado 2006). According to Köppen climatic classification, the region is between Aw e Cwa (Tolentino 1967). The local meteorological station recorded, from 1939 to 2007, the annual average ( $\pm$ SD) values of rainfall (1420 $\pm$ 168 mm), and air temperature (22 $\pm$ 0.4° C). During the period of shoot inclination and leaf morphophysiological traits measurements (from 01/03/2006 to 30/04/2006) the total rainfall was 22 mm and the mean air temperature ( $\pm$ SD) was 22 $\pm$ 1° C. The soil of the study site was classified as dystrophic oxisol, poor in nutrient, with water content from 0 to 3 m depth following the seasonal pattern of rainfall (Kanno 1998). In the study area the canopies of trees rarely touch each other growing above a well-defined shrub and herbaceous strata, which characterizes a typical cerrado *sensu stricto* physiognomy (Ribeiro and Walter 1998).

*Plant species* – The six species studied (Table 1) were selected by being abundant in the study area (Oliveira and Batalha 2005) and separated in three leaf phenological groups: deciduous (DE), semideciduous (SD) and evergreen (EV). Five adult individuals of each species growing under full solar irradiance were marked for morphophysiological determinations. The pattern of leaf deciduousness was characterized according to Williams et al. (1997) and Paula (2002): DE species lose all leaves in dry season being leafless around 30 days, SD lose more than half of leaves in dry season and EV maintain almost the same area of foliage along the year.

*Shoot inclination, incident irradiance along shoot and leaf-life-span determination* – Five adult individuals of each species were marked for determining the angle of shoot insertion of current-year shoots produced on growing season from 09/2005 to 03/2006. All morphophysiological measurements were carried out on current-year shoots. These shoots were easily identified by supporting green leaves, being at the periphery of the canopy and on thicker parental leafless shoots. The angle of shoot insertion was determined in April 2006, at the end of growing period. A thin horizontal bar crossed by 2.0 m vertical bar was positioned at the insertion of each current-year shoot. A plummet was utilized to check the perpendicular position of the vertical bar. The thin horizontal bar was used as reference to determine the angle between the current-year shoot and the horizon using a compass. Ten current-year shoots in each individual were used for determining the mean value of the angle of shoot insertion (n=50 shoots per species).

Incident irradiance on each leaf along the current-year shoot was determined at 12:00 h in April 2006 with a Phywe luxmeter (Göttingen, Germany). Full solar irradiance (considered as 100%) was measured in open area of cerrado *sensu stricto* holding the luxmeter probe perpendicular to the solar beams. The luxmeter sensor on the top of the probe was placed at the side of each leaf along the current-year shoot, in same position of leaf blade in relation to solar beams. Therefore, the incident irradiance was not 100% even on distal leaves on shoot apex, because of leaf blades were not exactly at the right angle in relation to solar beams. Incident irradiance along shoot was determined in five current-year shoots in each one of five individuals previously marked (n=25 shoots per species).

At the end of the dry season in July 2006, five buds were marked before its break in each one of five individuals of study species for determining the leaf-life-span (LLS). Each bud marked was on distinct shoot in the canopy. The LLS was determined since the leaf formation in August 2006 up to the leaf senescence on shoots originated from marked buds

(n=25 shoots per species). All new leaves on shoots were individually marked for determining LLS. The end of leaf-life was considered when the leaf became yellowish, about 90% of total leaf area, or when leaf fall took place.

*Maximum net photosynthesis, chlorophyll index and leaf area* – In March 2006, four current-year shoots in each one of five individuals in study species were used for determining the maximum net photosynthesis ( $P_{\text{max}}$ ) under saturation of photosynthetic photon flux density (PPFD) in basal (BL) and distal leaves (DL) on same shoots (n=20 shoots per species).  $P_{\text{max}}$  measurements were carried out in the morning between 08:00 and 10:00 h. An infrared gas analyzer (ADC, LCA-4, Hoddesdon, UK) functioning in a open mode was utilized for obtaining  $P_{\text{max}}$  under PPFD of  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Prado and Moraes 1997) provided by a light source (PLU-002, ADC) attached to a narrow Parkinson leaf chamber (PLCN-4, ADC). Peltier system (ADC) kept PLCN-4 at 25-27° C. The leaf inside the PLCN-4 worked under 40-50 % of air relative humidity and ambient  $\text{CO}_2$  concentration at  $353 \pm 1 \mu\text{mol mol}^{-1}$ . Only expanded BL and DL covering the whole PLCN-4 area ( $11.53 \text{ cm}^2$ ), without damage, senescence, or pathogens were selected to  $P_{\text{max}}$  determinations. The chlorophyll index (Chl) was obtained in March 2006 using the Chlorophyll Content Meter CCM-200 (Optical Science, Tyngsboro, USA) on each BL and DL utilized for  $P_{\text{max}}$  determinations. Three individuals of each species were utilized for leaf area (LA) determinations of BL and DL in March 2006, considering four current-year shoots in each individual (n=12 shoots per species). Only one expanded BL and DL in each shoot (n=12) were selected for LA measurements, according the same criteria for  $P_{\text{max}}$  determinations. The image of each BL and DL was digitalized by a scanner and the area was determined in laboratory using the software Pro-Image version 4.0 (Media Cybernetics, USA).

*Data analysis* – Average values  $\pm$  standard error (SE) for all leaf traits, shoot inclination, and incident irradiance were calculated separately in each species and in every phenological groups (deciduous, semideciduous and evergreen). Kolmogorov-Smirnoff test (Zar 1999) was used for verifying normality of leaf traits data (LLS,  $P_{\text{max}}$ , LA and Chl), the percentage of incident irradiance and the shoot inclination. Parametric variance analyzes (ANOVA) and pos-hoc Tukey test were used to investigate possible differences of LLS and shoot inclination among species separately or jointed in corresponding leaf phenological group.

Differences between BL and DL traits in each species were previously analyzed to determine the effect of leaf position along shoot.  $P_{\text{max}}$ , LA, and Chl were compared between BL and DL in each species and each leaf phenological group using a Student t test (Zar 1999). The irradiance was compared between BL and DL in each species and in every leaf phenological group using the Mann-Whitney test.

The corresponding values of leaf traits from BL and DL were grouped and compared among all species. Grouped data related to leaf traits of BL and DL (species separately) did not show normal distribution and the Kruskal-Wallis test and the test of Dunn were used for verifying significant differences among species. The ANOVA and the Tukey test were used for checking differences of leaf traits among phenological groups with BL and DL grouped. One schematic representation about the relationship among light intensity, maximum net photosynthesis, leaf age, and shoot inclination in each leaf phenological group were performed according to Kikuzawa et al. (1996).

## **Results**

The deciduous species (DE) *Diospyros hispida* and *Kielmeyera variabilis* have similar incident irradiance along shoots (Figure 1). In these DE species 85% of full solar irradiance, in average, reaches the leaf blades from the top up to the base of the shoots. Contrastingly,

semideciduous species (SD) *Casearia sylvestris* and *Eriotheca gracilipes* and evergreen species (EV) *Miconia ligustroides* and *Piptocarpha rotundifolia* showed a clear gradient of incident irradiance from the apex (75%) to the shoot base, where less than 20% of full irradiance was found (Figure 1). Therefore, the percentage of irradiance did not differ ( $p>0.05$ ) between BL and DL in DE species (Table 2). On the other hand, it was measured only between 5-31% of full incident irradiance on BL in SD and EV species (Table 2).

There were not significant differences ( $p>0.05$ ) of  $P_{nmax}$  between BL and DL in DE species, in SD species *C. sylvestris* and in EV species *M. ligustroides* (Table 2). Only *C. sylvestris* showed significant differences ( $p<0.05$ ) of Chlorophyll index (Chl) and leaf area (LA) between BL and DL (Table 2). Similarities or differences about morphophysiological traits between BL and DL were highlighted when it was analyzed considering species in leaf phenological groups (Table 3). Only SD and EV showed higher  $P_{nmax}$  in DL than BL. There was not significant difference ( $p<0.05$ ) in irradiance between BL and DL only in DE species. On the other hand, Chl and LA did not differ between BL and DL in any leaf phenological group (Table 3).

Deciduous species presented plagiotropic shoots, while SD and EV species showed orthotropic shoots (Table 4). Some trends were revealed in Table 4 considering morphophysiological traits of BL and DL jointed in each study species. The LLS and the leaf physiological traits (Chl and  $P_{nmax}$ ) did not show a clear gradient among leaf phenological groups. On the other hand, LA decreased and shoot inclination increased from DE to EV. Therefore, morphological traits as LA and shoot inclination showed a clear gradient among phenological groups, but LLS and leaf physiological traits as Chl and  $P_{nmax}$  did not. Indeed, there was a clear decreasing of LA accompanied by increasing in shoot angle from DE to EV when both kind of study leaves and species were jointed in corresponding phenological group (Figure 2). Therefore, the results from Figure 2 confirmed what was found in Table 4; there is

not a clear trend of variation about LLS and leaf physiological traits (Chl and  $P_{nmax}$ ) but there is a clear gradient of morphological traits (LA and SI) among phenological groups.

The schematic representation of shoot and leaf growth at three different times on Figure 2 reveals the interdependence among the kind of leaf production, shoot inclination and the solar irradiance intensity along shoots. Deciduous species have plagiotropic shoots, leaf production in a flush (synchronic, according to Damascos et al. 2005a; Lenza and Klink 2006) and do not have significant differences of solar irradiance along shoots during the growth of new foliage. Contrastingly, semideciduous and evergreen study species have orthotropic shoot, continuous leaf productions (according to Damascos et al. 2005a; Lenza and Klink 2006) and significant irradiance attenuation from apex to the shoot base during the growth of new upper leaves.

## **Discussion**

Orthotropic shoots and continuous leaf production in SD and EV species probably are important traits intervening on  $P_{nmax}$  in BL and DL. Leaf age in erect shoots of SD and EV species vary about months due to the continuous leaf production (Damascos et al. 2005a; Lenza and Klink 2006). However,  $P_{nmax}$  measurements were carried out at the peak of the growing season in March, when the foliage did not show any signal of senescence. Therefore, the differences of  $P_{nmax}$  between BL and DL found in SD and EV species should be a consequence of leaf shading caused by continuous leaf production in orthotropic shoots. Indeed, basal leaves in SD and EV species received between 7-23% of the total incident irradiance measured in open area (Table 3).

On the other hand, basal and distal leaves did not show differences of  $P_{nmax}$  in DE species, probably due to similar irradiance along shoot during the leaf-life-span. Plagiotropic shoots in DE species could be a result of repeatedly addition of mass due to the synchronic

leaf production (Kikuzawa et al. 1996). For instance, the DE species of Cerrado *Bauhinia rufa* showed less than 15 days of difference in age of leaves produced in same shoot (Damascos et al. 2005a). Besides, the shoot elongation in DE species occur within a short period after leaf bud break (Damascos et al. 2005a; Damascos 2008), and expanded leaves should have a significant contribution in weight in immature shoots (Bozzuto and Wilson 1988). Greater LA in DE than SD and EV probably is a consequence of low shoot inclination in DE. Plagiotropic shoots allows high leaf display avoiding the self-shading of the foliage in DE species (Figure 1) even with larger leaf area than SD and EV (Table 4 and Figure 2). On the other hand, SD and EV species showed low LA which results in an attenuation of shading among leaves in orthotropic shoots. In fact, there is a clear increase of shoot inclination and the opposite trend about LA from DE to EV.

Unlike LLS and physiological leaf traits as  $P_{nmax}$  and Chl, the morphological characteristics showed a gradient of mean values among phenological groups. Similarities of physiological leaf traits could be a consequence of similar LLS among phenological groups. LLS seems to be an important trait that regulates some leaf physiological characteristics as  $P_{nmax}$ , nitrogen and phosphorus contents in temperate and tropical forest species (Reich et al. 1995; Reich et al. 1997; Reich et al. 1999). Species with low LLS need to have high photosynthetic capacity to pay quickly the costs of construction, defense and maintenance of leaves. On the other hand, species with high LLS have more time to carried out net photosynthesis and to return the resources invested in leaf (Reich et al. 1995; Reich et al. 1999). Therefore, leaves with high LLS usually presents an associated low photosynthetic capacity and low nitrogen and phosphorus contents. In cerrado *sensu stricto*, the studied tree species with distinct leaf deciduousness presented similar LLS when both BL and DL were grouped. Therefore, the physiological leaf traits resulted in similar values (Figure 2). The pattern of leaf deciduousness is not related to LLS, but it is a consequence of several leaf

cohorts produced continuously along the year in SD and EV species, which does not occur in DE with synchronic leaf production. Probably, the main trait that influences carbon gain among leaves in the same shoot in cerrado trees is the shoot inclination, which regulates the shading among leaves, and consequently, the light available inside the foliage. Thus, the shoot inclination determines the similarities of morphophysiological traits between BL and DL in DE and the differences between these leaves in SD and EV. On the other hand, comparable values of LLS determines the absence of differences of physiological leaf traits among phenological groups.

In conclusion, the higher shading among leaves in orthotropic shoots in SD and EV species is an important feature influencing  $P_{nmax}$  in BL and DL. These species present low leaf area likely for avoiding foliage self-shading and only newer distal leaves on shoots receive high intensity of solar irradiance. The older basal leaves in erect shoots in SD and EV species are intensely shaded, showing low  $P_{nmax}$ . On the other hand, DE species have plagiotropic shoots allowing similar intensity of irradiance along shoot, which results in similar  $P_{nmax}$  between BL and DL and allows high leaf area without intense foliage self-shading. Similar LLS among studied tree species explains similarities of  $P_{nmax}$  in distinct phenological groups, because these leaves have same time to pay the costs of allocated resources in their machinery.

### **Acknowledgements**

JPS and CHBAP acknowledge the scholarships awarded by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, CNPq – Brazil, and to Dr. Gustavo Maia Souza e Dr. Rafael Ribeiro by stimulating criticism of the manuscript.

### **References**

- Bozzuto, L.M., and Wilson, B.F. 1988. Branch angle in red maple trees. *Can. J. For. Res.* **18**: 643-646.
- Damascos, M.A., Prado, C.H.B.A., and Ronquim, C.C. 2005a. Bud composition, branching patterns and leaf phenology in Cerrado woody species. *Ann. Bot.* **96**: 1075-1084.
- Damascos, M.A., Ronquim, C.C., and Prado, C.H.B.A. 2005b. Gas exchange and plant growth after defoliation on *Leandra lacunosa*, a cerrado woody species with continuous leaf production. *Braz. Arch. Biol. Techn.* **48**: 967-974.
- Damascos, M.A. 2008. Conteúdo das gemas, momento da brotação e padrão de produção de folhas em espécies lenhosas do cerrado [online]. Available from [HTTP://www.manole.com.br/fisiologiavegetal/textos%20corrigidos/rhdamascos.pdf](http://www.manole.com.br/fisiologiavegetal/textos%20corrigidos/rhdamascos.pdf). [accessed 06 August 2008].
- Kanegae, M.F., Braz, V.S., and Franco, A.C. 2000. Efeitos da seca sazonal e disponibilidade de luz na sobrevivência e crescimento de *Bowdichia virgilioides* em duas fitofisionomias típicas dos cerrados do Brasil Central. *Rev. bras. Bot.* **23**: 459-468.
- Kanno, S.S. 1998. Estudo ecofisiológico de duas espécies nativas do cerrado: *Kielmeyera coriacea* e *Kielmeyera variabilis* – A disponibilidade hídrica e sua relação com as trocas gasosas, o potencial hídrico foliar e a fenologia. PhD thesis, Federal University of São Carlos, São Carlos, São Paulo.
- Kikuzawa, K., Koyama, H., Umeki, K., and Lechowicz, M.J. 1996. Some evidence for an adaptive linkage between leaf phenology and shoot architecture in sapling trees. *Funct. Ecol.* **10**: 252-257.
- Kikuzawa, K. 2003. Phenological and morphological adaptations to the light environment in two woody and two herbaceous plant species. *Funct. Ecol.* **17**: 29-38.

- Kitajima, K., Mulkey, S.S., Samaniego, M., and Wright, S.J. 2002. Decline of photosynthetic capacity with leaf age and position in two tropical pioneer tree species. *Am. J. Bot.* **89**: 1925-1932.
- Lenza, E., and Klink, C.A. 2006. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Rev. bras. Bot.* **29**: 627-638.
- Mediavilla, S., and Escudero, A. 2003. Photosynthetic capacity, integrated over the lifetime of a leaf, is predicted to be independent of longevity in some tree species. *New Phytol.* **159**: 203-211.
- Monteiro, J.A.F., and Prado, C.H.B.A. 2006. Apparent carboxylation efficiency and relative stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in an evergreen cerrado species during water stress. *Photosynthetica* **44**: 39-45.
- Oliveira, F.F., and Batalha, M.A. 2005. Lognormal abundance distribution of woody species in a cerrado fragment (São Carlos, southeastern Brazil). *Rev. bras. Bot.* **28**: 39-45.
- Paula, N.F. 2002. Capacidade fotossintética, deciduidade e teor de nitrogênio e fósforo em espécies lenhosas do cerrado. PhD thesis, Department of Botany, Federal University of São Carlos, São Carlos, São Paulo.
- Prado, C.H.B.A., and Moraes, J.A.P.V. 1997. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica* **33**: 103-112.
- Prado, C.H.B.A., Wenhui, Z., Rojas, M.H.C., and Souza, G.M. 2004. Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. *Braz. J. Plant Physiol.* **16**: 7-16.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Kloeppel, B.D., and Ellsworth, D.S. 1995. Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. *Oecologia* **104**: 24-30.

- Reich, P.B., Walters, M.B., and Ellsworth, D.S. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **94**: 13730-13734.
- Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B., Vose, J.M., Gresham, C., Volim, J.C., and Bowman W.D. 1999. Generality of leaf traits relationships: a test across six biomes. *Ecology* **80**: 1955-1999.
- Ribeiro, J.F., and Walter, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do Bioma Cerrado. *In Cerrado: Ambiente e Flora. Edited by S.M. Sano, and S.P. Almeida.* EMBRAPA, Planaltina, Brazil. pp. 89-166.
- Tolentino, M. 1967. Critic study about the climate of the region of São Carlos. Prefeitura Municipal de São Carlos, São Carlos, São Paulo.
- Williams, R.J., Myers, B.A., Muller, W.J., Duff, G.A., Eamus, D. 1997. Leaf phenology of woody species in a north Australian tropical savanna. *Ecology* **78**: 2542-2558.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis.* Fourth edition. New Jersey, Prentice Hall, Upper Saddle River.

Table 1. Mean ( $\pm$ SE) values of height, circumference at breast height (CBH), and leaf characteristics of six cerrado tree species studied. DE=deciduous, SD=semideciduous, EV=evergreen, SY=synchronic, CO=continuous, SP=spiral, AL=alternate, OD=opposite and decusate, SI=simple, CO=compound.

Species	Height (cm) n = 5	CBH (cm) n = 5	Leaf phenology <sup>a</sup>	Pattern of leaf Production	Phyllotaxy/ Leaf type
<i>Diospyros hispida</i> A. DC. (Ebenaceae)	250 $\pm$ 18	16.6 $\pm$ 1.4	DE	SY <sup>b</sup>	SP/SI
<i>Kielmeyera variabilis</i> Mart. & Zucc. (Clusiaceae)	226 $\pm$ 22	20.4 $\pm$ 3.4	DE	SY	SP/SI
<i>Casearia sylvestris</i> Sw. (Salicaceae)	164 $\pm$ 11	8.6 $\pm$ 0.4	SD	CO	AL/SI
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K. Schum.) A. Robyns (Malvaceae)	178 $\pm$ 23	13.6 $\pm$ 2.7	SD	CO	AL/CO
<i>Miconia ligustroides</i> (DC.) Naudin (Melastomataceae)	244 $\pm$ 46	13.8 $\pm$ 3.3	EV	CO	OD/SI
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker (Asteraceae)	238 $\pm$ 43	18.2 $\pm$ 3.6	EV	CO	AL/SI

<sup>a</sup>According to Paula (2002) and our previous observation; <sup>b</sup>Damascos (2008)

Table 2. Morphophysiological traits and incident irradiance (mean values  $\pm$  SE) of basal (BL) and distal (DL) leaves on shoots in six cerrado tree species with distinct leaf deciduousness. Different letters in line indicate significant differences between BL and DL in each species (Student t test,  $p < 0.05$ ). Chl=chlorophyll index (n=20),  $P_{nmax}$ =maximum net photosynthesis,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (n=20), LA=leaf area,  $\text{cm}^2$  (n=12), IR=incident radiation, percentage in relation to open area (100%).

Leaf trait	Deciduous				Semideciduous				Evergreen			
	<i>Diospyros</i>		<i>Kielmeyera</i>		<i>Casearia</i>		<i>Eriotheca</i>		<i>Miconia</i>		<i>Piptocarpha</i>	
	<i>hispidata</i>		<i>variabilis</i>		<i>sylvestris</i>		<i>gracilipes</i>		<i>ligustroides</i>		<i>rotundifolia</i>	
	BL	DL	BL	DL	BL	DL	BL	DL	BL	DL	BL	DL
Chl	43 $\pm$ 3 a	45 $\pm$ 2 a	19 $\pm$ 1 a	16 $\pm$ 1 a	28 $\pm$ 1 a	22 $\pm$ 2 b	28 $\pm$ 2 a	28 $\pm$ 2 a	49 $\pm$ 4 a	42 $\pm$ 4 a	35 $\pm$ 3 a	31 $\pm$ 3 a
$P_{nmax}$	4.0 $\pm$ 0.5 a	5.0 $\pm$ 0.5 a	5.0 $\pm$ 0.5 a	4.0 $\pm$ 0.5 a	4.0 $\pm$ 0.5 a	4.0 $\pm$ 0.5 a	5.0 $\pm$ 0.5 b	6.0 $\pm$ 0.5 a	4.0 $\pm$ 0.5 a	5.0 $\pm$ 0.5 a	5.0 $\pm$ 0.5 b	7.0 $\pm$ 0.5 a
LA	48 $\pm$ 12 a	64 $\pm$ 13 a	35 $\pm$ 4 a	31 $\pm$ 3 a	7 $\pm$ 1 a	3 $\pm$ 1 b	68 $\pm$ 9 a	49 $\pm$ 9 a	8 $\pm$ 1 a	8 $\pm$ 1 a	13 $\pm$ 3 a	12 $\pm$ 2 a
IR <sup>a</sup>	83 $\pm$ 2 a	84 $\pm$ 2 a	87 $\pm$ 2 a	87 $\pm$ 2 a	31 $\pm$ 6 b	76 $\pm$ 4 a	14 $\pm$ 3 b	77 $\pm$ 4 a	10 $\pm$ 3 b	76 $\pm$ 2 a	5 $\pm$ 1 b	74 $\pm$ 5 a

<sup>a</sup>Mann-Whitney

Table 3. Morphophysiological leaf traits (mean values  $\pm$  SE) of basal (BL) and distal (DL) leaves in three leaf phenological groups (jointed species) of six cerrado tree species. Mean values ( $\pm$ SE) of incident radiation (IR) are showed in relation to 100% obtained in open area. Different letters in line indicate significant differences (Student t test,  $p < 0.05$ ) between BL and DL in same leaf phenological group. Chl=chlorophyll index (n=40),  $P_{nmax}$ =maximum net photosynthesis,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (n=40), LA=leaf area,  $\text{cm}^2$  (n=24).

Leaf traits	Deciduous		Semideciduous		Evergreen	
	BL	DL	BL	DL	BL	DL
Chl	31 $\pm$ 2 a	31 $\pm$ 1 a	28 $\pm$ 1 a	25 $\pm$ 2 a	42 $\pm$ 2 a	37 $\pm$ 2 a
$P_{nmax}$	4.6 $\pm$ 0.2 a	4.8 $\pm$ 0.2 a	4.1 $\pm$ 0.2 b	5.0 $\pm$ 0.3 a	4.5 $\pm$ 0.3 b	6.1 $\pm$ 0.3 a
LA	42 $\pm$ 6 a	48 $\pm$ 7 a	37 $\pm$ 5 a	26 $\pm$ 5 a	10 $\pm$ 2 a	10 $\pm$ 1 a
IR <sup>a</sup>	85 $\pm$ 1 a	86 $\pm$ 1 a	23 $\pm$ 4 b	76 $\pm$ 3 a	7 $\pm$ 2 b	75 $\pm$ 3 a

<sup>a</sup>Mann-Whitney

Table 4. Mean values  $\pm$  SE of morphophysiological leaf traits considering basal and distal leaves together, the leaf-life-span (LLS) and the shoot inclination (SI) of six species of Cerrado with different leaf habitat. Different letters in line indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) among species. Chl=chlorophyll index (n=40),  $P_{nmax}$ =maximum net photosynthesis ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , n=40), LA=leaf area ( $\text{cm}^2$ , n=24).

	Deciduous		Semideciduous		Evergreen	
Leaf traits and shoot inclination	<i>Diospyros</i>	<i>Kielmeyera</i>	<i>Casearia</i>	<i>Eriotheca</i>	<i>Miconia</i>	<i>Piptocarpha</i>
	<i>hispidia</i>	<i>variabilis</i>	<i>sylvestris</i>	<i>gracilipes</i>	<i>ligustroides</i>	<i>rotundifolia</i>
Chl <sup>a</sup>	44 $\pm$ 2 a	18 $\pm$ 1 d	25 $\pm$ 1 c	28 $\pm$ 1 c	45 $\pm$ 3 ab	33 $\pm$ 2 bc
$P_{nmax}$ <sup>a</sup>	4.8 $\pm$ 0.2 ab	4.5 $\pm$ 0.3 ab	3.7 $\pm$ 0.2 b	5.5 $\pm$ 0.3 a	4.8 $\pm$ 0.3 a	5.7 $\pm$ 0.3 a
LA <sup>a</sup>	84 $\pm$ 4 a	41 $\pm$ 1 b	8 $\pm$ 1 d	71 $\pm$ 6 ab	10 $\pm$ 1 d	23 $\pm$ 1 c
LLS <sup>b</sup>	256 $\pm$ 6 a	183 $\pm$ 3 c	260 $\pm$ 4 a	220 $\pm$ 4 b	248 $\pm$ 8 ab	245 $\pm$ 8 ab
SI ( $^\circ$ , n=50) <sup>b</sup>	46 $\pm$ 3 c	43 $\pm$ 3 c	59 $\pm$ 3 ab	53 $\pm$ 3 bc	66 $\pm$ 2 a	59 $\pm$ 2 ab

<sup>a</sup>Kruskal-Wallis; <sup>b</sup>ANOVA

**Figure 1.** Solar irradiance (%) from distal (position 1) to basal leaves along shoots of six cerrado tree species with distinct leaf deciduousness. Direct full irradiance in open area where tree species were growing was considered 100%. DE=deciduous, SD=semideciduous, EV=evergreen. n=25 shoots per species.

**Figure 2.** Schematic representation of shoot inclination, maximum leaf net photosynthesis, irradiance, type of leaf production, and leaf age on shoots of cerrado tree species as a function of time (T1, T2 and T3). The thickness of straight white arrow downwards represents the intensity of irradiance and the letters on the right of leaf indicates leaf age (Y=young; M=mature; O=old). The thickness of black arrow in horizontal position represents the net photosynthetic rate intensity. Mean values of angle between shoot insertion and horizon are shown in each leaf phenological group in T3 (DE=deciduous, SD=semideciduous, EV=evergreen). Mean values of leaf traits  $\pm$ SE of basal and distal leaves together and the shoot inclination in each phenological group (jointed species) are presented in right boxes. Different letters after mean values  $\pm$  SE in boxes indicate significant differences (ANOVA,  $p < 0.05$ ) among phenological groups in corresponding leaf trait or shoot inclination. LA=leaf area ( $\text{cm}^2$ , n=48), Chl=chlorophyll index (n=80),  $P_{\text{max}}$ =maximum net photosynthesis ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , n=80), SI=shoot inclination ( $^\circ$ , n=100), LLS=leaf life span. Based on Kikuzawa et al. (1996).

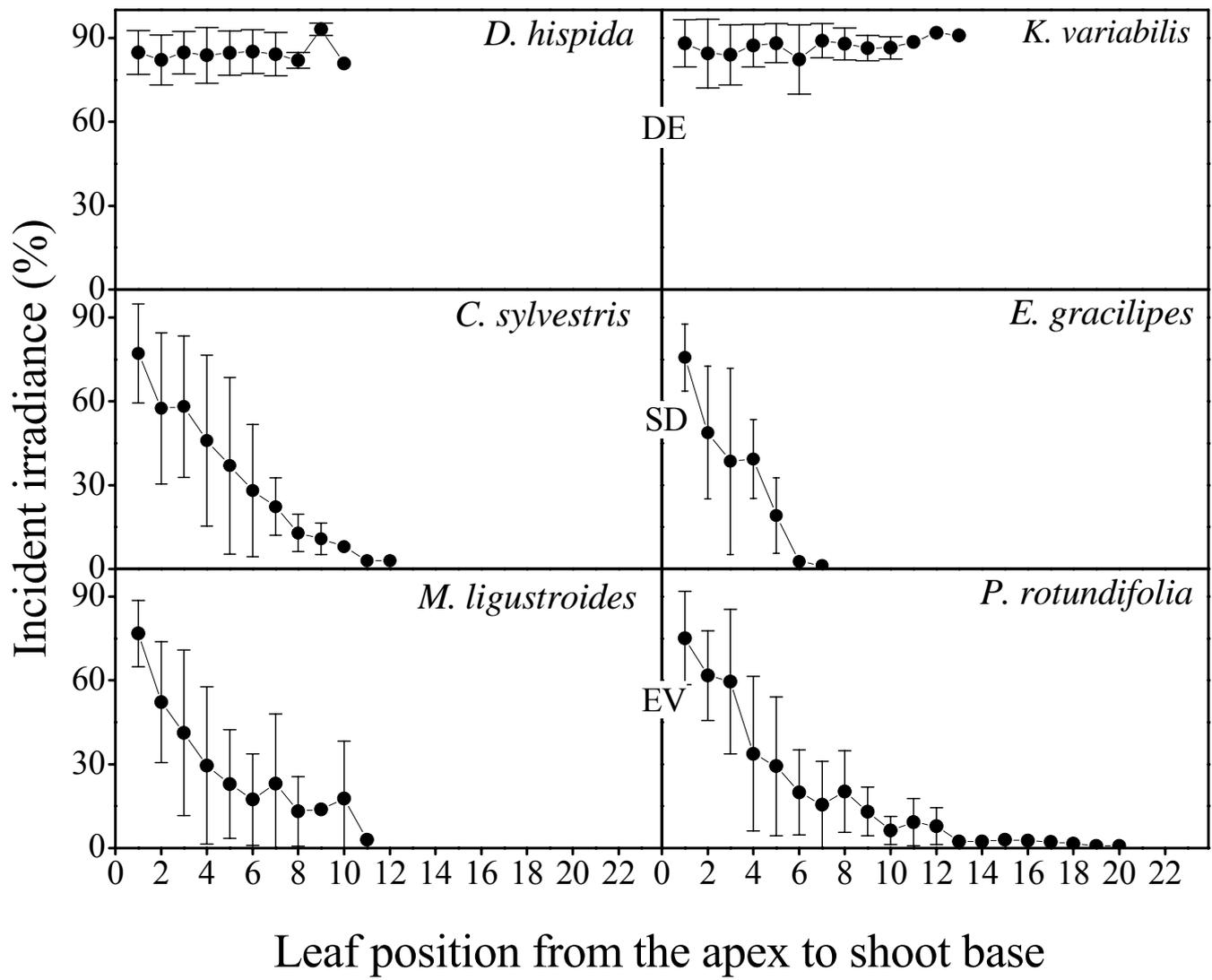


Figure 1

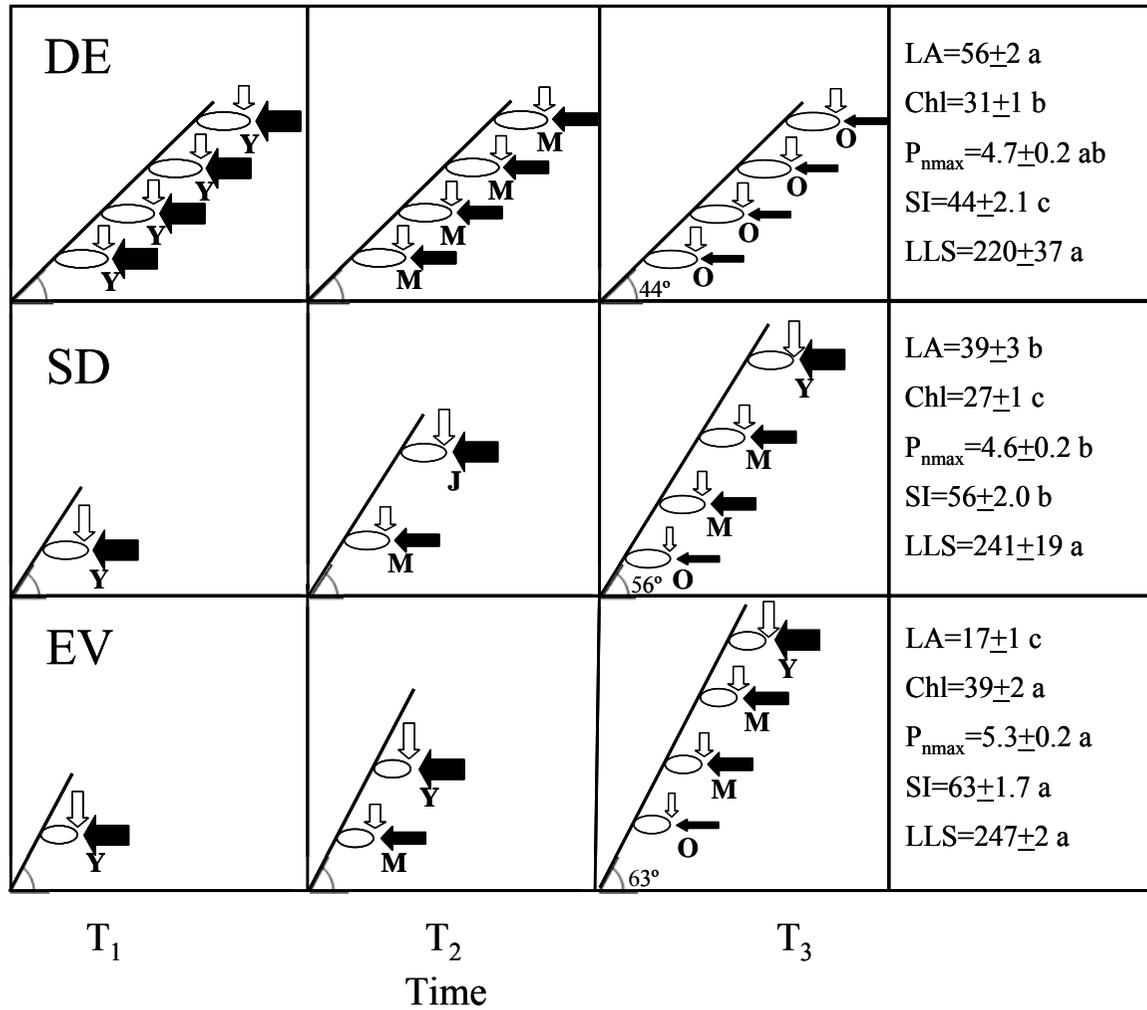


Figure 2

## **CAPÍTULO II**

### **Relações ramo-folhagem em espécies arbóreas decíduas, semidecíduas e sempre-verdes do Cerrado**

---

## **Relações ramo-folhagem em espécies arbóreas decíduas, semidecíduas e sempre-verdes do Cerrado**

João Paulo Souza<sup>1\*</sup>, Carlos Henrique B. A. Prado<sup>2</sup>, Ana Lúcia S. Albino<sup>3</sup> & Maria A. Damascos<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de São Carlos, 13565-905, São Carlos, São Paulo, Brasil, joaopaulobio@hotmail.com.

<sup>2</sup>Departamento de Botânica, Universidade Federal de São Carlos, 13565-905, São Carlos, São Paulo, Brasil, prado\_chba@yahoo.com.br.

<sup>3</sup>Graduada em Ciência Biológicas, Universidade Federal de São Carlos, 13565-905, São Carlos, São Paulo, Brasil, ana28\_9@yahoo.com.br.

<sup>4</sup>Universidade Nacional del Comahue, Departamento de Botânica, Quintral 1250, (8400) San Carlos de Bariloche, Argentina, damascos@crub.uncoma.edu.ar

\*Autor para correspondência. Fax: +55-16-33518308; Tel.: +55-16-33518385; e-mail:

[joaopaulobio@hotmail.com](mailto:joaopaulobio@hotmail.com)

## **Resumo**

Variações na morfologia e alocação de biomassa em folhas e ramos foram investigadas em 15 espécies arbóreas de Cerrado com distintas fenologias foliares e crescendo em condições naturais. As espécies decíduas apresentaram maiores valores que as sempreverdes para área foliar por ramo, índice de exposição foliar, densidade do número de folhas por ramo, média de área foliar individual e razão entre massa de folhas e de ramo. As diferenças acerca das relações ramo-folhagem entre os grupos fenológicos pode ser explicada pelos ramos plagiotrópicos nas decíduas (42°) e pelos ramos ortotrópicos nas semidecíduas (54°) e sempreverdes (62°). Ramos plagiotrópicos nas decíduas propiciaram similar irradiância ao longo do ramo e alta alocação de biomassa em favor das folhas sem auto-sombreamento da folhagem. A variação estrutural entre ramos curtos e longos foi indicada por uma relação exponencial entre o índice de exposição foliar em função do comprimento do ramo em todas as decíduas, em três semidecíduas e em duas sempreverdes. Especialmente nas decíduas, ramos curtos apresentam maior área foliar por comprimento de ramo do que ramos longos. A diferenciação entre ramos curtos e longos depende do comprimento do ramo nas decíduas, pois o número de folhas no ramo é pré-determinado nas gemas nessas espécies. Diferentemente, a neo-formação de folhas nas semidecíduas e sempreverdes mantêm mais constante a relação ramo-folhagem por comprimento de ramo, pois as folhas são produzidas de acordo com o crescimento do ramo durante o ano. Em conclusão, a persistência da folhagem, a inclinação de ramo, o tipo de produção foliar, e a alocação de recursos entre os componentes autotróficos e heterotróficos da copa são características interdependentes nas espécies arbóreas de Cerrado nos distintos grupos fenológicos foliares.

Palavras-chave: Cerrado; deciduidade; irradiância incidente; ramos plagiotrópicos; ramos ortotrópicos; relação ramo-folhagem.

## **Introdução**

No Cerrado, espécies arbóreas com distintas fenologias foliares coexistem apresentando diferentes padrões de ramificação da parte aérea (Damascos et al. 2005) e profundidade do sistema radicular (Jackson et al. 1999) em função de seu grupo fenológico foliar. Por exemplo, espécies sempreverdes no Cerrado exibem ramificação mais intensa da parte aérea, emitindo maior número de ramos por estação de crescimento quando comparadas às decíduas (Damascos et al. 2005). Em adição, as espécies sempreverdes apresentam produção foliar contínua (Damascos et al. 2005; Lenza e Klink 2006) ao contrário das decíduas que apresentam primórdios foliares encerrados em gemas e produzem as folhas em forma de pulso (Damascos et al. 2005; Damascos 2008). Para características fisiológicas foliares não foram encontrados padrões de diferentes comportamentos entre os grupos fenológicos, por exemplo, para condutância estomática em condições de seca (Meinzer et al. 1999; Bucci et al. 2004; Prado et al. 2004; Franco et al. 2005) e para a capacidade fotossintética (Paula 2002).

Como as espécies com distintas fenologias foliares de Cerrado apresentam diferentes padrões de crescimento e ramificação da parte aérea (Damascos et al. 2005) as relações morfológicas e de alocação de biomassa entre o compartimento autotrófico (folhagem) e heterotrófico (ramos) poderiam variar entre as espécies arbóreas. Variações na morfologia do ramo e alocação de biomassa entre ramos e folhas nas espécies sempreverdes, semidecíduas e decíduas podem estar relacionadas com um maior ou menor grau de auto-sombreamento dentro da copa da árvore como encontrado para espécies de floresta temperadas (Yagi e Kikuzawa 1999; Yagi 2000; Suzuki 2003). Assim, a inclinação do ramo e a conseqüente irradiância ao longo do ramo poderiam ser características determinantes na alocação de biomassa e na morfologia em ramos e folhas das espécies arbóreas de Cerrado. Dessa forma, os diferentes grupos fenológicos foliares presentes no Cerrado poderiam ser diferenciados

segundo caracteres morfológicos e relações alométricas entre ramos e folhas como encontrado para espécies arbóreas de florestas temperadas (Takenaka 1997).

As espécies arbóreas de Cerrado poderiam apresentar variação estrutural entre ramos curtos e longos da mesma copa, como demonstrado por Takenaka (1997), Yagi e Kikuzawa (1999) e Yagi (2000) para espécies arbóreas de região temperada. As diferenças nos padrões de alocação de biomassa nas folhas e ramos podem estar relacionadas ao tipo de produção foliar (pulso ou contínuo) e a deciduidade da folhagem (Paula 2002; Damascos et al. 2005; Lenza e Klink 2006) nas árvores de Cerrado. Se espécies decíduas do Cerrado apresentarem ramos plagiotrópicos, a irradiância deverá ser igualmente distribuída ao longo dos ramos evitando o sombreamento entre as folhas no mesmo ramo. Essa característica poderia propiciar maior área foliar por ramo e maior densidade de folhas nos ramos das espécies decíduas. Por outro lado, se as espécies arbóreas de Cerrado semidecíduas e sempreverdes produzem continuamente as folhas sobre ramos ortotrópicos, a extinção da irradiância deverá ser intensa do ápice para a base dos ramos. Nesse caso, espécies arbóreas de Cerrado semidecíduas e sempreverdes provavelmente apresentam menor área foliar e densidade de folhas por ramo evitando o sombreamento entre as folhas no mesmo ramo.

As relações ramo-folhagem foram apresentadas para espécies decíduas e sempreverdes de florestas temperadas (Takenaka 1997; Yagi e Kikuzawa 1999; Yagi 2000) mas ainda não foram determinadas para espécies do Cerrado, uma savana Neotropical diferindo de outras savanas pela sua alta diversidade de espécies lenhosas (Mendonça et al. 1998; Castro et al. 1999) e ampla variedade fisionômica desde áreas de campos até formações florestais (Sarmiento 1984; Eiten 1972). Investigamos as relações de alocação de biomassa entre ramos e folhas em espécies arbóreas com distintos padrões de produção e fenologia foliar crescendo em condições naturais em uma mesma área. Usando esta abordagem será possível verificar se

a fenologia foliar determina as relações ramo-folhagem nos diferentes grupos fenológicos foliares.

## **Materiais e Métodos**

*Área e período de estudo* – O estudo foi realizado em uma reserva de cerrado *stricto sensu* de 86 ha. A área de estudo está localizada no norte da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), município de São Carlos, estado de São Paulo, Brasil (entre 22°00' e 22°30'S e entre 47°30' e 48°00'O). A topografia da área é levemente ondulada, em uma altitude média de 850 m acima do nível do mar. A área da reserva é ocupada por um cerrado *stricto sensu* como descrito por Ribeiro e Walter (1998) com um estrato lenhoso formado por árvores e arbustos que raramente se tocam apresentando suas copas acima de um estrato herbáceo contínuo. As árvores usadas no estudo estavam distribuídas em uma área de 1 ha dentro da reserva, onde o lençol freático estava a uma profundidade de 10 m (Kanno 1998) sob um latossolo distrófico amarelo-vermelho (Paula 2002).

O clima regional, segundo a classificação climática de Köppen, é tropical com inverno seco e verão úmido (Aw). Há duas estações climáticas bem definidas, uma chuvosa, normalmente entre os meses de outubro a março, e um período seco entre os meses de abril a setembro (Prado et al. 2004; Monteiro e Prado 2006). A média histórica anual de precipitação e temperatura é de 1420 mm e 22°C, respectivamente, considerando o período entre 1939-2007. A coleta dos ramos e folhas foi realizada em abril de 2007 para as espécies *Casearia sylvestris*, *Diospyros hispida*, *Eriotheca gracilipes*, *Kielmeyera variabilis*, *Miconia ligustroides* e *Piptocarpha rotundifolia* e em abril de 2008 para as demais espécies (Tabela 1).

*Espécies estudadas* – As 15 espécies estudadas (Tabela 1) estão separadas em distintos grupos fenológicos foliares (decíduas, semidecíduas e sempre verdes) e são bem representadas na

área de estudo (Oliveira e Batalha 2005). Os cinco indivíduos adultos selecionados em cada espécie estavam crescendo sobre irradiância solar plena. As espécies decíduas (DE) perdem todas suas folhas permanecendo sem folhagem por cerca de 30 dias no período seco (Paula 2002; Damascos et al. 2005; Damascos 2008). Espécies semidecíduas (SD) perdem mais que a metade de suas folhas na estação seca, e espécies sempreverdes (SV) mantêm praticamente a mesma área de folhagem durante o ano (Paula 2002; Lenza e Klink 2006; Damascos 2008).

*Determinações da massa seca de folhas e ramos, comprimento do ramo e área foliar* – Foram utilizados cinco indivíduos adultos com semelhante altura e circunferência do caule na altura do peito em cada uma das espécies estudadas (Tabela 1) para a determinação do comprimento e da massa seca do ramo e da área, massa e número de folhas por ramo. Em cada indivíduo foram marcadas 10 gemas laterais distribuídas em 10 ramos (uma gema por ramo) em julho de 2006 ou 2007 (Tabela 1) no pico da estação seca. O acompanhamento do desenvolvimento das gemas marcadas foi realizado desde sua abertura até o alongamento do ramo e produção das folhas, de cinco em cinco dias. Decorrida uma estação de crescimento (de julho/2006 a abril/2007 ou de julho/2007 a abril/2008) os dez ramos em cada indivíduo crescidos a partir das gemas marcadas foram coletados totalizando 50 ramos por espécie.

Para cada espécie foi contado o número de folhas (NF) em cada um dos 10 ramos coletados em cada indivíduo (n=50 ramos por espécie). O comprimento (CR) e a massa seca (MR) de cada ramo foram determinados separadamente. A massa seca do ramo foi determinada após a remoção de todas as folhas e gemas laterais nas axilas das folhas. As folhas correspondentes a cada ramo foram coletadas para determinação de suas áreas e massas correspondentes. A área foliar (AF) foi determinada para cada uma das folhas presentes nos ramos coletados por meio do software Image Pro (versão 4, Microsoft, USA). Os ramos e as folhas foram secos em estufa a 60°C até massa constante (Cornelissen et al. 2003) e pesados

em uma balança analítica (Mettler AE260 DeltaRange). Todas as folhas encontradas no ramo foram consideradas independente do tamanho e da idade. A AF de cada ramo foi obtida por meio da soma das áreas foliares individuais. Desta forma, foram obtidos o número de folhas, a massa de folhas e a área de folha por ramo, e a massa e o comprimento dos ramos em cada um dos 50 ramos de cada espécie.

*Inclinação do ramo e irradiância ao longo do ramo* – A inclinação do ramo e a irradiância ao longo do ramo foram determinadas em abril de 2006 para *Casearia sylvestris*, *Diospyros hispida*, *Eriotheca gracilipes*, *Kielmeyera variabilis*, *Miconia ligustroides* e *Piptocarpha rotundifolia* e em outubro de 2008 para as demais espécies (Tabela 1). Cinco indivíduos adultos com semelhantes alturas e crescendo sob irradiância solar plena de cada espécie foram marcados para a determinação do ângulo de inserção dos ramos produzidos na última estação de crescimento. Esses ramos foram facilmente identificados por apresentarem folhas sem sinais de senescência, estarem localizados na periferia da copa e sobre ramos parentais sem folhas. Uma fina barra horizontal atravessada por uma barra vertical de 2 m foi posicionada na inserção de cada ramo. Uma linha de prumo foi utilizado 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. Dez ramos foram usados em cada indivíduo para a determinação do ângulo de inserção do ramo totalizando 50 ramos por espécie.

A irradiância incidente sobre cada folha ao longo do ramo foi determinada às 12:00 h com um luxímetro Phywe (Göttingen, Alemanha). A irradiância solar total (considerada como 100%) foi medida em uma área aberta no cerrado *stricto sensu* com o sensor do luxímetro perpendicular aos raios solares. Esse sensor foi colocado ao longo do ramo ao lado de cada folha, na mesma posição da lâmina foliar em relação à incidência dos raios solares. Assim, a

irradiância não atingiu 100% mesmo nas folhas distais no ápice do ramo, pois as lâminas foliares não estavam exatamente perpendiculares aos raios solares. A irradiância no ápice, no meio e na base do ramo foi determinada em cinco ramos em cada um dos cinco indivíduos previamente marcados (n=25 ramos por espécie).

*Relações ramo-folhagem* – As relações ramo-folhagem foram realizadas segundo Yagi e Kikuzawa (1999) e Yagi (2000). Essas relações podem evidenciar o padrão de distribuição da folhagem, a alocação de biomassa entre ramos e folhas identificando estratégias de otimização dos recursos na copa. Dessa forma, é possível identificar variações entre espécies ou grupos de espécies (Yagi e Kikuzawa 1999; Yagi 2000). Os valores das seguintes razões foram determinados: índice de exposição foliar (IEF=área foliar do ramo pelo comprimento do ramo,  $\text{cm}^2 \text{cm}^{-1}$ ); densidade do número de folhas por ramo (DNF=número de folhas por comprimento de ramo,  $\text{folha cm}^{-1}$ ); média de área foliar individual (AFI=área foliar do ramo pelo número de folhas no ramo,  $\text{cm}^2$ ); e razão da massa de folha por massa de ramo (RFR=massa de folha por ramo pela massa de ramo,  $\text{g g}^{-1}$ ). As características envolvendo medidas lineares (DNF), área foliar (AF e IEF) e biomassa (RFR e MR) foram relacionadas com o CR para evidenciar padrões das relações ramo-folhagem em cada espécie e em cada grupo de espécies distribuídas nos diferentes grupos fenológicos (Yagi e Kikuzawa 1999; Yagi 2000).

*Análise estatística* – Foram calculados a média e o erro padrão (EP) para o comprimento do ramo (CR), área foliar por ramo (AF), número de folhas por ramo (NF), índice de exposição foliar por ramo (IEF), densidade do número de folhas por ramo (DNF), média de área foliar individual por ramo (AFI), razão da massa de folha por massa de ramo (RFR), inclinação do ramo e porcentagem de irradiância ao longo do ramo em cada espécie e em cada grupo

fenológico foliar. A análise de variância não paramétrica Kruskal-Wallis (Zar 1999) foi utilizada para verificar diferenças dos parâmetros acima citados entre espécies e também entre grupos fenológicos. A irradiância ao longo do ramo (ápice, meio e base) em cada espécie ou grupo fenológico foi comparada pela análise de variância não paramétrica Kruskal-Wallis.

Para análise das relações entre AF, massa do ramo (MR), IEF, DNF e RFR com CR foi usado um ajuste de curvas que indicou a melhor regressão para explicar os dados analisados aos pares. As relações foram analisadas utilizando-se o programa Origin, versão 7.0 (OriginLab Corporation). As relações entre IEF, RFR e DNF com CR apresentaram um decaimento exponencial, e as relações entre AF e MR com CR apresentaram um aumento linear (regressão linear). Uma análise de componentes principais (PCA) foi realizada com todas as variáveis determinadas (AF, AFI, DNF, IEF, NF, RFR e inclinação do ramo) para verificar o agrupamento das espécies em um espaço bidimensional. A PCA foi realizada usando o programa MVSP, versão 3,1 (Kovach Computing Services).

## **Resultados**

As espécies decíduas apresentaram maiores valores médios para área foliar por ramo (AF), índice de exposição foliar (IEF), densidade de folhas por ramo (DNF), área foliar individual por ramo (AFI) e razão entre massa de folhas por massa de ramo (RFR) que as semidecíduas e sempreverdes (Tabela 2). Por exemplo, os valores médios da AF, IEF, DNF, AFI e RFR foram 2, 10, 3, 3 e 2 vezes maiores nas decíduas do que nas sempreverdes, respectivamente. Por outro lado, nas semidecíduas foram encontrados valores intermediários das variáveis das relações ramo-folhagem (Tabela 2). Apenas o número de folhas (NF) e o comprimento do ramo (CR) foram maiores nas sempreverdes do que nas espécies decíduas (Tabela 2).

As espécies decíduas apresentaram ramos com inclinação média de 42° (Tabela 3). Por outro lado, espécies semidecíduas e sempreverdes apresentaram ramos em posições mais eretas, 54° e 62°, respectivamente (Tabela 3). A irradiância foi similar ( $p>0,05$ ) ao longo do ramo nas espécies decíduas onde a base do ramo nas decíduas recebe em média 80% da irradiância incidente total (Tabela 3). Porém, a irradiância que chega à base dos ramos nas espécies semidecíduas e sempreverdes foi de apenas 26 e 12%, respectivamente. Assim, houve uma forte atenuação da irradiância do topo (maior irradiância) para a base (menor irradiância) do ramo nas espécies semidecíduas e sempreverdes (Tabela 3).

Em todas espécies a área foliar (AF, Figura 1) e a massa do ramo (MR, Figura 2) aumentaram linearmente com o comprimento do ramo (CR,  $p<0,05$ ). O aumento da AF e MR em função de CR foi linear para todas espécies, porém, para as espécies decíduas *Aspidosperma tomentosum*, *Diospyros hispida* e *Anadenanthera falcata* e semidecíduas *Stryphnodendron adstringens* e *Stryphnodendron polyphyllum* o aumento de AF e MR com CR foi mais pronunciado (Figuras 1 e 2). A densidade de folhas (DNF, Figura 3) e a razão de massa de folhas pela massa de ramo (RFR, Figura 4) apresentaram correlação significativa ( $p<0,05$ ) e negativa (decaimento exponencial) com CR em todas espécies. No entanto, é possível notar que nas espécies decíduas a DNF e a RFR apresentaram um decaimento exponencial mais pronunciado, diferente do que ocorre nas semidecíduas e sempreverdes (Figuras 3 e 4). Ramos com até 10 cm nas decíduas apresentaram DNF e RFR maior que os ramos longos, ou seja, com um pequeno aumento de CR ocorreu uma grande diminuição de DNF e RFR. Portanto, nas semidecíduas e sempreverdes a diminuição da DNF e RFR em função de CR é mais gradual (Figuras 3 e 4). As espécies semidecíduas *Stryphnodendron adstringens*, *Casearia sylvestris* e as sempreverdes *Piptocarpha rotundifolia*, *Miconia ligustroides* e *Miconia albicans* não apresentaram relação significativa ( $p>0,05$ ) entre IEF e CR (Figura 5). Porém, nas outras dez espécies os ramos curtos apresentaram maior exposição

da área foliar por ramo que os ramos longos. O decaimento do IEF foi mais pronunciado nas decíduas do que nas semidecíduas e sempreverdes considerando ramos de 2 a 10 cm.

O eixo 1 da PCA foi responsável por 59% da variação total dos dados e o eixo 2 por 16 % (Figura 6). Assim, as espécies aparecem distribuídas ao longo do eixo 1. As espécies sempreverdes aparecem à esquerda da PCA como um grupo mais unido, isto é, com as variáveis apresentando menor variação. As decíduas aparecem à direita da PCA, com exceção de *Kielmeyera variabilis* (Figura 6), porém apresentando uma maior dispersão ao longo dos eixos 1 e 2. As espécies semidecíduas não se agruparam ao longo dos dois primeiros eixos da PCA, sendo as espécies que apresentaram a maior dispersão na PCA em relação às características das relações ramo-folhagem analisadas (Figura 6). A oposição dos vetores na PCA é responsável pela separação das espécies decíduas e sempreverdes. No lado esquerdo da PCA, encontram-se todas as espécies sempreverdes e no lado direito as espécies decíduas corroborando as diferenças significativas encontradas entre as médias na Tabela 2.

## **Discussão**

Em função da inclinação do ramo e similar irradiância ao longo do ramo, as espécies decíduas apresentaram maiores valores de AF, IEF, DNF, AFI e RFR sem resultar em um intenso sombreamento das folhas em um mesmo ramo. Por outro lado, as semidecíduas e sempreverdes atenuaram o auto-sombreamento da folhagem na base dos ramos diminuindo a AF, AFI e DNF. A menor DNF nas semidecíduas e sempreverdes ocorreu em função de seus longos ramos apesar do grande número de folhas por ramo. A vantagem do auto-sombreamento da folhagem nos ramos eretos das semidecíduas e sempreverdes é a proteção contra a irradiância excessiva, a qual é uma importante causa da depressão do meio dia da assimilação de carbono em espécies arbóreas de cerrado (Franco e Lüttge 2002). Em adição, o auto-sombreamento da folhagem poderia reduzir a transpiração foliar na estação seca. Assim,

os ramos eretos poderiam ser uma adaptação das árvores semidecíduas e sempreverdes de Cerrado para proteção da folhagem persistente contra estresses ambientais diários e sazonais.

Maiores valores de AF, IEF, DNF, AFI e RFR, combinado com o rápido crescimento e produção foliar em forma de pulso poderia ser uma forma de compensar o período sem atividade fotossintética nas espécies decíduas. Por outro lado, a folhagem das decíduas apresenta alta exposição a estresses ambientais nos ramos plagiotrópicos. Portanto, as decíduas perdem todas as folhas no início da estação seca evitando a irradiância excessiva combinada com estresse hídrico no solo e alta demanda evaporativa atmosférica (Franco 2002).

Foi observada variação estrutural entre ramos em todas as espécies decíduas, três semidecíduas e duas sempreverdes. Isso é verificado, principalmente, devido à correlação significativa e negativa entre IEF e o CR (Yagi e Kikuzawa 1999). Os ramos curtos apresentam maior área de folha por comprimento de ramo (maior exposição foliar) que os ramos longos, especialmente nas espécies decíduas como encontrado nas espécies de florestas temperadas (Takenaka 1997; Yagi e Kikuzawa 1999; Yagi 2000). A relação negativa entre a RFR e CR (Figura 5) reforça tal diferenciação entre ramos curtos e longos (Yagi 2000), pois indica em ramos curtos maior alocação de biomassa nas folhas que nos ramos. A função vegetativa dos ramos curtos com maior área de exposição foliar que ramos longos seria o de aumentar a área de captação de luz na copa. Assim, os ramos longos (com menor IEF e RFR) teriam como função principal adquirir espaço aéreo em competição com outros indivíduos (Yagi e Kikuzawa 1999; Yagi 2000; Suzuki 2003). Porém, no cerrado *stricto sensu* as copas das árvores raramente se tocam e 80% da irradiância chega à base dos ramos nas espécies decíduas. Portanto, deve existir outra explicação para a diferenciação estrutural entre ramos curtos e longos encontrados, particularmente nas espécies decíduas. Como as espécies decíduas apresentam produção foliar em pulso e todas as folhas encontradas em um ramo

maduro já existem como primórdios nas gemas (pré-formação foliar, Damascos et al. 2005; Damascos 2008), os ramos curtos tendem a apresentar maior IEF, DNF e RFR que os ramos longos. Como as folhas são pré-formadas nas gemas, o aumento do comprimento do ramo resulta em uma modificação da relação ramo-folhagem em favor do ramo nas espécies decíduas. Por outro lado, nas espécies semidecíduas e sempreverdes, a emissão de folhas ocorre ao longo de vários meses durante o ano pela atividade do meristema apical (Damascos et al. 2005; Lenza e Klink 2006). Assim, em consequência da neo-formação das folhas, as espécies semidecíduas e sempreverdes de Cerrado mantêm relativamente constante a relação ramo-folhagem em função do comprimento do ramo. Portanto, nas espécies arbóreas de cerrado *stricto sensu* as relações ramo-folhagem são dependentes do tipo de produção foliar e da inclinação do ramo e não da competição por luz entre ramos.

As características morfológicas foliares parecem ser distintas entre os grupos fenológicos no Cerrado. As espécies sempreverdes perfazem o grupo mais homogêneo em relação às características morfológicas (AF, AFI, DNF, IEF, NF, RFR e inclinação do ramo) analisadas nesse trabalho como revelado pela PCA. Por outro lado, as espécies semidecíduas não se agruparam, ficando dispersas entre as sempreverdes e decíduas. As decíduas não formaram um grupo evidente mas apresentaram uma menor dispersão do que as semidecíduas na PCA. Em função das semidecíduas apresentarem valores intermediários da maioria das variáveis (AF, IEF, DNF, AFI, RFR e inclinação do ramo) e a maior dispersão na PCA, elas representam um grupo intermediário, entre as decíduas e sempreverdes.

Em conclusão, das decíduas para as sempreverdes existe um gradiente de aumento da persistência da folha, ângulo dos ramos e CR, e um gradiente de diminuição da AF, IEF, DNF, AFI e RFR. Fica evidente que cada grupo fenológico das espécies de Cerrado apresenta particulares relações entre os componentes autotróficos e heterotróficos nos ramos, resultando em grupos funcionais com base em características morfológicas da copa. A persistência da

folhagem é fortemente relacionada a inclinação do ramo, tipo de produção foliar, extinção de irradiância ao longo dos ramos e partição de biomassa na copa.

### **Agradecimentos**

Os autores JPS e CHBAP agradecem ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Brasil) e ALSA a Fundação de Amparo à Pesquisa de São Paulo pelas bolsas de pesquisa concedidas.

### **Referências bibliográficas**

- Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Scholz, F.G., Franco, A.C., and Bustamante, M. 2004. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree physiol.* **24**: 891-899.
- Castro, A.A.J.F., Martins, F.R., Tamashiro, J.Y., and Shepherd G.J. 1999. How rich is the flora of Brazilian Cerrados? *Ann. Mo. Bot. Gard.* **86**: 192-226.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G., and Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* **51**: 335-380.
- Damascos, M.A., Prado, C.H.B.A., and Ronquim, C.C. 2005. Bud composition, Branching patterns and leaf phenology in cerrado woody species. *Ann. Bot.* **96**: 1075-1084.
- Damascos, M.A. 2008. Conteúdo das gemas, momento da brotação e padrão de produção de folhas em espécies lenhosas do cerrado [online]. Available from [HTTP://www.manole.com.br/fisiologiavegetal/textos%20corrigidos/rhdamascos.pdf](http://www.manole.com.br/fisiologiavegetal/textos%20corrigidos/rhdamascos.pdf). [accessed 06 August 2008].

- Eiten, G. 1972. The Cerrado vegetation of Brazil. *Bot. Rev.* **38**: 201-341.
- Franco, A.C. 2002. Ecophysiology of woody plants. *In The Cerrados of the Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna. Edited by P.S. Oliveira, and R.J. Marquis.* Columbia University Press, New York. pp 178-197.
- Franco, A.C., and Lüttge, U. 2002. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO<sub>2</sub> assimilation and water use efficiency. *Oecologia* **131**: 356-365.
- Franco, A.C., Bustamante, M., Caldas, L.S., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Kozovits, A.R., Rundel, P., and Coradin, V.T.R. 2005. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees* **19**: 326-335.
- Jackson, P.C., Meinzer, F.C., Bustamante, M., Goldstein, G., Franco, A.C., Rundel, P.W., Caldas, L., Iglar, E., and Causin, F. 1999. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiol.* **19**: 717-724.
- Kanno, S.S. 1998. Estudo ecofisiológico de duas espécies nativas do cerrado: *Kielmeyera coriacea* e *Kielmeyera variabilis* – A disponibilidade hídrica e sua relação com as trocas gasosas, o potencial hídrico foliar e a fenologia. PhD thesis, Federal University of São Carlos, São Carlos, São Paulo.
- Lenza, E., and Klink, C.A. 2006. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Rev. bras. Bot.* **29**: 627-638.
- Meinzer, F.C., Goldstein, G., Franco, A.C., Bustamante, M., Iglar, E., Jackson, P., Caldas, L., and Rundel, P.W. 1999. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Funct. Ecol.* **13**: 273-282.
- Mendonça, R.C., Felfili, J.M., Walter, B.M.T., Júnior, M.C.S., Rezende, A.V., Filgueiras, T.S., and Nogueira P.E. 1998. Flora vascular do cerrado. *In Cerrado: Ambiente e Flora. Edited by S.M. Sano, and S.P. Almeida.* EMBRAPA, Planaltina, Brazil. pp. 289-556.

- Monteiro, J.A.F., and Prado, C.H.B.A. 2006. Apparent carboxylation efficiency and relative stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in an evergreen cerrado species during water stress. *Photosynthetica* **44**: 39-45.
- Oliveira, F.F., and Batalha, M.A. 2005. Lognormal abundance distribution of woody species in a cerrado fragment (São Carlos, southeastern Brazil). *Rev. bras. Bot.* **28**: 39-45.
- Paula, N.F. 2002. Capacidade fotossintética, deciduidade e teor de nitrogênio e fósforo em espécies lenhosas do cerrado. PhD thesis, Department of Botany, Federal University of São Carlos, São Carlos, São Paulo.
- Prado, C.H.B.A., Wenhui, Z., Rojas, M.H.C., and Souza, G.M. 2004. Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. *Braz. J. Plant Physiol.* **16**: 7-16.
- Ribeiro, J.F., and Walter, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do Bioma Cerrado. *In* Cerrado: Ambiente e Flora. *Edited by* S.M. Sano, and S.P. Almeida. EMBRAPA, Planaltina, Brazil. pp. 89-166.
- Sarmiento, G. 1984. The Ecology of Neotropical Savannas. Cambridge, Harvard University Press.
- Suzuki, M. 2003. Size structure of current-year shoots in mature crowns. *Ann. Bot.* **92**: 339-347.
- Takenaka, A. 1997. Structural variation in current-year shoots of broad leaved evergreen tree saplings under forest canopies in warm temperate Japan. *Tree Physiol.* **17**: 205-210.
- Yagi, T., and Kikuzawa, K. 1999. Patterns in size-related variations in current-year shoot structure in eight deciduous tree species. *J. Plant Res.* **112**: 343-352.
- Yagi, T. 2000. Morphology and biomass allocation of current-year shoots of ten tall species in cool temperate Japan. *J. Plant Res.* **113**: 171-183.

Zar, J.H. 1999. Biostatistical Analysis. Fourth edition. New Jersey, Prentice Hall, Upper Saddle River.

Tabela 1. Valores médios ( $\pm$ EP, n=5) da altura, da circunferência do caule na altura do peito (CAP) e características foliares das 15 espécies arbóreas de Cerrado estudadas. DE=decíduas, SD=semidecíduas, SV=sempreverdes. Pu=pulso, Co=contínuo, He=helicoidal, Al=alterna dística, Op=oposta e decusata, Si= simples, Cm=composta.

Espécies	Altura (cm)	CAP (cm)	Filotaxia/ Tipo de folha	Padrão de produção foliar <sup>1</sup>	Grupo fenológico <sup>1</sup>
<i>Anadenanthera falcata</i> (Benth.) Speg. (Mimosaceae)**	194 $\pm$ 9	11,8 $\pm$ 2,1	Al/Cm	Pu	DE
<i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart. (Apocynaceae)**	300 $\pm$ 32	13,6 $\pm$ 1,2	He/Si	Pu	DE
<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess. (Caryocaraceae)**	172 $\pm$ 8	14,4 $\pm$ 1,4	Op/Cm	Pu	DE
<i>Diospyros hispida</i> A. DC. (Ebenaceae)*	250 $\pm$ 18	16,6 $\pm$ 1,4	He /Si	Pu	DE
<i>Kielmeyera variabilis</i> Mart. & Zucc. (Clusiaceae)*	226 $\pm$ 22	20,4 $\pm$ 3,4	He /Si	Pu	DE
<i>Casearia sylvestris</i> Sw. (Salicaceae)*	164 $\pm$ 11	8,6 $\pm$ 0,4	Al/Si	Co	SD
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K. Schum) A. Robyns (Malvaceae)*	178 $\pm$ 23	13,6 $\pm$ 2,7	Al/Cm	Co	SD
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville (Mimosaceae)**	288 $\pm$ 38	15,2 $\pm$ 0,7	He /Cm	Co	SD
<i>Stryphnodendron polyphyllum</i> Mart. (Mimosaceae)**	202 $\pm$ 4	13,8 $\pm$ 1,3	He /Cm	Co	SD
<i>Tibouchina stenocarpa</i> (DC.) Cogn. (Melastomataceae)**	186 $\pm$ 7	9,8 $\pm$ 1,2	Op/Si	Co	SD
<i>Connarus suberosus</i> Planch. (Connaraceae)**	252 $\pm$ 31	22,0 $\pm$ 2,1	He /Cm	Co	SV
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana (Melastomataceae)**	192 $\pm$ 10	7,0 $\pm$ 0,5	Op/Si	Co	SV
<i>Miconia ligustroides</i> (DC.) Naudin (Melastomataceae)*	244 $\pm$ 46	13,8 $\pm$ 3,3	Op/Si	Co	SV
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker (Asteraceae)*	238 $\pm$ 43	18,2 $\pm$ 3,6	Al/Si	Co	SV
<i>Styrax camporum</i> Pohl (Styracaceae)**	308 $\pm$ 47	21,2 $\pm$ 3,3	He /Si	Co	SV

Coleta de ramos e folhas em 2007 (\*) e 2008 (\*\*).<sup>1</sup>De acordo com Paula (2002) e observações prévias dos autores.

Tabela 2. Valores médios ( $\pm$ EP) da área foliar (AF,  $\text{cm}^2$ ), do número de folhas (NF) por ramo e de relações folhagem-ramo em 15 espécies arbóreas de Cerrado. IEF=índice de exposição foliar ( $\text{cm}^2 \text{cm}^{-1}$ ), DNF=densidade do número de folhas (folha  $\text{cm}^{-1}$ ), AFI=área foliar individual ( $\text{cm}^2$ ), RFR=razão massa de folhas por massa de ramo ( $\text{g g}^{-1}$ ). As letras nas colunas indicam diferenças significativas entre as espécies ou entre os valores médios dos grupos fenológicos ( $p < 0,05$ , Kruskal-Wallis).  $n=50$ . Os valores médios  $\pm$ EP para cada grupo fenológico estão em negrito.

Grupo fenológico foliar	Espécies	AF	NF	CR	IEF	DNF	AFI	RFR
Decíduas	<i>A. falcata</i>	334 $\pm$ 23 bc	4,0 $\pm$ 0,2 h	5,4 $\pm$ 1 de	70,0 $\pm$ 5,4 b	0,85 $\pm$ 0,05 bc	82,0 $\pm$ 4,2ab	22,2 $\pm$ 1,6 a
	<i>A. tomentosum</i>	399 $\pm$ 40 bc	6,3 $\pm$ 0,5 efg	1,9 $\pm$ 1 f	274,0 $\pm$ 22,4 a	4,46 $\pm$ 0,31 a	61,8 $\pm$ 2,8b	11,1 $\pm$ 0,8 bc
	<i>C. brasiliense</i>	503 $\pm$ 36 ab	3,3 $\pm$ 0,2 h	8,9 $\pm$ 1 cd	87,1 $\pm$ 9,4 b	0,61 $\pm$ 0,06 de	153,4 $\pm$ 7,6a	8,6 $\pm$ 0,9 def
	<i>D. hispida</i>	577 $\pm$ 41 a	9,7 $\pm$ 0,4 bc	9,5 $\pm$ 1 bcd	64,1 $\pm$ 2,9 b	1,12 $\pm$ 0,06 b	61,9 $\pm$ 3,2b	8,0 $\pm$ 0,5 bcd
	<i>K. variabilis</i>	283 $\pm$ 18 cd	10,8 $\pm$ 0,7 ab	16,2 $\pm$ 1 ab	35,9 $\pm$ 6,3 c	1,11 $\pm$ 0,12 bc	27,7 $\pm$ 1,7cd	5,0 $\pm$ 0,8 g
	<b>Média (<math>\pm</math>EP)</b>	<b>419<math>\pm</math>16 a</b>	<b>6,8<math>\pm</math>0,3 b</b>	<b>8,4<math>\pm</math>1 c</b>	<b>106,4<math>\pm</math>7,5 a</b>	<b>1,64<math>\pm</math>0,12 a</b>	<b>77,5<math>\pm</math>3,3 a</b>	<b>11,0<math>\pm</math>0,6 a</b>
Semidecíduas	<i>C. sylvestris</i>	90 $\pm$ 6 f	13,5 $\pm$ 0,4 a	17,6 $\pm$ 1 a	5,0 $\pm$ 0,2 f	0,79 $\pm$ 0,02 bc	6,5 $\pm$ 0,3g	5,9 $\pm$ 0,2 defg
	<i>E. gracilipes</i>	245 $\pm$ 20 cde	3,4 $\pm$ 0,2 h	11,9 $\pm$ 1 bc	266 $\pm$ 2,1 c	0,47 $\pm$ 0,05 e	72,3 $\pm$ 5,5b	8,1 $\pm$ 0,7 cdef
	<i>S. adstringens</i>	857 $\pm$ 88 a	4,4 $\pm$ 0,3 gh	3,8 $\pm$ 1 ef	225,5 $\pm$ 15,3 a	1,34 $\pm$ 0,10 b	199,6 $\pm$ 15,1a	9,4 $\pm$ 0,7 bcd
	<i>S. polyphyllum</i>	564 $\pm$ 35 a	7,6 $\pm$ 0,5 cde	8,0 $\pm$ 1 cde	76,5 $\pm$ 3,7 ab	1,01 $\pm$ 0,05 b	79,4 $\pm$ 3,9ab	11,0 $\pm$ 0,7 ab
	<i>T. stenocarpa</i>	102 $\pm$ 7 f	6,8 $\pm$ 0,2 def	14,1 $\pm$ 1 ab	7,5 $\pm$ 0,5 def	0,53 $\pm$ 0,03 de	14,6 $\pm$ 0,7efg	4,3 $\pm$ 0,3 g
	<b>Média (<math>\pm</math>EP)</b>	<b>372<math>\pm</math>27 b</b>	<b>7,2<math>\pm</math>0,3 b</b>	<b>11,1<math>\pm</math>1 b</b>	<b>68,5<math>\pm</math>6,2 b</b>	<b>0,83<math>\pm</math>0,03 b</b>	<b>74,2<math>\pm</math>5,5 b</b>	<b>7,7<math>\pm</math>0,3 b</b>
Sempreverdes	<i>C. suberosus</i>	160 $\pm$ 11 ef	7,7 $\pm$ 0,3 bcde	18,5 $\pm$ 1 a	8,8 $\pm$ 0,5 def	0,44 $\pm$ 0,02 e	20,7 $\pm$ 1,2cdef	6,9 $\pm$ 0,3 bcde
	<i>M. albicans</i>	146 $\pm$ 9 ef	5,3 $\pm$ 0,3 fg	14,9 $\pm$ 1 ab	10,3 $\pm$ 0,5 de	0,40 $\pm$ 0,02 e	27,4 $\pm$ 1,1c	5,1 $\pm$ 0,3 fg
	<i>M. ligustroides</i>	101 $\pm$ 8 f	8,6 $\pm$ 0,5 bcd	14,5 $\pm$ 1 ab	7,0 $\pm$ 0,3 def	0,65 $\pm$ 0,03 cd	11,3 $\pm$ 0,5fg	4,6 $\pm$ 0,4 g
	<i>P. rotundifolia</i>	214 $\pm$ 19 de	7,9 $\pm$ 0,4 bcde	18,2 $\pm$ 2 ab	12,4 $\pm$ 0,6 cd	0,57 $\pm$ 0,04 de	25,6 $\pm$ 1,8cde	5,8 $\pm$ 0,4 efg
	<i>S. camporum</i>	139 $\pm$ ef	9,5 $\pm$ 0,6 bcd	15,3 $\pm$ 1 ab	9,9 $\pm$ 0,7 ef	0,68 $\pm$ 0,04 cd	15,1 $\pm$ 0,8def	6,2 $\pm$ 0,4 defg
	<b>Média (<math>\pm</math>EP)</b>	<b>152<math>\pm</math>6 c</b>	<b>7,8<math>\pm</math>0,2 a</b>	<b>16,3<math>\pm</math>1 a</b>	<b>9,7<math>\pm</math>0,3 c</b>	<b>0,55<math>\pm</math>0,02 c</b>	<b>20,1<math>\pm</math>0,6 c</b>	<b>5,7<math>\pm</math>0,2 c</b>

Tabela 3. Valores médios ( $\pm$ EP) da inclinação do ramo em relação ao horizonte e da porcentagem da radiação incidente ao longo do ramo em relação à área aberta de uma fisionomia de cerrado *stricto sensu*, considerada como 100% de irradiância. Diferentes letras após as médias nas colunas indicam diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) entre espécies e grupos fenológicos foliares. Diferentes letras após os valores médios nas linhas indicam diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) da radiação incidente ao longo do ramo na mesma espécie ou no mesmo grupo fenológico. Os valores médios  $\pm$ EP para cada grupo fenológico estão em negrito.

Grupo fenológico foliar	Espécies	Inclinação do ramo <sup>a</sup>	Radiação incidente ao longo do ramo (% em relação à área aberta) <sup>a</sup>		
			Ápice	Meio	Base
Decíduas	<i>A. falcata</i>	41 $\pm$ 2 e	84 $\pm$ 2 a	87 $\pm$ 2 a	84 $\pm$ 3 a
	<i>A. tomentosum</i>	40 $\pm$ 1 e	72 $\pm$ 4 a	74 $\pm$ 4 a	69 $\pm$ 3 a
	<i>C. brasiliense</i>	40 $\pm$ 2 e	83 $\pm$ 4 a	79 $\pm$ 5 a	78 $\pm$ 4 a
	<i>D. hispida</i>	46 $\pm$ 3 de	84 $\pm$ 2 a	83 $\pm$ 1 a	83 $\pm$ 2 a
	<i>K. variabilis</i>	43 $\pm$ 3 de	87 $\pm$ 2 a	84 $\pm$ 3 a	87 $\pm$ 2 a
	<b>Média (<math>\pm</math>EP)</b>	<b>42<math>\pm</math> 1 c</b>	<b>82<math>\pm</math>2 a</b>	<b>81<math>\pm</math>2 a</b>	<b>80<math>\pm</math>3 a</b>
Semidecíduas	<i>C. sylvestris</i>	59 $\pm$ 3 ab	77 $\pm$ 4 a	53 $\pm$ 6 b	14 $\pm$ 3 c
	<i>E. gracilipes</i>	53 $\pm$ 3 bcd	76 $\pm$ 4 a	48 $\pm$ 6 b	31 $\pm$ 6 b
	<i>S. adstringens</i>	51 $\pm$ 2 cde	74 $\pm$ 3 a	47 $\pm$ 5 b	28 $\pm$ 4 c
	<i>S. polyphyllum</i>	46 $\pm$ 2 de	90 $\pm$ 1 a	67 $\pm$ 6 b	41 $\pm$ 5 c
	<i>T. stenocarpa</i>	60 $\pm$ 2 abc	87 $\pm$ 2 a	51 $\pm$ 7 b	14 $\pm$ 3 c
	<b>Média (<math>\pm</math>EP)</b>	<b>54<math>\pm</math>1 b</b>	<b>81<math>\pm</math>3 a</b>	<b>53<math>\pm</math>4 b</b>	<b>26<math>\pm</math>5 c</b>
Sempreverdes	<i>C. suberosus</i>	61 $\pm$ 2 abc	71 $\pm$ 4 a	51 $\pm$ 6 b	14 $\pm$ 3 c
	<i>M. albicans</i>	63 $\pm$ 2 ab	83 $\pm$ 3 a	46 $\pm$ 5 b	10 $\pm$ 3 b
	<i>M. ligustroides</i>	66 $\pm$ 2 a	76 $\pm$ 2 a	45 $\pm$ 6 b	10 $\pm$ 3 c
	<i>P. rotundifolia</i>	59 $\pm$ 2 abc	74 $\pm$ 5 a	59 $\pm$ 6 b	5 $\pm$ 1 c
	<i>S. camporum</i>	61 $\pm$ 2 abc	56 $\pm$ 4 a	31 $\pm$ 5 a	19 $\pm$ 4 b
	<b>Média (<math>\pm</math>EP)</b>	<b>62<math>\pm</math>1 a</b>	<b>72<math>\pm</math>4 a</b>	<b>46<math>\pm</math>5 b</b>	<b>12<math>\pm</math>2 c</b>

<sup>a</sup>Kruskall-Walis

**Figura 1.** Área foliar por ramo (AF, cm<sup>2</sup>) em função do comprimento do ramo (CR, cm), em 15 espécies arbóreas de Cerrado: decíduas (DE, ●), semidecíduas (SD, □) e sempreverdes (SV, ▲). O coeficiente da regressão (r) é mostrado em cada painel ( $p < 0,05$ ), n=50 ramos por espécie.

**Figura 2.** Massa do ramo (MR, g) em função do comprimento do ramo (CR, cm), em 15 espécies arbóreas de Cerrado: decíduas (DE, ●), semidecíduas (SD, □) e sempreverdes (SV, ▲). O coeficiente da regressão (r) é mostrado em cada painel ( $p < 0,05$ ), n=50 ramos por espécie.

**Figura 3.** Densidade do número de folhas (DNF, cm<sup>-1</sup>) em função do comprimento do ramo (CR, cm), em 15 espécies arbóreas de Cerrado: decíduas (DE, ●), semidecíduas (SD, □) e sempreverdes (SV, ▲). O coeficiente da regressão (r) é mostrado em cada painel ( $p < 0,05$ ), n=50 ramos por espécie.

**Figura 4.** Razão massa de folhas por massa de ramo (RFR, g g<sup>-1</sup>) em função do comprimento do ramo (CR, cm), em 15 espécies arbóreas de Cerrado: decíduas (DE, ●), semidecíduas (SD, □) e sempreverdes (SV, ▲). O coeficiente da regressão (r) é mostrado em cada painel ( $p < 0,05$ ), n=50 ramos por espécie.

**Figura 5.** Índice de exposição foliar (IEF, cm<sup>2</sup> cm<sup>-1</sup>) em função do comprimento do ramo (CR, cm), em 15 espécies arbóreas de Cerrado: decíduas (DE, ●), semidecíduas (SD, □) e sempreverdes (SV, ▲). O coeficiente da regressão (r) é mostrado em cada painel ( $*p < 0,05$ ), n=50 ramos por espécie.

**Figura 6.** Análise de componentes principais (PCA) utilizando as características morfológicas determinadas em ramos das 15 espécies arbóreas de Cerrado. As espécies decíduas, semidecíduas e sempreverdes são representadas pelos símbolos ●, □ e ▲, respectivamente. Cada espécie é indicada por seis letras de acordo com a Tabela 1. Os eixos 1 e 2 são responsáveis por 59 e 16% da variação total dos dados, respectivamente. IR=inclinação do ramo, CR=comprimento do ramo, AF=área foliar, AFI=área foliar individual, DNF=densidade do número de folhas, IEF= índice de exposição foliar, NF=número de folhas e RFR=razão massa de folhas por massa de ramo.

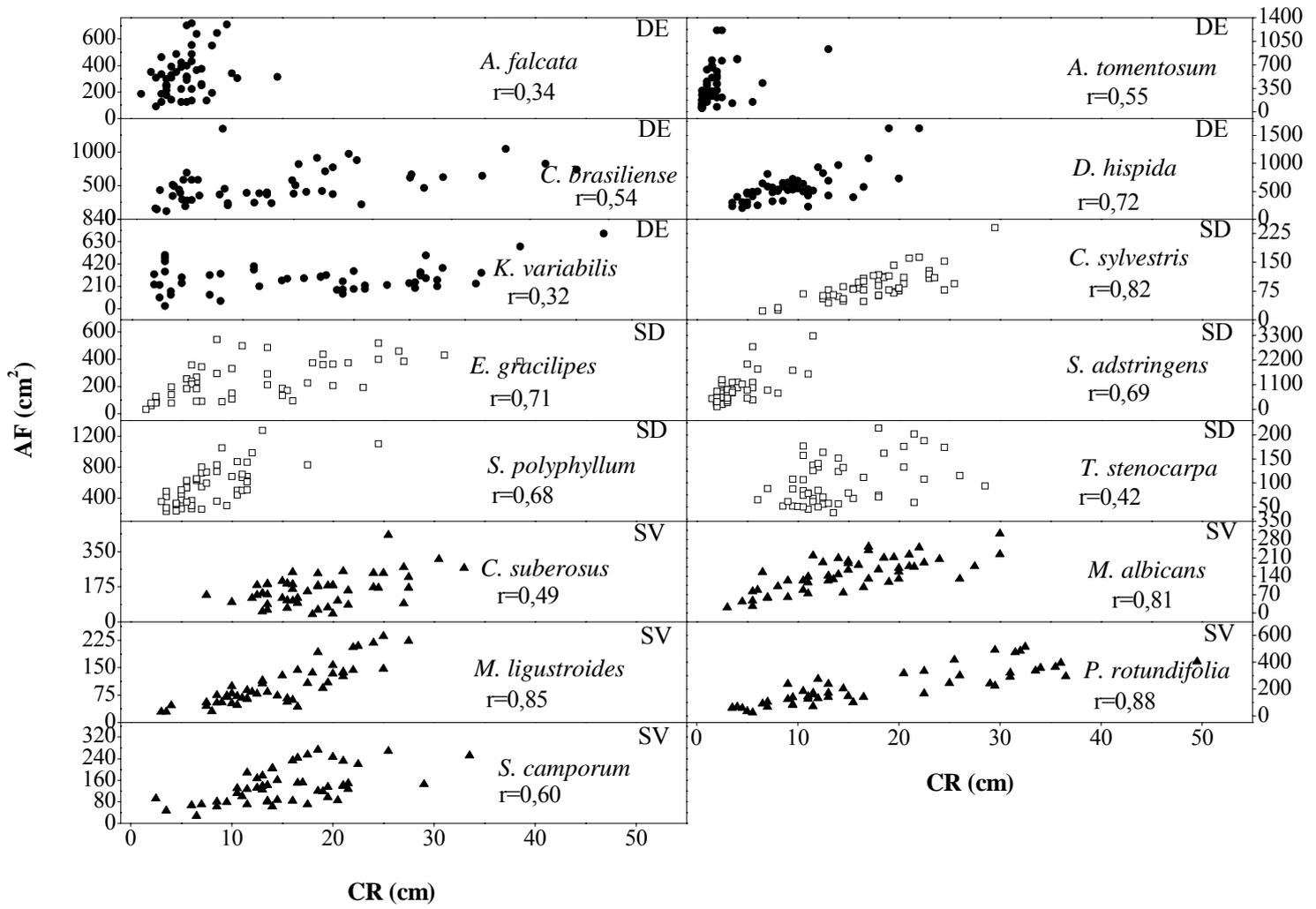


Figura 1

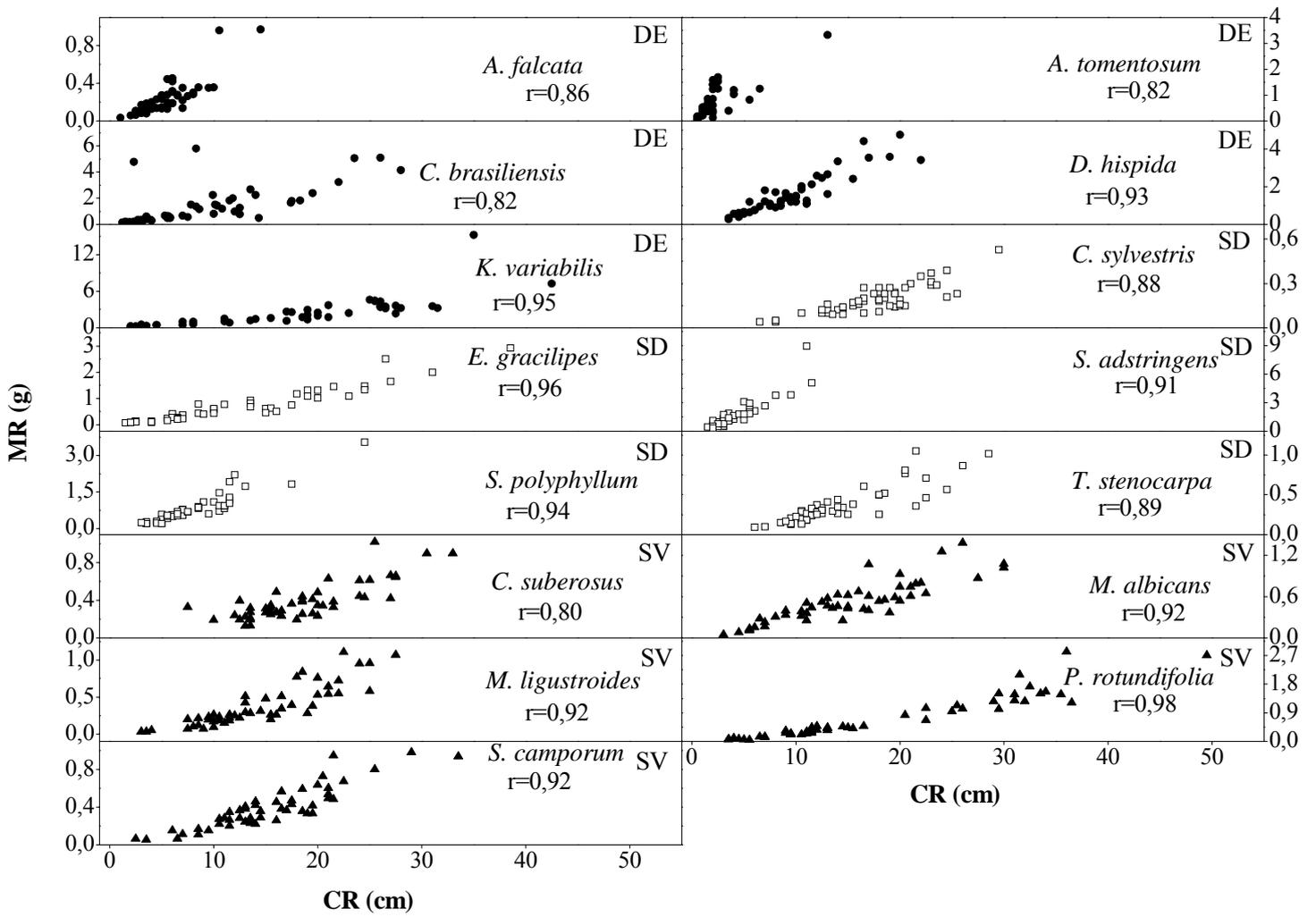


Figura 2

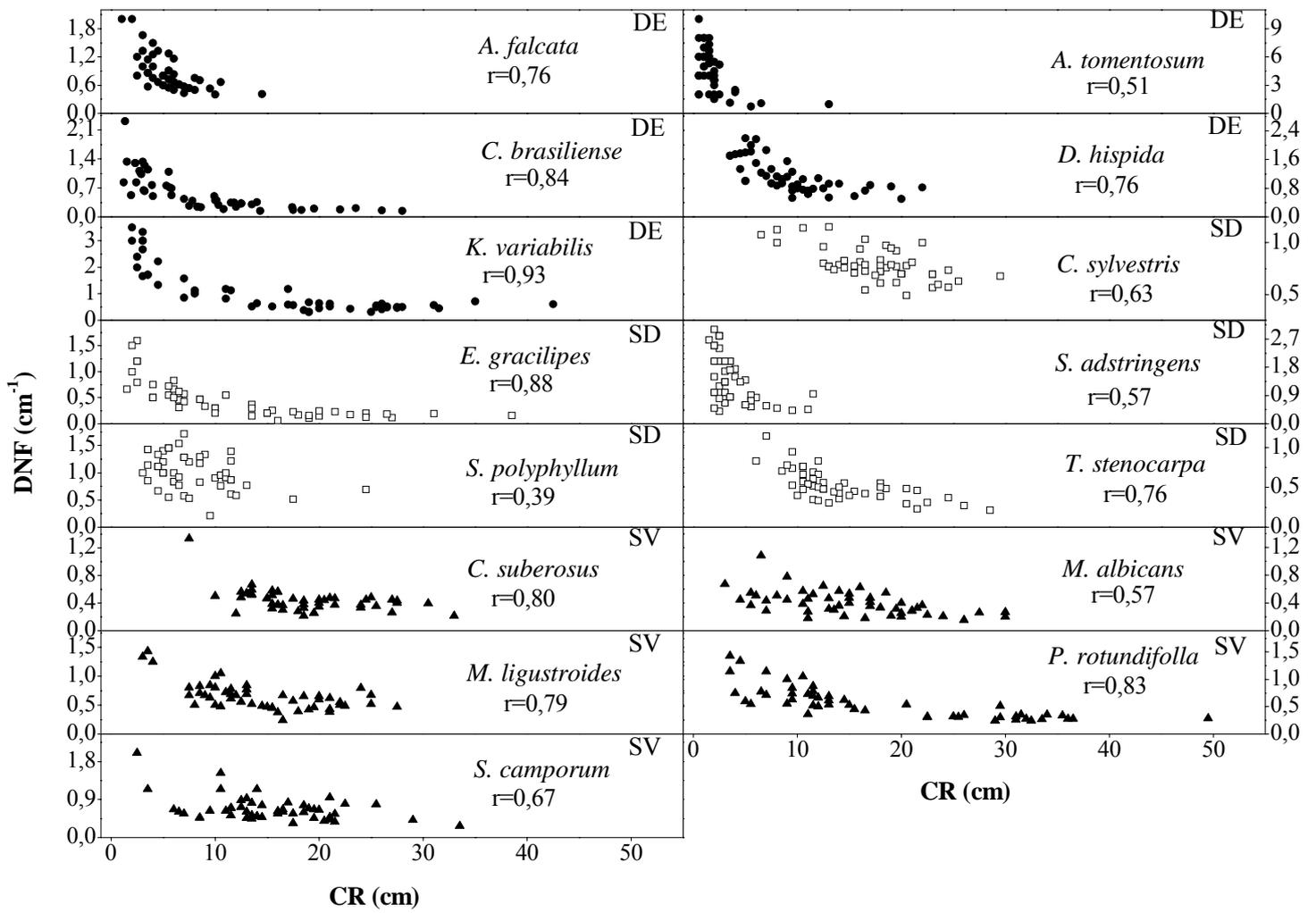


Figura 3

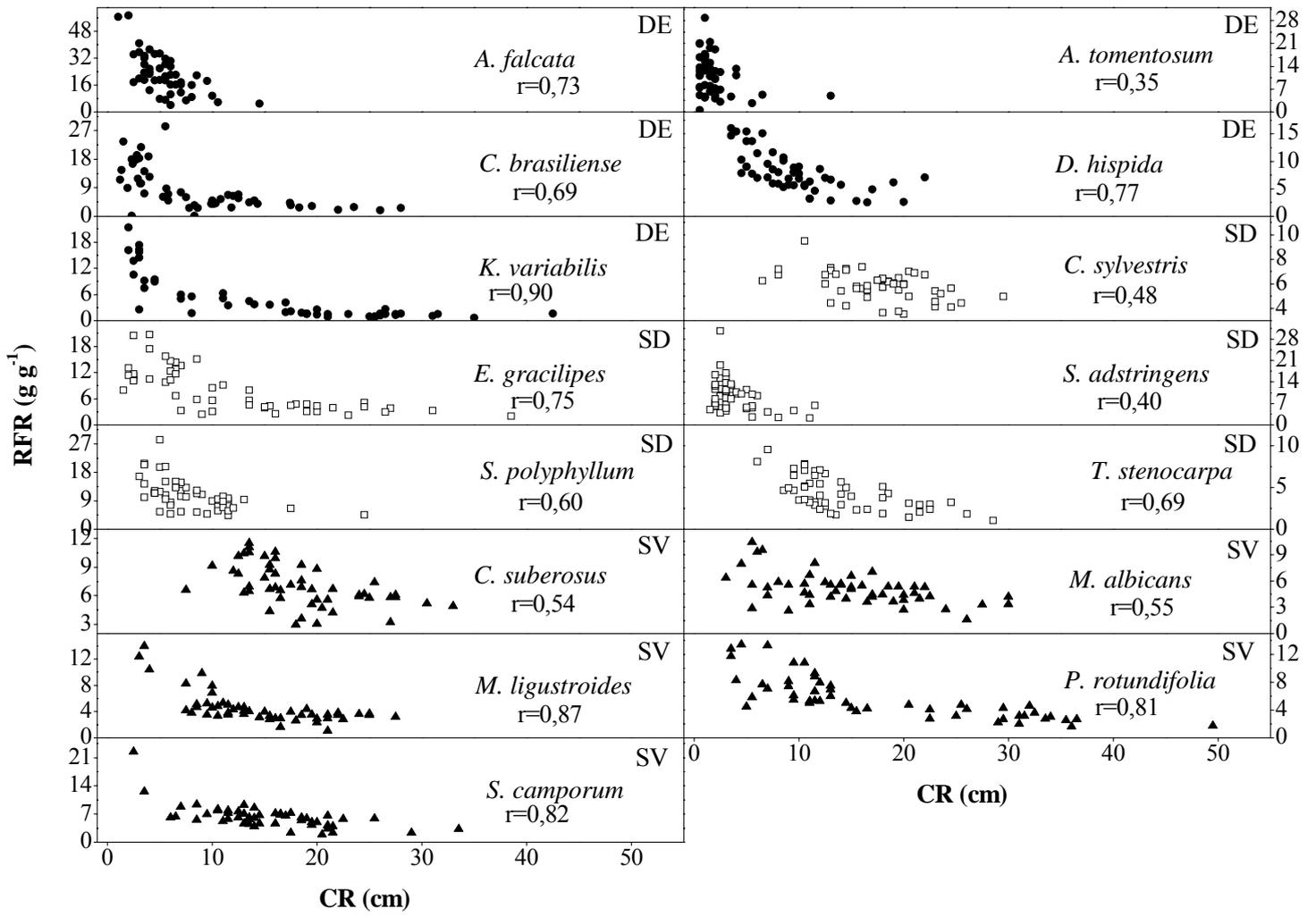


Figura 4

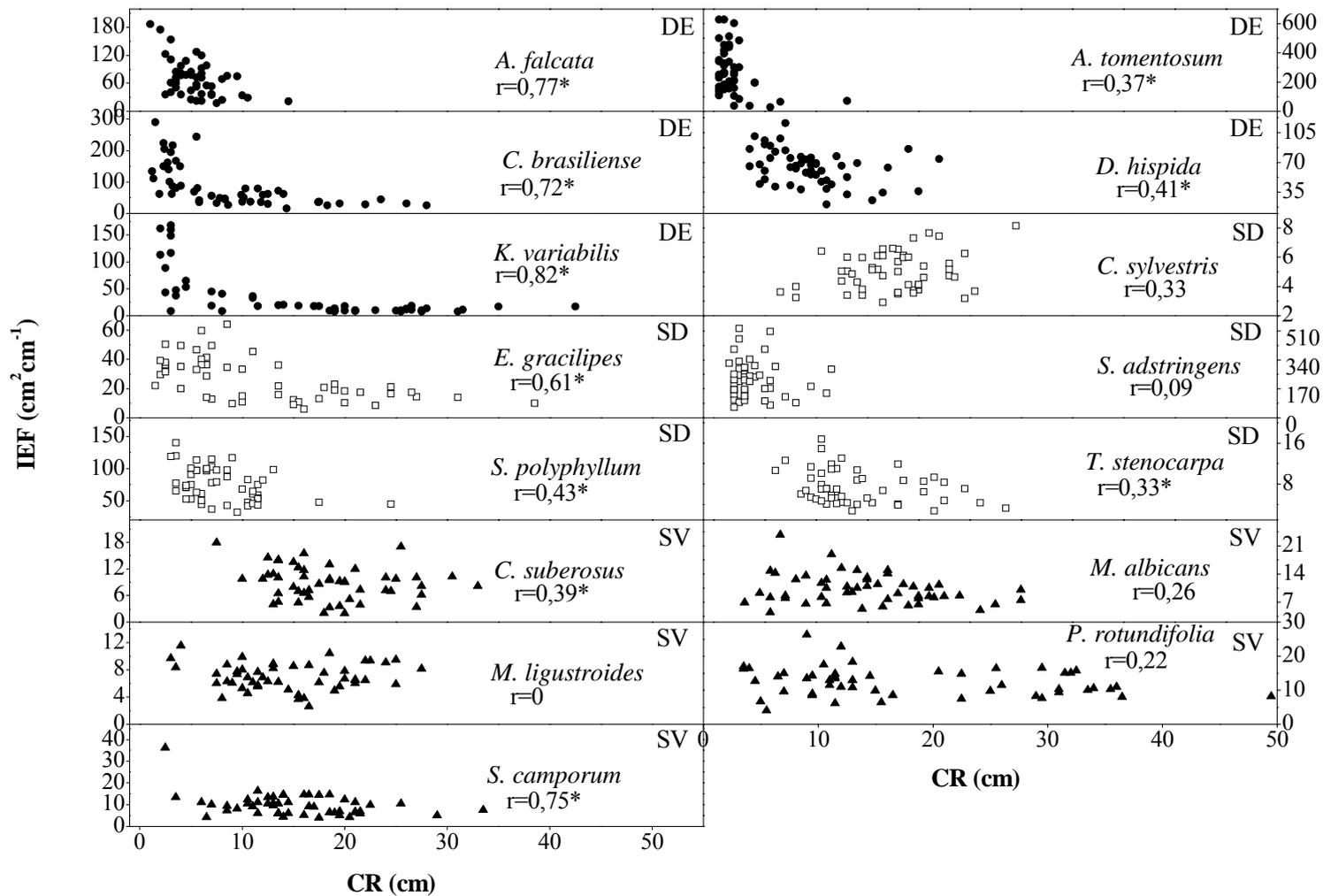


Figura 5

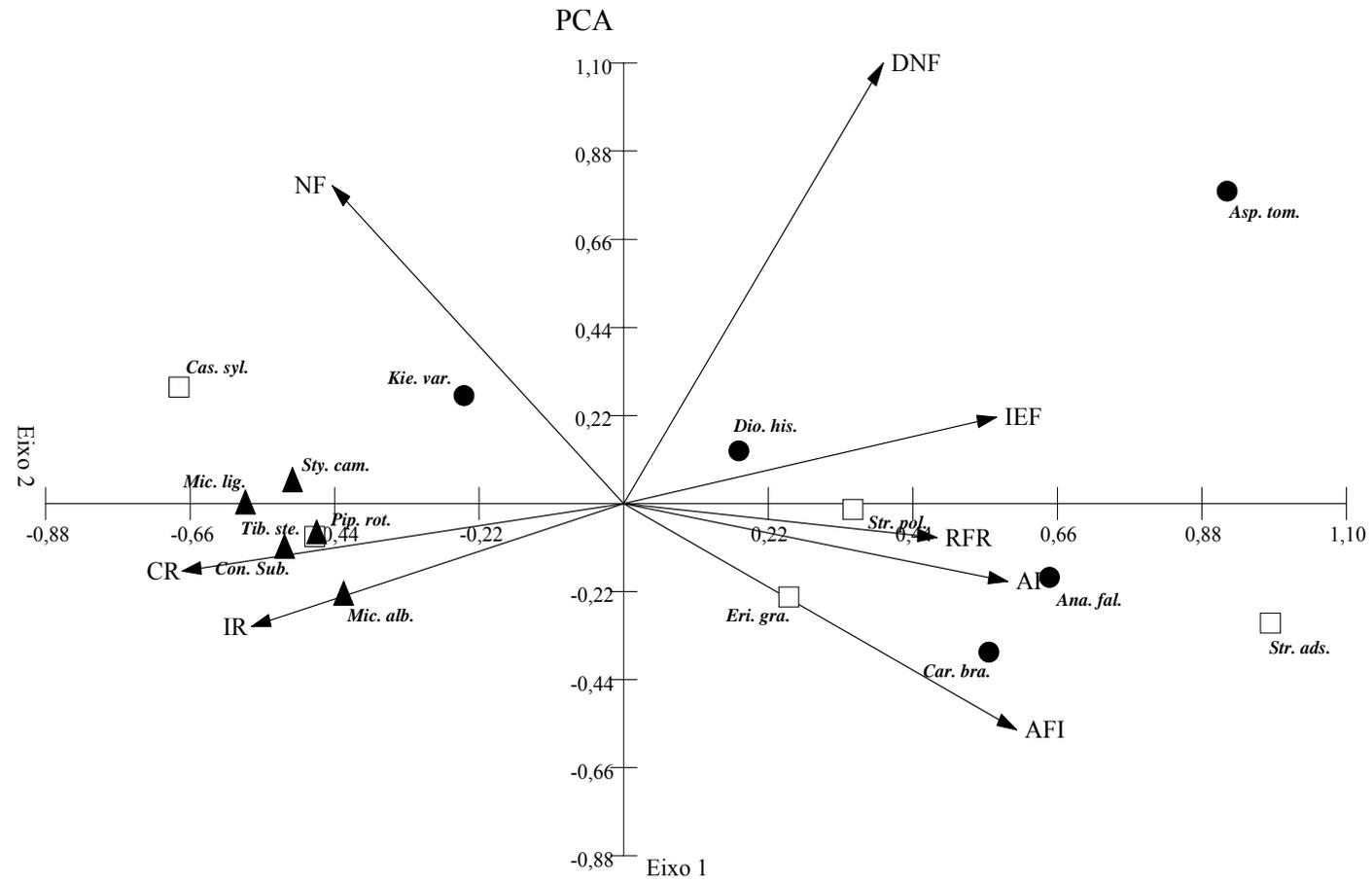


Figura 6

## **CHAPTER II**

### **Shoot-foliage relationships in deciduous, semideciduous, and evergreen cerrado species**

---

## **Shoot-foliage relationships in deciduous, semideciduous, and evergreen cerrado tree species**

João Paulo Souza<sup>1\*</sup>, Carlos Henrique B. A. Prado<sup>2</sup>, Ana Lúcia S. Albino<sup>3</sup> and Maria A. Damascos<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Post-graduate program in Ecology and Natural Resources, Federal University of São Carlos, 13565-905, São Carlos, São Paulo, Brazil, [joaopaulobio@hotmail.com](mailto:joaopaulobio@hotmail.com).

<sup>2</sup>Department of Botany, Federal University of São Carlos, 13565-905, São Carlos, São Paulo, Brazil, [prado\\_chba@yahoo.com.br](mailto:prado_chba@yahoo.com.br).

<sup>3</sup>Undergraduate of Biological Sciences, 13565-905, Federal University of São Carlos, São Carlos, São Paulo, Brazil, [ana28\\_9@yahoo.com.br](mailto:ana28_9@yahoo.com.br).

<sup>4</sup>National University of Comahue, Department of Botany, Quintral 1250, (8400) San Carlos de Bariloche, Argentina, [damascos@crub.uncoma.edu.ar](mailto:damascos@crub.uncoma.edu.ar).

\*Author for correspondence. Fax: +55-34-32223146; Tel.: +55-34-32223146; e-mail: [joaopaulobio@hotmail.com](mailto:joaopaulobio@hotmail.com)

## **Abstract**

The morphology and the biomass allocation in shoots and leaves were investigated in 15 cerrado trees with distinct leaf phenology. Higher values of leaf/shoot ratio on mass base, individual leaf area, leaf area per shoot, leaf area per shoot length, and leaf number per shoot length were found in deciduous than in evergreen species. The differences about shoot-foilage relationship across leaf phenological groups could be explained by plagiotropic shoots on deciduous and by orthotropic shoots in semideciduous and evergreen species. Plagiotropic shoots allow similar incident irradiance along shoots and high biomass allocation in favor of leaves without foliage self-shading in deciduous trees. The structural differentiation between short and long shoots was indicated by an exponential relationship between leaf area per shoot length and shoot length in all deciduous, in three semideciduous, and in two evergreen species. Therefore, especially in deciduous, the short shoots had higher leaf area per unit of length than the long shoots. The differentiation between short and long shoots depends on the shoot length in deciduous because of the leaf number on shoot is predetermined in buds. Contrastingly, the leaf neo-formation in semideciduous and in evergreen trees keeps more constant the shoot-leaf relationship per shoot length because the foliage is produced according to the shoot growth during the year. In conclusion, the foliage persistence, the shoot inclination, the type of leaf production and the resources allocation between autotrophic and heterotrophic vegetative canopy parts are interdependent in cerrado tree species across different leaf phenological groups.

**Key-words:** Cerrado, deciduousness, incident irradiance, orthotropic, plagiotropic, shoot-leaf relationships.

## **Introduction**

Species with distinct patterns of leaf deciduousness co-occur in Cerrado vegetation with different kinds of ramification in canopy (Damascos et al. 2005) and different deep of the root system (Jackson et al. 1999). Evergreen trees of Cerrado show intense canopy branching with higher number of shoot order produced during the year than the deciduous trees (Damascos et al. 2005). Besides, evergreen cerrado trees unfold the foliage through the apical meristem, which emits leaves continuously along the year (Damascos et al. 2005; Lenza and Klink 2006). Contrastingly, deciduous tree species of Cerrado produce all leaves in a flush as a synchronic foliage production with leaf primordia pre-formed and enclosed in the buds (Damascos et al. 2005; Damascos 2008). Notwithstanding, there were not differences concern the leaf physiological traits as the stomatal conductance (Meinzer et al. 1999; Bucci et al. 2004; Prado et al. 2004; Franco et al. 2005) and photosynthetic capacity (Paula 2002) among distinct leaf phenological groups of cerrado tree species during the growing season.

Because of cerrado trees have different kinds of shoot growth and foliage phenology, the relationship between autotrophic and heterotrophic parts in canopy should vary significantly across the leaf phenological groups. Variations about shoot morphology and biomass allocation should be linked with foliage self-shading along shoot inside the canopies of evergreen, semideciduous, and deciduous cerrado trees as found in tree species of temperate forest (Yagi and Kikuzawa 1999; Yagi 2000; Suzuki 2003). The shoot inclination and the irradiance extinction along shoot should have strong influence on the structure and the biomass partitioning between autotrophic and heterotrophic parts of the canopy. Therefore, every leaf phenological group of cerrado trees probably has distinct shoot-foliage relationship as found in tree species of temperate forest (Takenaka 1997).

Distinct patterns of biomass partitioning between shoots and leaves in same canopy could result in structural differentiation between short and long shoots (Takenaka 1997; Yagi

and Kikuzawa 1999; Yagi 2000). On the other hand, the kind of leaf production (synchronic or continuous) and different deciduousness in trees of Cerrado (Damascos et al. 2005; Lenza and Klink 2006) could be related to structural differentiation in canopy. If deciduous species of Cerrado with synchronic leaf production have plagiotropic shoots, the irradiance will be equally distributed along shoots avoiding the foliage self-shading. This feature would allow high leaf area per shoot and high density of leaves in shoots of deciduous tree species. On the other hand, if continuous leaf production in semideciduous and evergreen cerrado trees takes place on orthotropic shoots, the extinction of irradiance will be strong from the apex to the base of the shoot. In this case, evergreen and semideciduous cerrado trees probably show low leaf area per shoot and low foliage density on shoot for avoiding the foliage self-shading in same shoot.

The shoot-foliage relationships were investigated in some temperate tree species (Takenaka 1997; Yagi and Kikuzawa 1999; Yagi 2000) but not yet in trees of Cerrado, a neotropical savanna differing from other savannas by its high diversity of woody species (Mendonça et al. 1998; Castro et al. 1999) and wide physiognomic range from grassland to tall woodlands (Sarmiento 1984; Eiten 1972). Therefore, the allocation pattern of biomass between shoot and foliage was investigated here in cerrado tree species with different leaf phenology growing under natural conditions in same area. Using this approach, it will be possible to verify if different leaf deciduousness in cerrado trees determines the shoot-foliage relationships across the leaf phenological groups.

## **Materials and Methods**

*Study area and climate* – The study was carried out within a cerrado reservoir of 86 hectares, located in the northern of Federal University of São Carlos (UFSCar), in São Carlos municipality, Brazil (22°00'–22°30' S and 47°30'–48°00' W). The topography of the study

area presents slight undulation at 850 m above sea level. The trees utilized in this study were distributed in 1 ha inside the physiognomy of the *stricto sensu* cerrado vegetation, where the water table was 10 meters deep (Kanno 1998) and the soil was classified as dystrophic oxisol and poor in nutrients (Paula 2002). This cerrado physiognomy is characterized by woody stratum formed by trees and shrubs on a well defined graminaceous layer (Ribeiro and Walter 1998).

According to Köppen's climatic classification the regional climate in the study area is tropical with dry winter and wet summer (Aw). There are two well-defined seasons: the rainy season between October-March and the dry season between April-September (Prado et al. 2004; Monteiro and Prado 2006). The mean value of total annual precipitation is 1420 mm and the average of annual air temperature is 22°C considering the period between 1939-2007. Shoots and leaves were collected at the end of the rainy season (April 2007) on *Casearia sylvestris*, *Diospyros hispida*, *Eriotheca gracilipes*, *Kielmeyera variabilis*, *Miconia ligustroides*, and *Piptocarpha rotundifolia*, and in April 2008 on the other tree species (Table 1).

*Plant species* – The species of trees studied (Table 1) were separated according to distinct leaf phenological groups (deciduous, semideciduous, and evergreen) and are well represented in the study area (Oliveira and Batalha 2005). Five adult individuals per species were selected growing under full solar irradiance. The deciduous species (DE) shed leaves at the end of dry season remaining leafless for nearly 30 days (Paula 2002; Damascos et al. 2005; Damascos 2008). Semideciduous species (SD) shed around a half of their leaves at the end of dry season. Contrastingly, the evergreen species (EV) of studied trees keep almost the same foliar area during the whole year (Paula 2002; Lenza and Klink 2006; Damascos 2008).

*Shoot and leaf dry mass, shoot length and leaf area measurements* – Five adult individuals with similar height and stem circumference at breast height were utilized in each species (Table 1) for measuring the shoot length, the shoot dry mass, and the leaf area, leaf mass, and the number of leaves per shoot. Ten lateral buds on 10 shoots (one bud per shoot) were marked in each individual tree in July 2006 or in July 2007 (Table 1) at the peak of dry season. The development of the marked buds was monitored once every five days as of the bud break and the corresponding leaf unfold and shoot elongation. After the whole growth season (from July 2006 to April 2007 or from July 2007 to April 2008) the 10 shoots previously monitored were detached in each individual resulting in 50 shoots collected per species.

The number of leaves per shoot (LN) was determined on each one of 10 detached shoots in every individual tree in each species (n=50 shoots per species). The length (SL) and the dry mass (SM) of every shoot was determined separately. The dry mass of each shoot was acquired after removing all lateral buds and leaves, when the area and the mass of leaves were also determined. The leaf area was obtained on each individual leaf using the software Pro-Image version 4.0 (Media Cybernetics, USA). Shoots and leaves were dried in a stove under 60°C up to constant weight (Cornelissen et al. 2003), which was measured in an analytical balance (Mettler AE260 DeltaRange). All leaves on shoots were considered independent on their size and age. The leaf area per shoot (LA) was obtained through the summation of all leaf area on corresponding shoot. Therefore, it was possible to acquire the dry mass and the length of shoots, the leaf number, the mass of leaves, and the leaf area per shoot in every one of 50 shoots collected per tree species.

*Shoot inclination and the incident irradiance along shoot* – The shoot inclination and the incident irradiance along shoot were determined in April 2006 on *Casearia sylvestris*,

*Diospyros hispida*, *Eriotheca gracilipes*, *Kielmeyera variabilis*, *Miconia ligustroides*, and *Piptocarpha rotundifolia*, and in April 2008 on the other tree species (Table 1). Five adult individuals of each species growing under full irradiance and with similar height of those used in shoot-leaf relationship determinations were marked for acquiring the angle of insertion of current-year shoots produced on previous growing season. These shoots were easily identified by supporting new green leaves, being at the periphery of the canopy and on thicker parental shoots usually free of leaves. A thin horizontal bar crossed by 2.0 m vertical bar was positioned at the insertion of each current-year shoot. A plummet was utilized for checking the perpendicular position of vertical bar in each angle measured. The thin horizontal bar was used as reference to determine the angle between the current-year shoot and the horizon by means of a compass. Ten current-year shoots in each individual were used for determining the mean value of the angle of the shoot insertion (n=50 shoots per species).

The incident irradiance along current-year shoots was determined at 12:00 h with a Phywe luxmeter (Göttingen, Germany). Full solar irradiance (considered as 100%) was measured in open area of cerrado *stricto sensu* holding the luxmeter probe parallel to the solar beams. The luxmeter sensor on the top of the probe was placed on the same position of the leaf blade in relation to the solar beams along the current-year shoots. Therefore, the incident irradiance was not 100% even on distal leaves on the shoot apex, because of the leaf blade was not exactly at the right angle in relation to the solar beams. The incident irradiance on the apex, middle and at the base of the shoots was determined in five current-year shoots in each one of the five individuals previously marked for measuring the shoot inclination (n=25 shoots per species).

*Shoot-foliage relationships* – The Shoot-foliage relationships were accomplished according to Yagi and Kikuzawa (1999) and Yagi (2000). These relationships reveal the pattern of the

foliage distribution, the biomass allocation between shoots and leaves and the strategies of resources optimization in canopy. Besides, through these shoot-foliage relationships is possible to identify the variations between species or groups of species. The followed variables were determined: the leaf display index (LDI=shoot leaf area by shoot length,  $\text{cm}^2 \text{cm}^{-1}$ ); the density of leaf number (DLN=leaf number by shoot length, leaf  $\text{cm}^{-1}$ ); the individual leaf area (ILA=leaf area by leaf number per shoot,  $\text{cm}^2$ ); and the leaf/shoot ratio (LSR=total leaf dry mass by total shoot dry mass,  $\text{g g}^{-1}$ ). The structural traits about linear measurements (DLN), leaf area (LA e LDI) and biomass (LSR and SM) were related with shoot length for depicting the patterns of shoot-foliage relationships in each species separately and in every leaf phenological group according to Yagi and Kikuzawa (1999) and Yagi (2000).

*Data analyzes* – The average values  $\pm$  standard errors (SE) of shoot length (SL), leaf area per shoot (LA), leaf number per shoot (LN), leaf display index (LDI), density of leaf number (DLN), individual leaf area (ILA), leaf/shoot ratio (LSR), shoot inclination, and the percentage of incident irradiance along shoot were calculated separately in each species and in every leaf phenological group. The Kruskal-Wallis and the pos-hoc Dunn test (Zar 1999) were used to investigate possible differences in traits cited above among species or among leaf phenological groups. The irradiance along shoot (apex, middle and base) in each species and each phenological group was compared by variance analyses Kruskal-Wallis.

We used the best adjustment of curves to analyze the relationships between LA, SM, LDI, DLN, and LSR as a function of SL, which indicated the best regression to fit each data set with SL. The regressions were fitted by means of the software Origin, version 7.0 (OriginLab Corporation). The relationships between DLN, LDI, and LSR with SL were fitted by an exponential decay and the relationships between LA and SM with SL by the linear

regression. The principal component analyzes (PCA) was accomplished considering all variables (shoot inclination, LA, DLN, LDI, ILA, LN, SL, and LSR) for verifying the clustering behavior of tree species in a 2-dimensional space. The PCA was carried out using MVSP program, version 3.1 (Kovach Computing Services).

## Results

Higher values of leaf area per shoot (LA), leaf display index (LDI), density of leaf number (DLN), individual leaf area (ILA), and leaf/shoot ratio (LSR) were found in deciduous than in semideciduous and evergreen species (Table 2). For instance, the average values of LA, LDI, DLN, ILA, and LSR were 2, 10, 3, 3 and 2 times higher in deciduous than in evergreen species, respectively. On the other hand, in semideciduous species were found intermediate values concern the variables of shoot-foliage relationships (Table 2). Just the leaf number per shoot (LN) and the shoot length (SL) were higher in evergreen than in deciduous species (Table 2).

On average, deciduous trees had values of shoot inclination equal to 42° in relation to horizon, but semideciduous and evergreen species showed shoots in more erect positions, with 54° and 62°, respectively (Table 3). The incident irradiance was similar ( $p>0.05$ ) along the shoots in deciduous (Table 3) in which 80% of total incident irradiance was obtained on the base of the shoots. Contrastingly, the incidence irradiance on the base of erected shoots in semideciduous and evergreen trees was only 26 and 12%, respectively. Hence, there was strong irradiance attenuation from the apex to the base of the erected shoots, especially in evergreen species (Table 3).

LA and shoot dry mass (SM) increased linearly with shoot length (SL) in all species (Figures 1 and 2), but the increment was proportionately higher in deciduous (*Aspidosperma tomentosum*, *Diospyros hispida* and *Anadenanthera falcata*) and in semideciduous

(*Stryphnodendron adstringens* and *Stryphnodendron polyphyllum*) species. The density of leaf number (DLN) and the leaf/shoot ratio (LSR) showed an exponential decay with SL in all species (Figures 3 and 4,  $p < 0.05$ ) but this behavior was more evident in deciduous trees in which most shoots less than 10 cm had high DLN (Table 2). Therefore, unlike semideciduous and evergreen, the DLN decreasing with shoot length was steeper in deciduous species (Figure 3).

The semideciduous species *Stryphnodendron adstringes* and *Casearia sylvestris* and the evergreen species *Piptocarpha rotundifolia*, *Miconia ligustroides* and *Miconia albicans* did not show significant relationship ( $p > 0.05$ ) between LDI and SL (Figure 5). On the other hand, LDI decreased exponentially as a function of SL in other 10 studied species. The drop of LDI was steeper in deciduous than in semideciduous and evergreen species considering the SL from 2 to 10 cm.

The axes 1 and 2 in PCA output accounted for 59 and 16% of total variation of data set, respectively (Figure 6). The symbols representing the tree species are distributed principally along the axis 1. The evergreen species appeared at the left side of PCA as a group of symbols near each other, what means low variation in the pool of variables considered. Contrastingly, deciduous species appeared, with exception of *Kielmeyera variabilis*, at the right side of the PCA output in a higher dispersion than evergreen species (Figure 6). Semideciduous species did not show the clustering behavior along the two axis of the PCA. Indeed, semideciduous species showed the highest dispersion among the leaf phenological groups studied, indicating the greatest variation in the pool of variables about shoot, leaf and shoot-leaf relationship utilized in PCA analyses (Figure 6). The opposition of vectors on PCA is responsible by separation of deciduous and evergreen species. In the left side of PCA are found all evergreen species and in the right side the deciduous corroborating with significant differences found among mean values in Table 2.

## **Discussion**

Similar incident irradiance along plagiotropic shoots permits high values of LA, LDI, DLN, ILA, and LSR without foliage self-shading in deciduous species. On the other hand, semideciduous and evergreen species attenuate the foliage self-shading on the base of the orthotropic shoots decreasing the LA, ILA and DLN. The low DLN in semideciduous and evergreen species was possible by reason of their long shoots in spite of the high leaf number per shoot. The advantage of a leaf self-shading on orthotropic shoots in evergreen and semideciduous species is the protection against excessive irradiance, which is one of the most important causes of midday depression of carbon assimilation in cerrado trees (Franco and Lüttge 2002). Besides, foliage self-shading could reduce the leaf transpiration during dry season. Thus, orthotropic shoots could be an adaptation of semideciduous and evergreen trees in Cerrado for protecting the permanent foliage against the daily and the seasonal environmental stresses.

The combination of fast growth of the foliage with leaf synchronic production and high values of LA, LDI, DLN, ILA, and LSR could compensate the period without photosynthetic activity in deciduous species. On the other hand, the foliage of deciduous trees shows high exposition to environmental stresses on plagiotropic shoots. Therefore, deciduous shed totally their leaves as of the beginning of dry season avoiding the excessive irradiance combined with soil water stress and high atmospheric evaporative demand (Franco 2002).

All deciduous, three semideciduous, and two evergreen species showed structural variation among current-year shoots. This trait was revealed mainly by negative relationship between LDI and SL (Yagi and Kikuzawa 1999). Therefore, short shoots showed higher leaf area by length than long shoots, especially in deciduous trees of cerrado as found in species of temperate forest (Takenaka 1997; Yagi and Kikuzawa 1999; Yagi 2000). The exponential decay of LSR with SL in all deciduous species corroborates the structural differentiation

between short and long shoots, because it indicates high allocation in leaf biomass on short shoots (Yagi 2000). The vegetative function of short shoots with high leaf area would be to increase the light interception (Takenaka 1997). On the other hand, the vegetative function of long shoots with low values of LDI and LSR would be to expand the crown in competition with other individuals (Yagi and Kikuzawa 1999; Yagi 2000; Suzuki 2003). However, the canopies in the cerrado *stricto sensu* physiognomy rarely touch each other, and 80% of the total irradiance reached the base of the shoots in deciduous species. Therefore, must have other explanation for structural differentiation between short and long shoots found particularly in deciduous species.

The number of leaves in a mature shoot of deciduous trees in Cerrado is the same of that number of leaf primordia enclosed within a bud by reason of the leaf pre-formation (Damascos et al. 2005; Damascos 2008). Therefore, short shoots in deciduous tree species of cerrado tend to show higher values of LDI, DLN, and LSR than the long shoots. Contrastingly, the shoots of deciduous with high linear growth probably will present the values of shoot-foliage relationship in favor of shoot, because the leaf number is pre-determined since the bud formation. On the other hand, in semideciduous and evergreen species the leaves are neo-formed by apical meristem with the foliage production according to the shoot growth (Damascos et al. 2005; Lenza and Klink 2006). As a consequence of foliage neo-formation, the semideciduous and evergreen cerrado trees keep more constant the shoot-leaf relationships per shoot length. Therefore, in trees of cerrado *stricto sensu* physiognomy, the shoot-foliage relationships are related to the kind of leaf production and to the shoot inclination instead of to the competition among shoots for the light resource.

The morphological relationships between shoot-foliage were significantly different across leaf phenological groups in Cerrado. Evergreen species is the group more homogeneous considering the leaf and shoot morphological traits analyzed together (SI, SL,

LA, DLN, LDI, ILA, LN, and LSR) as revealed by their grouping behavior in PCA. Contrastingly, semideciduous showed the highest variation in shoot-foliage relationships, being scattered among evergreen and deciduous species in PCA output. Deciduous did not form an evident group as the evergreen species, but they showed lower dispersion than the semideciduous. Because semideciduous had intermediate mean values among phenological groups about most variables determined (LA, LDI, DLN, ILA, LSR, and shoot angle) and the highest dispersion in PCA output overlapping the 2-dimensional space of deciduous and evergreen trees, they are one group with leaf and shoot morphological traits from both deciduous and evergreen species.

In conclusion, from deciduous to evergreen, there is an increasing gradient of leaf persistence, shoot angle and SL, and a decreasing gradient of LA, LDI, DLN, ILA, and LSR. It was evident that each leaf phenological group of tree species in Cerrado has one particular relationship between autotrophic and heterotrophic vegetative parts resulting in functional groups based on morphological canopy traits. The foliage persistence is strongly related to the shoot inclination, the type of leaf production, the irradiance extinction along shoots and to the biomass partitioning in canopy.

### **Acknowledgments**

The agency Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Brazil) has granted scholarships to the authors JPS and CHBAP and the agency Fundação de Amparo à Pesquisa de São Paulo (FAPESP, SP) to ALSA.

### **References**

- Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Scholz, F.G., Franco, A.C., and Bustamante, M. 2004. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree physiol.* **24**: 891-899.
- Castro, A.A.J.F., Martins, F.R., Tamashiro, J.Y., and Shepherd G.J. 1999. How rich is the flora of Brazilian Cerrados? *Ann. Mo. Bot. Gard.* **86**: 192-226.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G., and Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* **51**: 335-380.
- Damascos, M.A., Prado, C.H.B.A., and Ronquim, C.C. 2005. Bud composition, Branching patterns and leaf phenology in cerrado woody species. *Ann. Bot.* **96**: 1075-1084.
- Damascos, M.A. 2008. Conteúdo das gemas, momento da brotação e padrão de produção de folhas em espécies lenhosas do cerrado [online]. Available from <HTTP://www.manole.com.br/fisiologiavegetal/textos%20corrigidos/rhdamascos.pdf>. [accessed 06 August 2008].
- Eiten, G. 1972. The Cerrado vegetation of Brazil. *Bot. Rev.* **38**: 201-341.
- Franco, A.C. 2002. Ecophysiology of woody plants. *In* The Cerrados of the Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna. *Edited by* P.S. Oliveira, and R.J. Marquis. Columbia University Press, New York. pp 178-197.
- Franco, A.C., and Lüttge, U. 2002. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO<sub>2</sub> assimilation and water use efficiency. *Oecologia* **131**: 356-365.
- Franco, A.C., Bustamante, M., Caldas, L.S., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Kozovits, A.R., Rundel, P., and Coradin, V.T.R. 2005. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees* **19**: 326-335.

- Jackson, P.C., Meinzer, F.C., Bustamante, M., Goldstein, G., Franco, A.C., Rundel, P.W., Caldas, L., Iglar, E., and Causin, F. 1999. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiol.* **19**: 717–724.
- Kanno, S.S. 1998. Estudo ecofisiológico de duas espécies nativas do cerrado: *Kielmeyera coriacea* e *Kielmeyera variabilis* – A disponibilidade hídrica e sua relação com as trocas gasosas, o potencial hídrico foliar e a fenologia. PhD thesis, Federal University of São Carlos, São Carlos, São Paulo.
- Lenza, E., and Klink, C.A. 2006. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Rev. bras. Bot.* **29**: 627-638.
- Meinzer, F.C., Goldstein, G., Franco, A.C., Bustamante, M., Iglar, E., Jackson, P., Caldas, L., and Rundel, P.W. 1999. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Funct. Ecol.* **13**: 273-282.
- Mendonça, R.C., Felfili, J.M., Walter, B.M.T., Júnior, M.C.S., Rezende, A.V., Filgueiras, T.S., and Nogueira P.E. 1998. Flora vascular do cerrado. *In* Cerrado: Ambiente e Flora. Edited by S.M. Sano, and S.P. Almeida. EMBRAPA, Planaltina, Brazil. pp. 289-556.
- Monteiro, J.A.F., and Prado, C.H.B.A. 2006. Apparent carboxylation efficiency and relative stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in an evergreen cerrado species during water stress. *Photosynthetica* **44**: 39-45.
- Oliveira, F.F., and Batalha, M.A. 2005. Lognormal abundance distribution of woody species in a cerrado fragment (São Carlos, southeastern Brazil). *Rev. bras. Bot.* **28**: 39-45.
- Paula, N.F. 2002. Capacidade fotossintética, deciduidade e teor de nitrogênio e fósforo em espécies lenhosas do cerrado. PhD thesis, Department of Botany, Federal University of São Carlos, São Carlos, São Paulo.

- Prado, C.H.B.A., Wenhui, Z., Rojas, M.H.C., and Souza, G.M. 2004. Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. *Braz. J. Plant Physiol.* **16**: 7-16.
- Ribeiro, J.F., and Walter, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do Bioma Cerrado. *In* Cerrado: Ambiente e Flora. *Edited by* S.M. Sano, and S.P. Almeida. EMBRAPA, Planaltina, Brazil. pp. 89-166.
- Sarmiento, G. 1984. *The Ecology of Neotropical Savannas*. Cambridge, Harvard University Press.
- Suzuki, M. 2003. Size structure of current-year shoots in mature crowns. *Ann. Bot.* **92**: 339-347.
- Takenaka, A. 1997. Structural variation in current-year shoots of broad leaved evergreen tree saplings under forest canopies in warm temperate Japan. *Tree Physiol.* **17**: 205-210.
- Yagi, T., and Kikuzawa, K. 1999. Patterns in size-related variations in current-year shoot structure in eight deciduous tree species. *J. Plant Res.* **112**: 343-352.
- Yagi, T. 2000. Morphology and biomass allocation of current-year shoots of ten tall species in cool temperate Japan. *J. Plant Res.* **113**: 171-183.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Fourth edition. New Jersey, Prentice Hall, Upper Saddle River.

Table 1. Mean values ( $\pm$ SE, n=5) of height, circumference at breast height (CBH), and foliage traits of 15 cerrado tree species. Sy=synchronic, Co=continuous, Sp=Spiral, Al=alternate, Op=opposite and decusate, Si=simple, Cm=compound. DE=deciduous, SD=semideciduous, EV=evergreen.

Species	Height (cm)	CBH (cm)	Phyllotaxy/ Leaf type	Pattern of leaf Production <sup>1</sup>	Leaf phenology <sup>1</sup>
<i>Anadenanthera falcata</i> (Benth.) Speg. (Mimosaceae)**	194 $\pm$ 9	11.8 $\pm$ 2.1	Al/Cm	Sy	DE
<i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart. (Apocynaceae)**	300 $\pm$ 32	13.6 $\pm$ 1.2	Sp/Si	Sy	DE
<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess. (Caryocaraceae)**	172 $\pm$ 8	14.4 $\pm$ 1.4	Op/Cm	Sy	DE
<i>Diospyros hispida</i> A. DC. (Ebenaceae)*	250 $\pm$ 18	16.6 $\pm$ 1.4	Sp/Si	Sy	DE
<i>Kielmeyera variabilis</i> Mart. & Zucc. (Clusiaceae)*	226 $\pm$ 22	20.4 $\pm$ 3.4	Sp/Si	Sy	DE
<i>Casearia sylvestris</i> Sw. (Salicaceae)*	164 $\pm$ 11	8.6 $\pm$ 0.4	Al/Si	Co	SD
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K. Schum) A. Robyns (Malvaceae)*	178 $\pm$ 23	13.6 $\pm$ 2.7	Al/Cm	Co	SD
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville (Mimosaceae)**	288 $\pm$ 38	15.2 $\pm$ 0.7	Sp/Cm	Co	SD
<i>Stryphnodendron polyphyllum</i> Mart. (Mimosaceae)**	202 $\pm$ 4	13.8 $\pm$ 1.3	Sp/Cm	Co	SD
<i>Tibouchina stenocarpa</i> (DC.) Cogn. (Melastomataceae)**	186 $\pm$ 7	9.8 $\pm$ 1.2	Op/Si	Co	SD
<i>Connarus suberosus</i> Planch. (Connaraceae)**	252 $\pm$ 31	22.0 $\pm$ 2.1	Sp/Cm	Co	EV
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana (Melastomataceae)**	192 $\pm$ 10	7.0 $\pm$ 0.5	Op/Si	Co	EV
<i>Miconia ligustroides</i> (DC.) Naudin (Melastomataceae)*	244 $\pm$ 46	13.8 $\pm$ 3.3	Op/Si	Co	EV
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker (Asteraceae)*	238 $\pm$ 43	18.2 $\pm$ 3.6	Al/Si	Co	EV
<i>Styrax camporum</i> Pohl (Styracaceae)**	308 $\pm$ 47	21.2 $\pm$ 3.3	Sp/Si	Co	EV

Data obtained on shoots in 2007 (\*) and 2008 (\*\*). <sup>1</sup>According to Paula (2002) and our previous observations.

Table 2. Mean values±SE of leaf area per shoot (LA, cm<sup>2</sup>), leaf number per shoot (LN), shoot length (SL), and variables of shoot-foilage relationships in 15 cerrado tree species. LDI=leaf display index (cm<sup>2</sup> cm<sup>-1</sup>), DLN=density of leaf number (leaf cm<sup>-1</sup>), ILA=individual leaf area (cm<sup>2</sup>), LSR=leaf/shoot ratio (g g<sup>-1</sup>). Different letters after mean values in columns indicate significant differences ( $p<0.05$ , Kruskal-Wallis) among species or among leaf phenological groups. n=50 shoots for each species. Mean values±SE in each phenological group are in bold.

Leaf phenological group	Species	LA	LN	SL	LDI	DLN	ILA	LSR
Deciduous	<i>A. falcata</i>	334±23 bc	4.0±0.2 h	5.4±1 de	70.0±5.4 b	0.85±0.05 bc	82.0±4.2ab	22.2±1.6 a
	<i>A. tomentosum</i>	399±40 bc	6.3±0.5 efg	1.9±1 f	274.0±22.4 a	4.46±0.31 a	61.8±2.8b	11.1±0.8 bc
	<i>C. brasiliense</i>	503±36 ab	3.3±0.2 h	8.9±1 cd	87.1±9.4 b	0.61±0.06 de	153.4±7.6a	8.6±0.9 def
	<i>D. hispida</i>	577±41 a	9.7±0.4 bc	9.5±1 bcd	64.1±2.9 b	1.12±0.06 b	61.9±3.2b	8.0±0.5 bcd
	<i>K. variabilis</i>	283±18 cd	10.8±0.7 ab	16.2±1 ab	35.9±6.3 c	1.11±0.12 bc	27.7±1.7cd	5.0±0.8 g
	<b>Mean (±SE)</b>	<b>419±16 a</b>	<b>6.8±0.3 b</b>	<b>8.4±1 c</b>	<b>106.4±7.5 a</b>	<b>1.64±0.12 a</b>	<b>77.5±3.3 a</b>	<b>11.0±0.6 a</b>
Semideciduous	<i>C. sylvestris</i>	90±6 f	13.5±0.4 a	17.6±1 a	5.0±0.2 f	0.79±0.02 bc	6.5±0.3g	5.9±0.2 defg
	<i>E. gracilipes</i>	245±20 cde	3.4±0.2 h	11.9±1 bc	266±2.1 c	0.47±0.05 e	72.3±5.5b	8.1±0.7 cdef
	<i>S. adstringens</i>	857±88 a	4.4±0.3 gh	3.8±1 ef	225.5±15.3 a	1.34±0.10 b	199.6±15.1a	9.4±0.7 bcd
	<i>S. polyphyllum</i>	564±35 a	7.6±0.5 cde	8.0±1 cde	76.5±3.7 ab	1.01±0.05 b	79.4±3.9ab	11.0±0.7 ab
	<i>T. stenocarpa</i>	102±7 f	6.8±0.2 def	14.1±1 ab	7.5±0.5 def	0.53±0.03 de	14.6±0.7efg	4.3±0.3 g
	<b>Mean (±SE)</b>	<b>372±27 b</b>	<b>7.2±0.3 b</b>	<b>11.1±1 b</b>	<b>68.5±6.2 b</b>	<b>0.83±0.03 b</b>	<b>74.2±5.5 b</b>	<b>7.7±0.3 b</b>
Evergreen	<i>C. suberosus</i>	160±11 ef	7.7±0.3 bcde	18.5±1 a	8.8±0.5 def	0.44±0.02 e	20.7±1.2cdef	6.9±0.3 bcde
	<i>M. albicans</i>	146±9 ef	5.3±0.3 fg	14.9±1 ab	10.3±0.5 de	0.40±0.02 e	27.4±1.1c	5.1±0.3 fg
	<i>M. ligustroides</i>	101±8 f	8.6±0.5 bcd	14.5±1 ab	7.0±0.3 def	0.65±0.03 cd	11.3±0.5fg	4.6±0.4 g
	<i>P. rotundifolia</i>	214±19 de	7.9±0.4 bcde	18.2±2 ab	12.4±0.6 cd	0.57±0.04 de	25.6±1.8cde	5.8±0.4 efg
	<i>S. camporum</i>	139± ef	9.5±0.6 bcd	15.3±1 ab	9.9±0.7 ef	0.68±0.04 cd	15.1±0.8def	6.2±0.4 defg
	<b>Mean (±SE)</b>	<b>152±6 c</b>	<b>7.8±0.2 a</b>	<b>16.3±1 a</b>	<b>9.7±0.3 c</b>	<b>0.55±0.02 c</b>	<b>20.1±0.6 c</b>	<b>5.7±0.2 c</b>

Table 3. Mean values±SE of shoot inclination in relation to the horizon and the percentage of incident solar irradiance along shoots in relation to an open area considered as 100% of irradiance in cerrado *stricto sensu* physiognomy. Different letters after mean values in columns indicate significant differences ( $p<0.05$ ) among species or leaf phenological groups. Different letters after mean values in lines of incident irradiance indicate significant differences ( $p<0.05$ ) in same species or in same leaf phenological group. Mean values±SE in each phenological group are in bold.

Leaf phenological group	Cerrado tree species	Angle of shoot inclination <sup>1</sup>	Incident irradiance along shoots (% in relation to open area) <sup>2</sup>		
			Apex	Middle	Base
Deciduous	<i>A. falcata</i>	41±2 e	84±2 a	87±2 a	84±3 a
	<i>A. tomentosum</i>	40±1 e	72±4 a	74±4 a	69±3 a
	<i>C. brasiliense</i>	40±2 e	83±4 a	79±5 a	78±4 a
	<i>D. hispida</i>	46±3 de	84±2 a	83±1 a	83±2 a
	<i>K. variabilis</i>	43±3 de	87±2 a	84±3 a	87±2 a
	<b>Mean (±SE)</b>	<b>42±1 c</b>	<b>82±2 a</b>	<b>81±2 a</b>	<b>80±3 a</b>
Semideciduous	<i>C. sylvestris</i>	59±3 ab	77±4 a	53±6 b	14±3 c
	<i>E. gracilipes</i>	53±3 bcd	76±4 a	48±6 b	31±6 b
	<i>S. adstringens</i>	51±2 cde	74±3 a	47±5 b	28±4 c
	<i>S. polyphyllum</i>	46±2 de	90±1 a	67±6 b	41±5 c
	<i>T. stenocarpa</i>	60±2 abc	87±2 a	51±7 b	14±3 c
	<b>Mean (±SE)</b>	<b>54±1 b</b>	<b>81±3 a</b>	<b>53±4 b</b>	<b>26±5 c</b>
Evergreen	<i>C. suberosus</i>	61±2 abc	71±4 a	51±6 b	14±3 c
	<i>M. albicans</i>	63±2 ab	83±3 a	46±5 b	10±3 b
	<i>M. ligustroides</i>	66±2 a	76±2 a	45±6 b	10±3 c
	<i>P. rotundifolia</i>	59±2 abc	74±5 a	59±6 b	5±1 c
	<i>S. camporum</i>	61±2 abc	56±4 a	31±5 a	19±4 b
	<b>Mean (±SE)</b>	<b>62±1 a</b>	<b>72±4 a</b>	<b>46±5 b</b>	<b>12±2 c</b>

<sup>1</sup>Kruskall-Wallis

**Figure 1.** Total leaf area (LA, cm<sup>2</sup>) per shoot as a function of shoot length (SL, cm) in 15 cerrado tree species: deciduous (DE, ●), semideciduous (SD, □) and evergreen (EV, ▲). The coefficient of regression (r) is shown in each panel ( $p < 0.05$ ),  $n = 50$  shoots per species.

**Figure 2.** Shoot mass (SM, g) as a function of shoot length (SL, cm) in 15 cerrado tree species: deciduous (DE, ●), semideciduous (SD, □) and evergreen (EV, ▲). The coefficient of regression (r) is shown in each panel ( $p < 0.05$ ),  $n = 50$  shoots per species.

**Figure 3.** Density of leaf number (DLN, cm<sup>-1</sup>) as a function of shoot length (SL, cm) in 15 cerrado tree species: deciduous (DE, ●), semideciduous (SD, □) and evergreen (EV, ▲). The coefficient of regression (r) is shown in each panel ( $p < 0.05$ ),  $n = 50$  shoots per species.

**Figure 4.** Leaf/shoot ratio (LSR, g g<sup>-1</sup>) as a function of shoot length (SL, cm) in 15 cerrado tree species: deciduous (DE, ●), semideciduous (SD, □) and evergreen (EV, ▲). The coefficient of regression (r) is shown in each panel ( $p < 0.05$ ),  $n = 50$  shoots per species.

**Figure 5.** Leaf display index (LDI, cm<sup>2</sup> cm<sup>-1</sup>) as a function of shoot length (SL, cm) in 15 cerrado tree species: deciduous (DE, ●), semideciduous (SD, □) and evergreen (EV, ▲). The coefficient of regression (r) is shown in each panel ( $*p < 0.05$ ),  $n = 50$  shoots per species.

**Figure 6.** Principal component analyzes (PCA) utilizing morphological traits measured in shoots and leaves on 15 cerrado tree species. Deciduous, semideciduous, and evergreen species are represented by symbols ●, □, and ▲, respectively. Each species is indicated by six letters according to Table 1. The dispersion was considered in a 2-dimensional space ordered by two axes. The axes 1 and 2 accounted for 59 and 76% of total data variation, respectively. SI=shoot inclination; SL=shoot length; LA=leaf area; DLN=density of leaf number; LDI=leaf display index; ILA=individual leaf area; LN=leaf number; and LSR=leaf/shoot ratio.

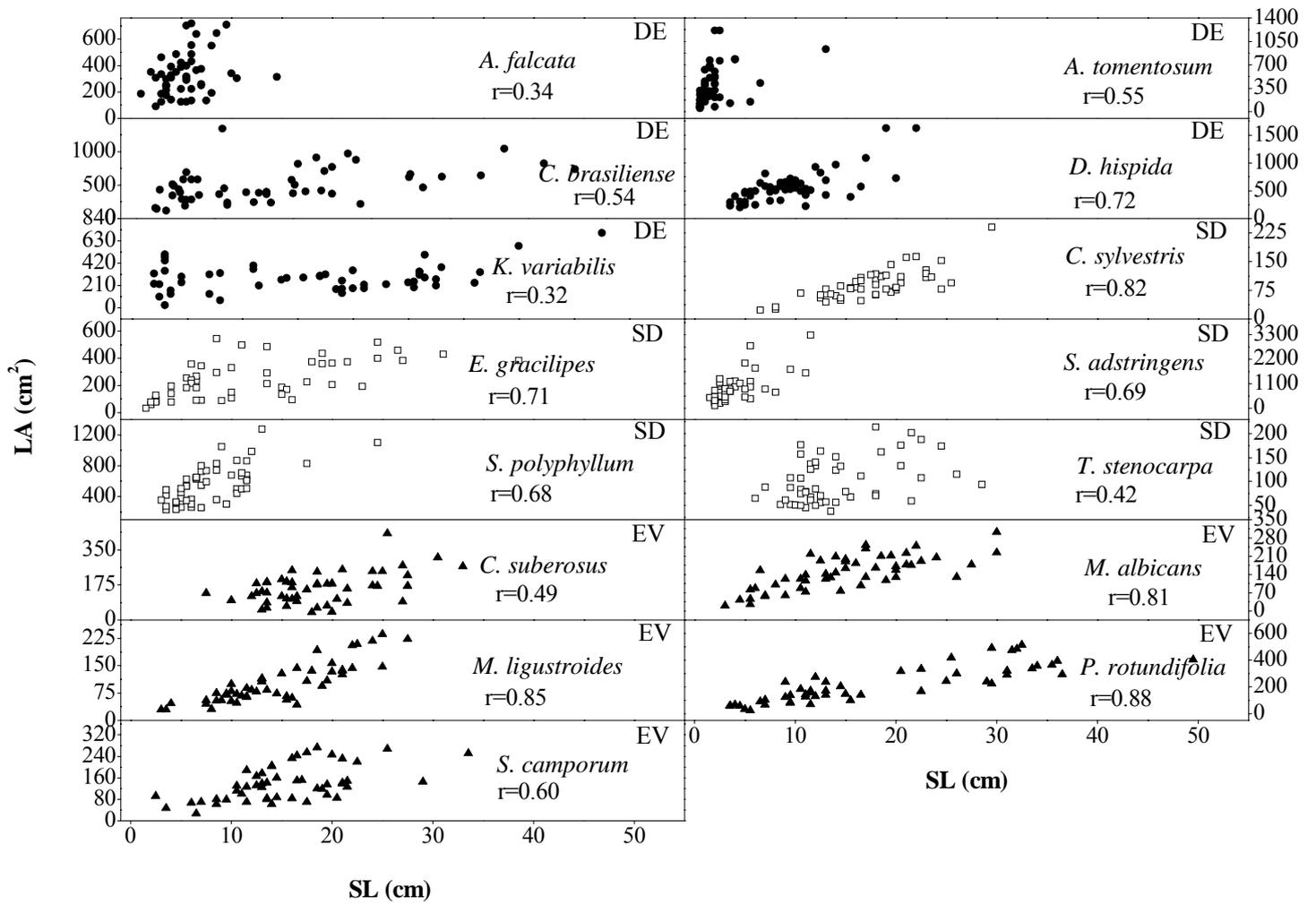


Figure 1

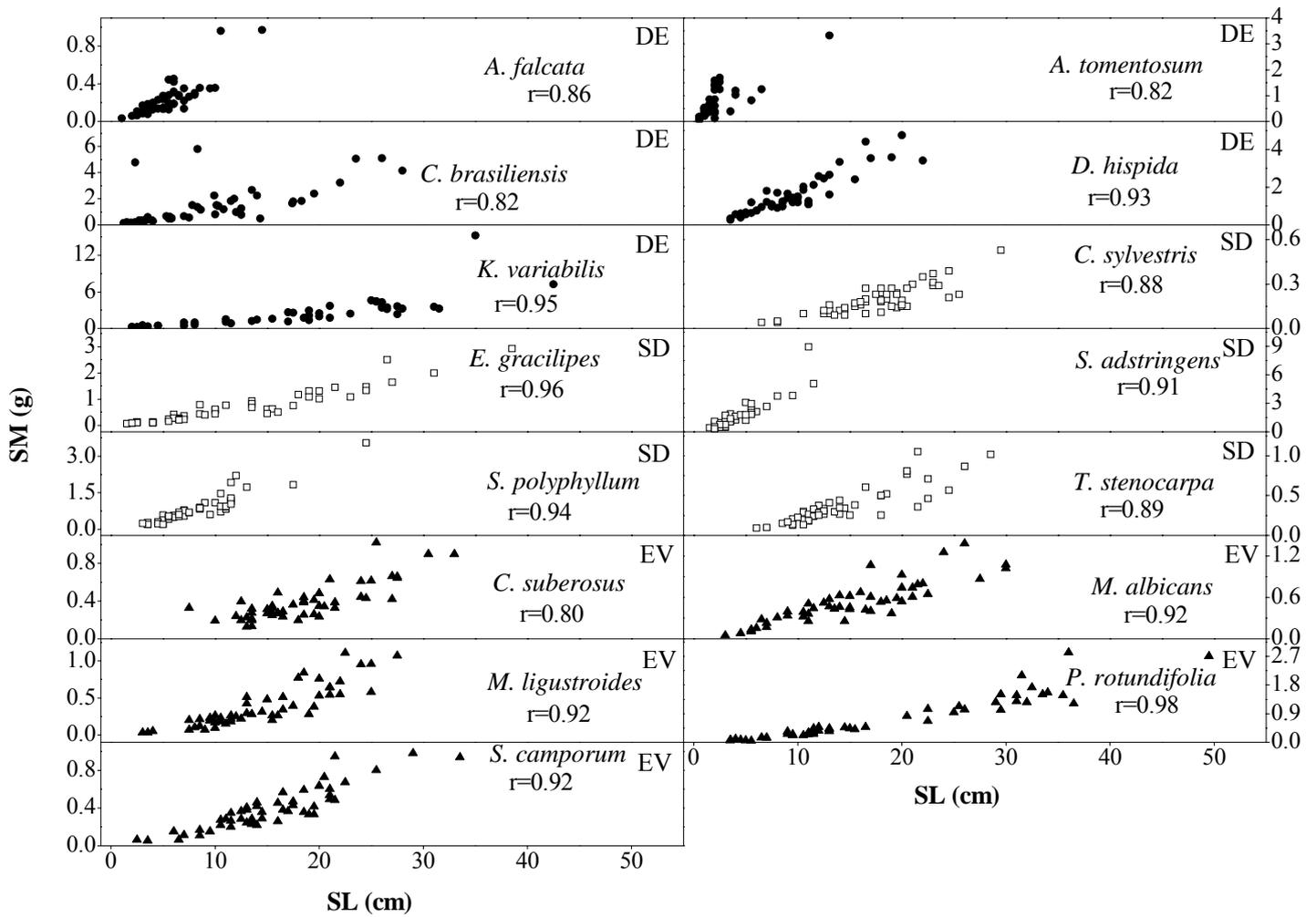


Figure 2

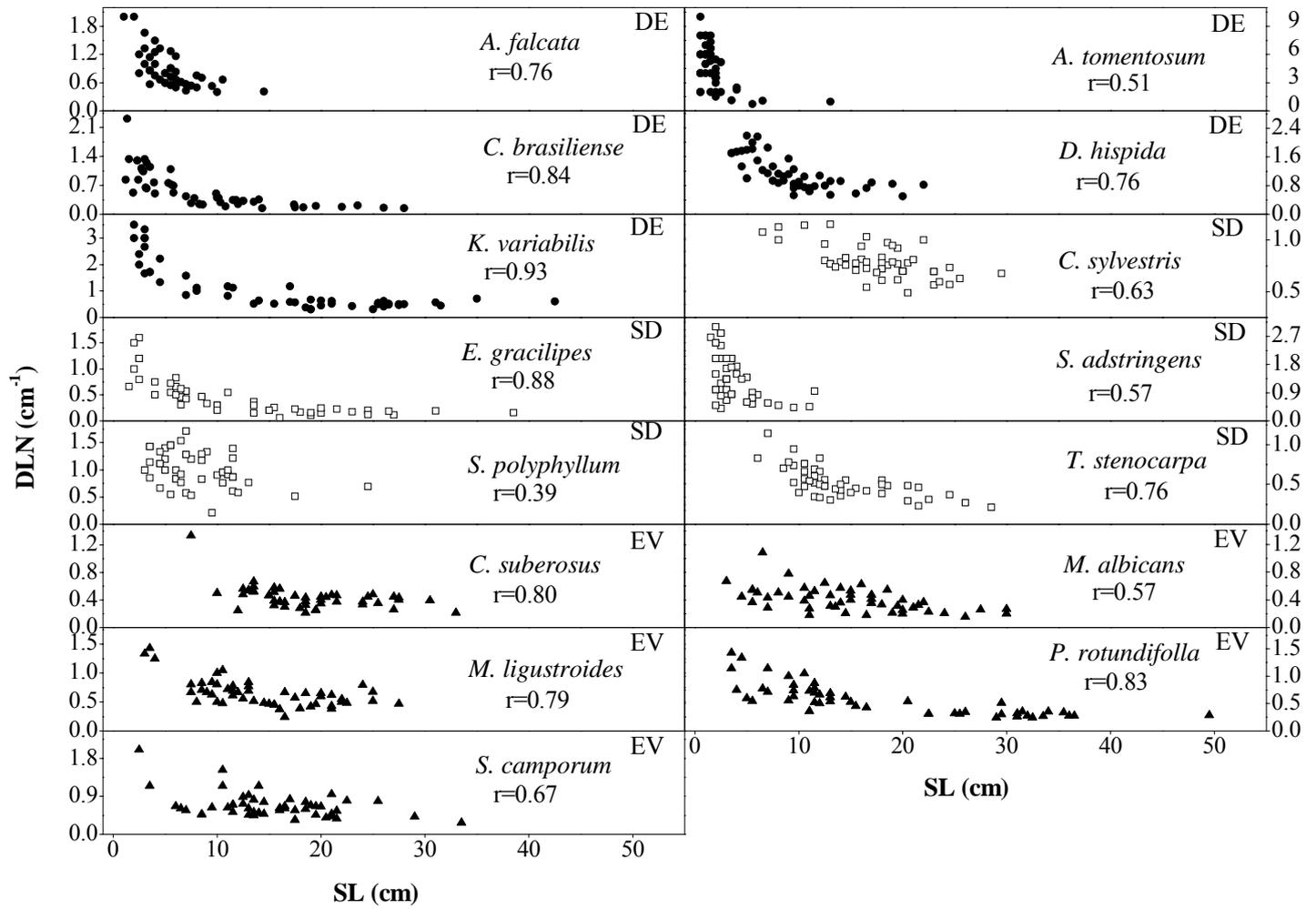


Figure 3

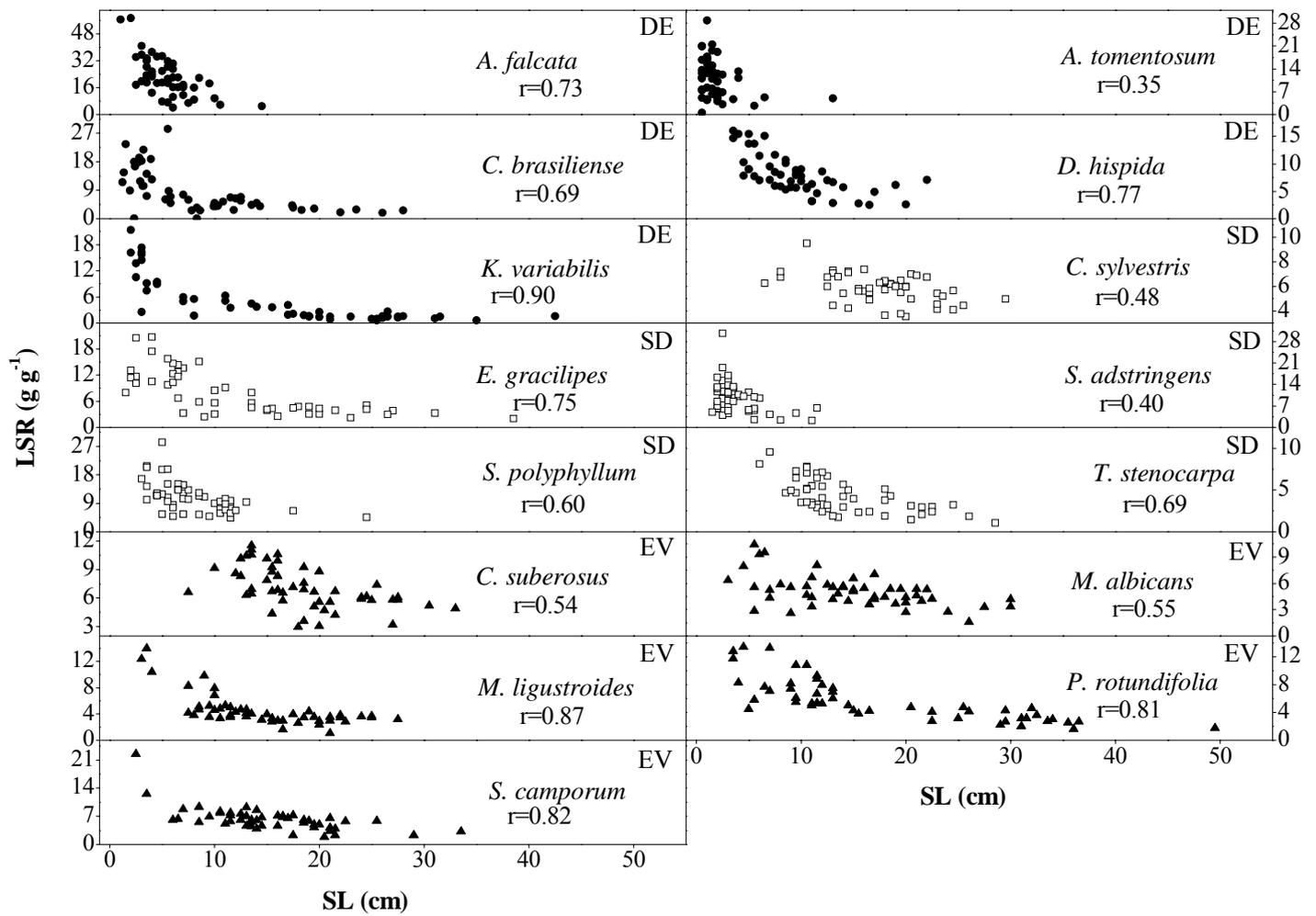


Figure 4

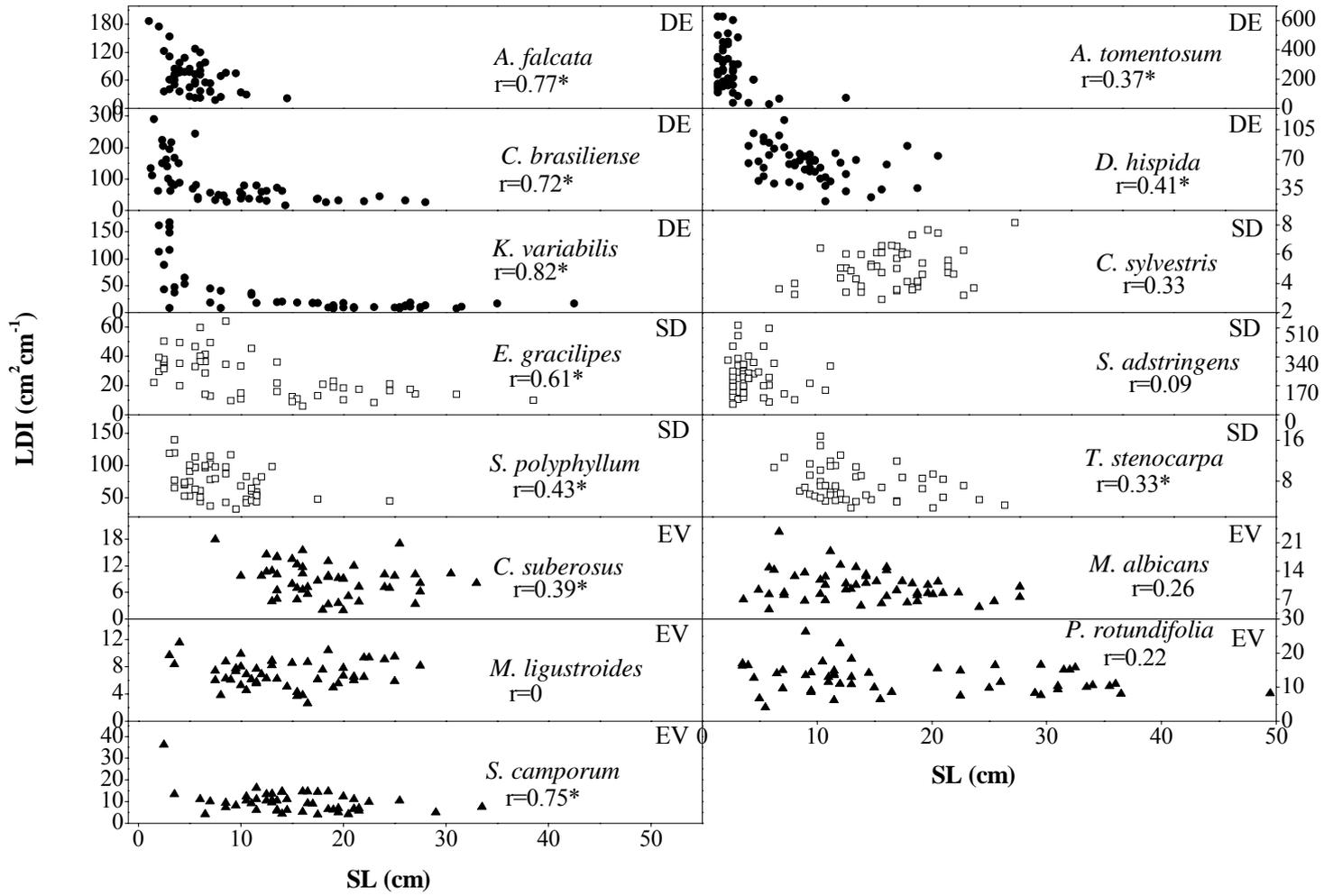


Figure 5

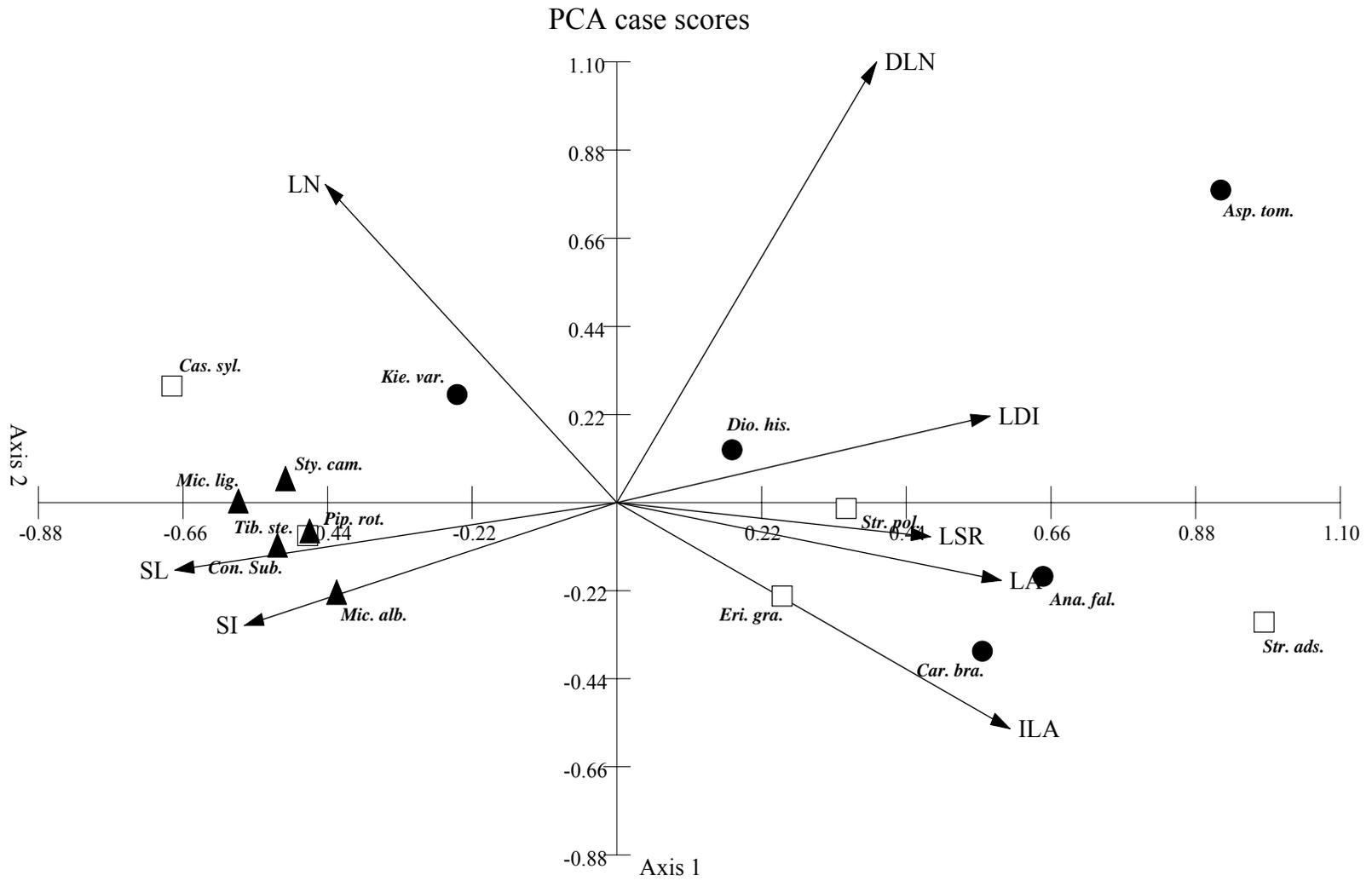


Figure 6

## **CAPÍTULO III**

### **Características estruturais da parte aérea de espécies arbóreas de Cerrado reveladas por meio de redes**

---

## **Características estruturais da parte aérea de espécies arbóreas de Cerrado reveladas por meio de redes**

João Paulo Souza<sup>1,\*</sup>, Carlos Henrique B. A. Prado<sup>2</sup>, Ana Lúcia S. Albino<sup>3</sup>, Maria A. Damascos<sup>4</sup>, Gustavo Maia Souza<sup>5</sup>.

<sup>1</sup>Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de São Carlos, 13565-905, São Carlos, São Paulo, Brasil, joaopaulobio@hotmail.com.

<sup>2</sup>Departamento de Botânica, Universidade Federal de São Carlos, 13565-905, São Carlos, São Paulo, Brasil, prado\_chba@yahoo.com.br.

<sup>3</sup>Graduada em Ciências Biológicas, Universidade Federal de São Carlos, 13565-905, São Carlos, São Paulo, Brasil, ana28\_9@yahoo.com.br.

<sup>4</sup>Universidade Nacional del Comahue, Departamento de Botânica, Quintral 1250, (8400) San Carlos de Bariloche, Argentina, damascos@crub.uncoma.edu.ar

<sup>5</sup> Laboratório de Ecofisiologia Vegetal, Universidade do Oeste Paulista, 19067-175, Presidente Prudente, São Paulo, Brasil, gustavo@unoeste.br.

\*Autor para correspondência. Fax: +55-16-33518308; Tel.: +55-16-33518385; e-mail: [joaopaulobio@hotmail.com](mailto:joaopaulobio@hotmail.com)

## **Resumo**

A estrutura aérea de espécies decíduas, semidecíduas e sempreverdes foi estudada usando nós e conectores como unidades de uma rede procurando diferenciar a organização da copa entre os distintos grupos fenológicos foliares no Cerrado. Conforme o crescimento da estrutura vegetativa heterotrófica cada nó representou o local de origem das ramificações e os conectores as ramificações que foram sendo adicionadas a partir de meristemas laterais. Em todas as espécies estudadas as redes obtidas representando a copa resultaram em um grafo acíclico similar a uma árvore Cayley, em que todos os nós apresentam, geralmente, o mesmo número de conectores. A frequência de conectores por nó pôde ser representada por uma distribuição modal com a maioria dos nós apresentando três conectores. A distância entre os nós, expressa em número de conectores, e o número de nós e de conectores aumentou desde as espécies decíduas até as sempreverdes. Enquanto a copa das espécies decíduas apresentou em média 83 conectores e 37 nós, as espécies sempreverdes apresentaram 236 conectores e 107 nós. Da mesma forma, a distância média em conectores entre o nó inicial e o nó final foi de 12 conectores nas espécies sempreverdes e de apenas sete nas decíduas. Portanto, foi verificada uma correspondência entre o grau de deciduidade da folhagem e a estrutura de copa nas espécies arbóreas de Cerrado representada por meio de redes.

**Palavras chave:** arquitetura de copa, conectores, deciduidade foliar, estrutura da parte aérea, nós, redes, vegetação de Cerrado.

## **Introdução**

O estudo da arquitetura da copa de espécies arbóreas é utilizado de forma sistematizada desde os primeiros trabalhos de Hallé e Oldeman (1970) e Hallé et al. (1978). Esses estudos são úteis para modelar a estrutura da copa, que tem influência sobre vários eventos fisiológicos como o transporte de água, a interceptação de luz, a assimilação e a partição de carbono. Três tipos de informações podem ser obtidas a partir da arquitetura de árvores: geométrica, de decomposição e topológica (Godin 2000). As informações geométricas se referem à disposição espacial dos componentes da copa, as de decomposição descrevem como a copa é construída a partir de componentes básicos, e as informações topológicas indicam quais são esses componentes e como estão conectados sob as regras de um sistema de ramificação.

Portanto, é possível obter informações sobre a arquitetura de árvores com base em características geométricas como a inclinação de ramos (Honda e Fisher 1978; Fisher e Honda 1979; Bell 1979) e de folhas (Falster e Westoby 2003), por meio de redes com ramificação lateral (Turcotte et al. 1998) e das relações morfológicas entre componentes da copa (Yagi e Kikuzawa 1999; Yagi 2000; Enquist et al. 2007). Por outro lado, por meio de modelagem computacional, é possível simular a relação entre a arquitetura da copa e a interceptação da luz (Honda e Fisher 1978; Bell et al. 1979; Falster e Westoby 2003). Com exceção de Bell (1979) todos esses trabalhos utilizam somente parte e não toda a estrutura heterotrófica aérea e estudos considerando toda a copa são raros. A abordagem da estrutura da copa como uma única unidade pode simplificar a análise, mas a decomposição da copa em módulos pode gerar informações mais detalhadas sobre o desenvolvimento e a orientação espacial dos ramos (Godin 2000). Uma forma de analisar conjuntamente os ramos e suas conexões seria por meio da representação da estrutura de toda a copa por uma rede formada por conectores e nós. Esses

componentes aparecem em redes que apresentam leis gerais de funcionamento e descrevem diferentes sistemas na natureza (Barabási e Oltvai 2004; Barabási 2005). Dessa forma, diferentes níveis de organização biológica podem ser descritos por meio de redes, desde mapas metabólicos (Wagner e Fell 2001), células (Barabási e Oltvai 2004), até comunidades representadas por cadeias alimentares (Garlaschelli et al. 2003). A parte aérea das plantas terrestres é o sistema responsável pela captação de energia radiante, sustentação de estruturas heterotróficas vegetativas e reprodutivas, estruturas autotróficas como as folhas, e pela distribuição dos fluxos em massa via xilema e floema. Em uma representação da estrutura aérea vegetativa heterotrófica por meio de redes os nós seriam os pontos de ramificação sobre ramos já existentes nas árvores e os conectores os ramos emitidos a partir de um ramo parental por meio de meristemas laterais. Essas estruturas básicas da parte aérea (nós e conectores) seriam os responsáveis pelo crescimento da copa e conseqüente aquisição do espaço na atmosfera. Essa aquisição espacial aumentaria a área de captação de recursos por meio de novas folhas, a exposição dos órgãos reprodutivos como as flores e frutos, e a distribuição da seiva ascendente via xilema e multidirecional via floema.

A copa de espécies arbóreas com distintas fenologias foliares co-ocorrentes no Cerrado apresenta variações estruturais significativas (Damascos et al. 2005; Lenza e Klink 2006). As espécies decíduas do Cerrado *Bauhinia rufa* (Bong.) Steud., *Diospyros hispida* A. DC. e *Tocoyena formosa* (Cham. & Schltdl.) K. Schum., apresentam a produção da folhagem em forma de pulso em um curto período no fim da estação seca e menor número de ordens de ramos emitidos por estação de crescimento (Damascos et al. 2005; Damascos 2008). Por outro lado, espécies sempreverdes do Cerrado *Leandra lacunosa* Cogn. e *Miconia albicans* (Sw.) Triana apresentam produção contínua de folhas e maior número de ordens de ramos emitidos

por estação de crescimento (Damascos et al. 2005; Damascos 2008). O padrão contínuo de produção foliar foi também observado nas espécies sempreverdes de Cerrado *Miconia fallax* DC., *Connarus suberosus* Planch. e *Myrsine guianensis* (Aubl.) Kuntze (Lenza e Klink 2006). Em adição, as espécies decíduas do Cerrado apresentam ramos plagiotrópicos que minimizam o sombreamento entre folhas no mesmo ramo e as semidecíduas e sempreverdes ramos ortotrópicos onde ocorre um intenso sombreamento entre as folhas ao longo do ramo (Souza et al. dados não publicados).

Nossa hipótese é que a representação da estrutura aérea de espécies arbóreas de Cerrado por meio de nós e conectores formando uma rede pode revelar características estruturais distintas da copa entre espécies decíduas, semidecíduas e sempreverdes. Espécies decíduas do Cerrado poderiam apresentar as copas com menor número de conectores e nós em função do menor número de ordens de ramos produzidos na estação de crescimento e produção da folhagem em um único pulso no fim da estação seca. Por outro lado, espécies semidecíduas e sempreverdes poderiam apresentar maior número de conectores e nós, em função da maior produção de ramos por estação de crescimento e produção contínua de folhas ao longo do ano. Nosso objetivo foi o de representar toda a estrutura heterotrófica vegetativa da copa por meio de uma rede composta de nós e conectores visando encontrar possíveis diferenças estruturais entre espécies com distintos padrões de deciduidade da folhagem na vegetação de Cerrado.

## **Materiais e métodos**

*Área de estudo e clima* – O estudo foi realizado dentro de uma reserva de cerrado *stricto sensu* de 86 ha, localizada na área norte da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), 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. A área de 1 ha utilizada dentro da reserva é ocupada por uma vegetação de cerrado *stricto sensu* similar à descrita por Ribeiro e Walter (1998) caracterizada por um estrato lenhoso formado por árvores e arbustos que se projetam acima de um estrato herbáceo bem definido. Na área de estudo o lençol freático está a uma profundidade de 10 m (Kanno 1998) e o solo foi classificado como latossolo distrófico e pobre em nutrientes (Paula 2002). O clima regional, segundo a classificação climática de Köppen, é tropical com inverno seco e verão úmido (Aw). Existem duas estações climáticas bem definidas, uma chuvosa normalmente entre os meses de outubro a março e um período seco entre os meses de abril a setembro (Prado et al. 2004; Monteiro e Prado 2006). A média $\pm$ DP histórica anual (entre 1939-2007) de precipitação e temperatura é de 1420 $\pm$ 168 mm e 22 $\pm$ 0,4 °C, respectivamente.

*Espécies arbóreas, número de indivíduos e período das medições* – As 15 espécies arbóreas estudadas (Tabela 1) estão distribuídas em três distintos grupos fenológicos foliares (decíduas, semidecíduas e sempre verdes) e são bem representadas na área de estudo (Oliveira e Batalha 2005). Todos os cinco indivíduos adultos selecionados para cada espécie estavam crescendo sob irradiância solar plena. Como os indivíduos estavam crescendo em condições naturais a idade exata não pôde ser determinada, assim, a escolha dos indivíduos foi realizada tendo como critérios a altura e a circunferência do caule na altura do peito semelhantes (Tabela 1). As espécies decíduas (DE) de Cerrado perdem todas as folhas no início da estação seca, permanecendo sem folhas por cerca de 30 dias (Paula 2002; Damascos et al. 2005; Damascos 2008). Espécies semidecíduas (SD) perdem cerca da metade de suas folhas ao final da estação seca. Espécies sempreverdes (SV) mantêm quase a mesma área de folhagem ao longo do ano

(Paula 2002; Lenza e Klink 2006; Damascos 2008). A representação de toda a estrutura aérea de cada indivíduo por meio de uma rede de conectores e nós foi realizada em condições naturais entre os meses de outubro/2006 a março/2007.

*Representação da copa por meio de redes* – Cada copa foi representada por uma rede composta de dois elementos básicos, conectores e nós. Os pontos de origem das ramificações da copa foram considerados como nós regulares (NO). Ou seja, a localização de um nó estava na base de uma ramificação, que ocorreu a partir do crescimento de um meristema lateral sobre um ramo parental. Portanto, o nó na representação esquemática da copa não corresponde a um meristema lateral ou terminal e sim à uma região nodal. Nessa região nodal um ou mais ramos podem ser emitidos de meristemas laterais distintos. Distâncias menores que um centímetro entre os pontos de emissão dos ramos foram considerados como parte de uma mesma região nodal, ou seja, um mesmo nó nas redes. Apesar dos meristemas não estarem representados na Figura 1, em cada extremidade dos conectores finais da rede há um meristema apical. Os conectores (CO) foram considerados como os segmentos que ligavam os nós da rede ou os segmentos que ligavam um nó ao meristema apical em um conector final da rede. Desde a superfície do solo até os ramos mais externos da copa todos os NO e CO foram registrados por meio de um esquema para cada indivíduo (Figura 1) abrangendo toda a porção aérea vegetativa heterotrófica. Partindo de qualquer ponto da rede é possível identificar a seqüência de formação de um NO e de um CO seguindo esses elementos básicos em um caminho na direção a um meristema apical. Os NO e CO mais jovens são aqueles mais próximos de um meristema apical.

Em cada grupo fenológico foliar foram estudadas cinco espécies (Tabela 1) e cinco indivíduos por espécie. A porção vegetativa heterotrófica de cada um dos cinco indivíduos foi representada por meio de uma rede, resultando, portanto, em cinco redes por espécie, totalizando 25 redes por grupo fenológico foliar. O número de NO e de CO totais por indivíduo, a distância em conectores entre os diferentes tipos de nós, as relações entre o número de conectores e o número de nós foram obtidas em cada uma das redes, ou seja, em cada um dos 75 indivíduos distribuídos nos três grupos fenológicos.

*Tipos de nós e número de conectores emitidos em cada nó* – Os tipos de nós foram definidos pelo número de conectores emitidos, ou por sua posição inicial ou terminal na rede (Figura 1A). O início e o final da rede foram determinados pela ordem seqüencial de surgimento dos nós durante o crescimento da porção heterotrófica vegetativa a partir de ramificações laterais. O nó inicial da rede (NI) foi considerado como o nó mais antigo na ramificação da copa, posicionado mais próximo do solo apresentando conectores com diâmetro geralmente maior devido à atividade do meristema cambial ser mais antiga. O nó inicial apresentava invariavelmente um conector ligado à porção subterrânea da planta e estava também conectado a um ou mais nós da copa. Os conectores ligados ao NI iniciaram a porção aérea heterotrófica vegetativa por meio de ramificações laterais e do crescimento dos meristemas apicais correspondentes.

O nó final (NF) foi considerado como o último nó, localizado na periferia da rede. Sobre o NF são emitidos os últimos conectores da rede (Figura 1A). Como os NF se localizam na porção distal da rede conseqüentemente são os mais jovens e os emissores do último conector, o qual sustenta um meristema apical (Figura 1A). Esse meristema apical no último

conector das árvores do Cerrado pode estar em diferentes intensidades de atividade, podendo originar uma inflorescência ou estar morto ao final da estação seca (Damascos et al. 2005). A formação dos últimos conectores na rede ocorre como nas ramificações anteriores, ou seja, um ou mais meristemas laterais se desenvolveram na região nodal de um NF originando um ou mais ramos finais com seus meristemas apicais.

Na rede formada por NO e CO cada nó recebe apenas um conector, mas pode emitir um ou vários conectores durante o crescimento da rede. Geralmente, em um nó há emissão de dois conectores (Figura 1A). O grau de emissão de cada NO é definido pelo número de conectores emitidos. Os nós da rede apresentam geralmente grau de emissão igual a dois, ou seja, os nós apresentam três conectores (Figura 1A). Um desses conectores é o que deu origem ao nó e os outros dois conectores foram emitidos a partir desse nó. Os nós com grau de emissão maior ou igual a três são menos frequentes na rede e foram denominados como nós de emissão (NE). A posição do NE na rede é variável, podendo ser logo o primeiro nó ou somente o último nó da rede (Figura 1A). Portanto, o NE pode ser qualquer nó da rede, incluindo o NI ou o NF, basta que apresente grau de emissão maior ou igual a três. O NE é morfologicamente uma região nodal onde o ramo parental produziu duas ou mais gemas laterais que resultaram em ramos cujas bases não distam mais que 1,0 cm no ramo parental.

*Distância entre nós* – As distâncias entre os diferentes nós da rede (NI, NF e NE) foram obtidas pela soma do número de conectores entre os distintos pares de nós (Figura 1B). Por exemplo, a distância em conectores do início da rede onde está o nó inicial (NI) até onde estão os nós finais da rede (NF) foi determinada pela soma do número de conectores entre esses nós, resultando na distância IF. Da mesma forma foram determinadas as distâncias entre o NI e os NE, resultando

na IE. A distância mínima entre um nó regular da rede (NR, qualquer nó da rede que não o NI, NE ou o NF) e um nó de emissão (NE) foi obtida somando o número mínimo de conectores entre esses nós, resultando na distância RE. A soma do número de conectores entre dois NF resultou na distância entre esses nós (FF) localizados próximo ao ápice dos ramos. A distância média ( $\pm$ EP) entre os tipos de nós foi calculada após a determinação de todas as distâncias correspondentes em cada rede obtida.

*Relações entre conector-nó, características gerais das redes e classificação das redes* – A proporção entre o número de conectores em relação ao número de nós na rede foi representada pela razão do total de conectores pelo total de nós (RCN). O número de conectores em cada nó da rede foi considerado para a obtenção da frequência do número de conectores por nó,  $P(k)$  (Barabási e Oltvai 2004). O valor de  $P(k)$  revela a probabilidade de um nó da rede ter  $k$  conectores. Em função da direção de relação entre conectores e nós as redes obtidas puderam ser também classificadas como direcionadas e não-direcionadas (Barabási e Oltvai 2004). Em redes direcionadas os conectores apresentam apenas uma direção de relação com os nós, por exemplo, se considerarmos o fluxo em massa do xilema passando pelos conectores e nós (Figura 1C). Nas redes não-direcionadas existe mais de uma direção de relação entre conectores e nós, como o fluxo em massa transportado pelos condutores do floema (Figura 1D).

*Análise estatística* – Em cada espécie e em cada grupo fenológico foliar foram calculadas a média e o erro padrão (EP) para as seguintes variáveis: total de nós, total de conectores, total de nós finais, total de nós de emissão, distância entre nó inicial e nó final, distância entre nó inicial e nó de emissão, distância entre nós finais vizinhos e distância entre o nó de emissão e o nó

regular. A análise de variância não paramétrica Kruskal-Wallis (Zar 1999) foi utilizada para verificar diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) das variáveis citadas acima entre espécies e entre grupos fenológicos.

## Resultados

Quando o fluxo em massa no xilema é considerado a relação entre nós e conectores é classificada como direcionada em função do fluxo em massa de água seguir um só sentido, da raiz para o ápice da copa passando somente uma vez em cada nó e em cada conector (Figura 1C). Entretanto, o fluxo em massa via floema pode seguir a mesma ou a direção oposta do fluxo em massa via xilema (Figura 1D). Assim, a relação entre nós é não direcionada considerando a estrutura e funcionamento do floema em função dessa via poder levar fotossintatos em um fluxo em massa em ambos sentidos possíveis.

As redes obtidas a partir da parte aérea das espécies decíduas apresentaram menor número de conectores e de nós que as redes das espécies semidecíduas e das sempreverdes (Tabela 2). Em média, o número de conectores e de nós foi cerca de duas vezes menor nas decíduas que nas sempreverdes. Seguindo a mesma tendência, o número de nós finais (NF) e de nós de emissão (NE) também foram cerca de duas vezes menor nas espécies decíduas que nas sempreverdes. No entanto, a razão conector/nó foi igual a dois e não diferiu ( $p > 0,05$ ) entre as espécies estudadas. As espécies semidecíduas apresentaram os valores médios mais heterogêneos em relação aos diferentes tipos de nós da rede. Por exemplo, enquanto, a espécie semidecídua *S. adstringens* apresentou em média  $6 \pm 1$  NF, *E. gracilipes* apresentou  $38 \pm 11$  NF (Tabela 2). O número médio de NE variou de  $20 \pm 5$  em *C. sylvestris* até  $4 \pm 1$  em *S. adstringens* e em *S. polyphyllum*. As espécies semidecíduas apresentaram valores médios intermediários do

número de conectores, de nós regulares, de NF e de NE, mas esses valores médios não diferiram significativamente ( $p>0,05$ ) das espécies sempreverdes.

Houve um gradual aumento de decíduas para sempreverdes do número de conectores entre diferentes tipos de nós (Tabela 3). Os maiores valores de IF e de IE foram encontrados nas sempreverdes. Não houve diferença significativa ( $p>0,05$ ) da distância entre nós finais vizinhos (FF) entre decíduas e semidecíduas. No entanto, as sempreverdes apresentaram valores de FF significativamente ( $p<0,05$ ) maiores. A distância mínima em conectores entre um nó regular da rede os nós de emissão foi maior nas espécies sempreverdes que nas decíduas.

Em todas as redes obtidas, a maioria dos nós apresenta o mesmo número de conectores (Figura 2), ou seja, três conectores por nó. Nós com mais de três conectores (nós de emissão) são raros nas espécies dos três grupos fenológicos foliares estudados e não existem nós com um ou dois conectores, pois os nós foram considerados somente quando ocorreu uma ramificação. Assim, qualquer nó da rede apresenta o conector que lhe deu origem, e, geralmente, dois conectores emitidos. Redes acíclicas com a maioria dos nós apresentando o mesmo número de conectores e os nós finais com apenas um conector são classificadas como árvores Cayley. Portanto, as redes obtidas são similares as chamadas árvores tipo Cayley.

## **Discussão**

Em relação aos trabalhos tradicionais de arquitetura de copa (Honda e Fisher 1978; Fisher e Honda 1979; Turcotte et al. 1998; West et al. 1999; Falster e Westoby 2003) nosso estudo apresenta uma metodologia diferenciada por não ser destrutiva, por considerar toda a parte aérea e de não utilizar equipamento específico para a caracterização estrutural da copa em espécies arbóreas. A representação da copa por meio de redes gera simultaneamente

informações de decomposição (conectores, nós e tipos de nós) e topológicas (relação de ligação entre nós e conectores) da copa. A representação por redes utilizada também revela a origem de um conector e de um nó na rede e a estrutura da ramificação. A origem de uma unidade estrutural é revelada pela posição e a estrutura da ramificação é indicada pelo número de conectores, nós, razão conector/nó, tipos de nós, e a distância entre nós. Ao contrário de alguns ambientes florestais, no cerrado *stricto sensu* é possível acessar facilmente toda a copa em função da estatura reduzida das árvores, facilitando o estudo da arquitetura de copa. O esquema da estrutura aérea representado por redes também pode auxiliar no estudo da distribuição do fluxo em massa no xilema e floema em diferentes tipos funcionais como os grupos fenológicos foliares estudados, pois as redes representam a arquitetura hidráulica da copa. Assim, a segmentação da copa e o sentido de relação entre conectores e nós representam o caminho pelo qual o fluxo de massa via xilema e floema percorre o corpo da planta.

Uma das conseqüências da distribuição modal de  $P(k)$  em relação ao número de conectores é a similaridade da razão conector/nó em toda rede independente do grupo fenológico, resultando usualmente em três conectores por nó em todas espécies estudadas (Figura 2). Assim, as redes obtidas não apresentam nós com muitos conectores e os nós vizinhos não são conectados uns com os outros. Nossas redes representando as copas das árvores são similares as árvores tipo Cayley (ou “Bethe lattice”) que apresenta uma estrutura sem anastomoses e cada nó tem o mesmo número de conectores (Albert e Barabási 2002).

As redes obtidas não apresentaram nós com muitas conexões com outros nós vizinhos, característico de nós denominados de *hubs* (Albert et al. 1999). *Hubs* são típicos de redes livres de escala, podendo ocorrer também em redes hierárquicas (Barabási e Oltvai 2004). Essas redes são vulneráveis na região dos *hubs*, pois a remoção de um *hub* causa um dano significativo à

funcionalidade da rede. A intensidade do dano depende do número de conectores ligados diretamente ao *hub* retirado e do coeficiente de agrupamento dos nós próximos ou diretamente conectados ao *hub*. No entanto, nas redes do tipo Cayley obtidas, a maioria dos nós apresenta apenas três conectores. Assim, a remoção aleatória de qualquer um dos nós causará provavelmente um dano equivalente no funcionamento da rede (Albert et al. 2000). No entanto, um dano maior pode ocorrer se um NE for retirado das redes obtidas, possivelmente comprometendo a distribuição do fluxo em massa via floema e xilema entre os nós de uma porção da rede próxima a esse NE. Dessa forma, um ataque por predadores de seiva, a queima por fogo, ou a quebra por efeito do vento em alguns nós regulares e conectores correspondentes dificilmente causará prejuízo à funcionalidade de toda a rede como as obtidas nesse trabalho. Ademais, a parte prejudicada pode ser descartada ou isolada mais facilmente devido ao grau de reduzida dependência funcional entre partes da rede. Portanto, as redes obtidas a partir da parte aérea das espécies arbóreas de Cerrado estudadas são menos vulneráveis sendo do tipo Cayley e não redes hierárquicas ou redes livres de escala que apresentam valores maiores de coeficiente de agrupamento e presença de *hubs* (Albert et al. 2000).

As espécies arbóreas estudadas freqüentemente apresentam o menor número de conectores por nó (três conectores). Essa característica reduz ao mínimo a vulnerabilidade e a diminuição inerente da condutividade hidráulica específica após a segmentação no xilema (Zimmermann 1978; Cruziat et al. 2002) no curso do fluxo de massa desde o NI ao NF. Essa limitação de ramificação da copa pode ser um dos fatores que resulta no pequeno tamanho das árvores de Cerrado quando comparadas com as formações florestais adjacentes (Costa e Araújo 2001).

Apesar da razão conector/nó ser igual entre os três grupos fenológicos, as espécies sempreverdes apresentaram os maiores valores para o número total de todos os tipos de nós e conectores, e, portanto, o maior número de unidades de construção da rede. A permanência da folhagem e a produção contínua de folhas nas espécies sempreverdes provavelmente facilitam a manutenção do fluxo de água no xilema e o carregamento do floema durante todo o ano em uma rede mais extensa e subdividida.

Como as redes obtidas apresentam relações direcionadas e não-direcionadas entre conectores e nós, os nós de emissão (NE) provavelmente funcionam como centros de distribuição do fluxo de massa do xilema e do floema. A seiva proveniente da raiz chega ao NE por meio de um conector e segue pelos nós emitidos, dividindo o fluxo de massa do xilema em direção aos nós finais da copa. Como os NE apresentam mais conectores, o fluxo de massa do xilema é mais subdividido que em um nó regular da copa. Por outro lado, os nós mais próximos do nó inicial (NI) possivelmente apresentam um maior fluxo em massa no xilema, pois esse fluxo ainda não foi intensamente subdividido nas várias ramificações em direção ao nó final. Por outro lado, o fluxo de massa no floema deve seguir as relações fonte-dreno tanto na copa como da copa para a parte subterrânea da planta. Dessa forma, a intensidade do fluxo de massa no floema pode variar em cada nó, mesmo em um NE, dependendo da atividade das partes autotróficas e heterotróficas próximas ao nó. Mesmo assim, cada NE deve apresentar um importante papel na distribuição do fluxo de massa no floema, pois podem distribuir a seiva floemática em um maior número de conectores que um nó regular, incluindo o conector que lhe deu origem, e em qualquer uma das duas direções possíveis no conector.

Para atender a produção de folhas em forma de pulso as espécies decíduas do Cerrado necessitam de um aporte repentino e intenso de água e nutrientes por toda a copa no final da

estação seca, antes das primeiras chuvas da estação úmida subsequente (Damascos et al. 2005; Lenza e Klink 2006). O atendimento dessa necessidade em plena estação seca e em uma copa livre de folhas é, provavelmente, facilitado pela presença de poucos conectores e nós e pela proximidade dos nós regulares com os NE e com o NI. Dessa forma, as espécies decíduas possivelmente evitam a diminuição da condutividade hidráulica específica inerente a cada segmentação (Zimmermann 1978; Cruiziat et al. 2002) atendendo a demanda de água da copa sem uma força de sucção significativa nos ramos no início da expansão da folhagem no pico da estação seca. Uma copa com essa estrutura e raízes mais profundas (Jackson et al. 1999) facilitariam o movimento inicial da coluna de água no início da formação da folhagem das espécies decíduas do Cerrado. A menor distância entre nós regulares e NE poderia suprir com o conteúdo do xilema e floema mais facilmente as gemas com folhas pré-formadas (Damascos et al. 2005a; Damascos 2008) nas espécies decíduas do Cerrado. Desta forma, essas gemas poderiam abrir rapidamente expandido totalmente a folhagem em cerca de 30 dias (Damascos et al. 2005; Lenza e Klink 2006).

As redes representando a estrutura aérea das espécies arbóreas de Cerrado apresentaram características particulares em cada grupo fenológico foliar, mas todas as redes apresentaram semelhanças com as árvores tipo Cayley. As redes com menos unidades de construção (nós e conectores), com menor distância em conectores entre o nó inicial até o nó final na rede foram típicas das árvores decíduas. Por outro lado, espécies sempreverdes apresentaram redes com mais nós e conectores e maior distância (em conectores) entre o nó inicial e o nó final. A estrutura de copa entre espécies decíduas e sempreverdes foi distinta. A copa das decíduas propicia um rápido suprimento das gemas com folhas pré-formadas, resultando na produção em pulso de todas as folhas num curto período. Já a copa mais segmentada nas sempreverdes

suporta várias coortes de folhas mantendo um fluxo constante de água o ano inteiro em uma maior área de transpiração mesmo durante o período seco. A representação de toda a copa por meio de redes é uma ferramenta útil tanto para caracterização da ramificação da parte aérea como dos possíveis caminhos do fluxo em massa de água, nutrientes minerais e fotoassimilados pelo corpo da planta. Portanto, estudos futuros são necessários para avaliar a relação entre a representação da arquitetura da copa por meio de redes com a arquitetura hidráulica, condutividade hidráulica em ramos e o fluxo de seiva na copa onde possíveis estratégias de distribuição de água e assimilados pelo corpo da planta poderão ser identificados no grupo fenológico foliar correspondente.

### **Agradecimentos**

O Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Brasil) concedeu bolsa para JPS, CHBAP e GMS e à Fundação de Amparo à Pesquisa de São Paulo à ALSA.

### **Referências**

- Albert, R., Jeong, H., and Barabási, A-L. 1999. Diameter of the World-Wide Web. *Nature* **401**: 130-131.
- Albert, R., Jeong, H., and Barabási, A-L. 2000. Error and attack tolerance of complex networks. *Nature* **406**: 378-382.
- Albert, R., and Barabási, A-L. 2002. Statistical mechanics of complex networks. *Reviews of Modern Physics* **74**: 47-97.
- Barabási, A-L., and Oltvai, Z.N. 2004. Network biology: Understanding the cell's functional organization. *Nature Reviews* **5**: 101-113.

- Barabási, A-L. 2005. Network Theory – the emergence of the creative enterprise. *Science* **308**: 639-640.
- Bell, A.D. 1979. The hexagonal branching pattern of rhizomes of *Alpinia speciosa* L. (Zingiberaceae). *Ann. Bot.* **43**: 209-223.
- Bell, A.D., Roberts, D., and Smith, A. 1979. Branching patterns: the simulation of plant architecture. *J. Theor. Biol.* **81**: 351-375.
- Costa, A.A., and Araújo, G.M. 2001. Comparação da vegetação arbórea de cerradão e de cerrado na reserva do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. *Acta Bot. Bras.* **15**: 63-72.
- Cruziat, P., Cochard, H., and Améglio, T. 2002. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Ann. For. Sci.* **59**: 723-752.
- Damascos, M.A., Prado, C.H.B.A., and Ronquim, C.C. 2005. Bud composition, branching patterns and leaf phenology in cerrado woody species. *Ann. Bot.* **96**: 1075-1084.
- Damascos, M.A. 2008. Conteúdo das gemas, momento da brotação e padrão de produção de folhas em espécies lenhosas do cerrado [online]. Available from <HTTP://www.manole.com.br/fisiologiavegetal/textos%20corrigidos/rhdamascos.pdf>. [accessed 06 August 2008].
- Enquist, B.J., Kerkhoff, A.J., Stark, S.C., Swenson, N.G., McCarthy, M.C., and Price, C.A. 2007. A general integrative model for scaling plant growth, carbon flux, and functional trait spectra. *Nature* **449**: 218-222.
- Falster, D.S., and Westoby, M. 2003. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? *New Phytol.* **158**: 509-525.
- Fisher, J.B., and Honda, H. 1979. Branch geometry and effective leaf area: a study of *Terminalia*-branching pattern. 1. Theoretical trees. *Am. J. Bot.* **66**: 633-644.

- Garlaschelli, D., Caldarelli, G., and Pletronero, L. 2003. Universal scaling relations in food webs. *Nature* **423**: 165-168.
- Godin, C. 2000. Representing and encoding plant architecture: A review. *Ann. For. Sci.* **57**: 413-438.
- Hallé, F., and Oldeman, R.A.A. 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Paris, Masson.
- Hallé, F., Oldeman, R.A.A., and Tomlinson, P.B. 1978. *Tropical trees and forests*. Berlin, Springer-Verlag.
- Honda, H., and Fisher, J.B. 1978. Tree branch angle: maximizing effective leaf area. *Science* **199**: 888-889.
- Jackson, P.C., Meinzer, F.C., Bustamante, M., Goldstein, G., Franco, A.C., Rundel, P.W., Caldas, L., Iglar, E., and Causin F. 1999. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiol.* **19**: 717–724.
- Kanno, S.S. 1998. Estudo ecofisiológico de duas espécies nativas do cerrado: *Kielmeyera coriacea* e *Kielmeyera variabilis* – A disponibilidade hídrica e sua relação com as trocas gasosas, o potencial hídrico foliar e a fenologia. PhD thesis, Federal University of São Carlos, São Carlos, São Paulo.
- Lenza, E., and Klink, C.A. 2006. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Rev. bras. Bot.* **29**: 627-638.
- Monteiro, J.A.F., and Prado, C.H.B.A. 2006. Apparent carboxylation efficiency and relative stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in an evergreen cerrado species during water stress. *Photosynthetica* **44**: 39-45.

- Oliveira, F.F., and Batalha, M.A. 2005. Lognormal abundance distribution of woody species in a cerrado fragment (São Carlos, southeastern Brazil). *Rev. bras. Bot.* **28**: 39-45.
- Paula, N.F. 2002. Capacidade fotossintética, deciduidade e teor de nitrogênio e fósforo em espécies lenhosas do cerrado. PhD thesis, Department of Botany, Federal University of São Carlos, São Carlos, São Paulo.
- Prado, C.H.B.A., Wenhui, Z., Rojas, M.H.C., and Souza, G.M. 2004. Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. *Braz. J. Plant Physiol.* **16**: 7-16.
- Ribeiro, J.F., and Walter, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do Bioma Cerrado. *In Cerrado: Ambiente e Flora. Edited by S.M. Sano, and S.P. Almeida.* EMBRAPA, Planaltina, Brazil. pp. 89-166.
- Turcotte, D.L., Pelletier, J.D., and Newman, W.I. 1998. Networks with side branching in biology. *J. Theor. Biol.* **193**: 4: 577-592.
- Wagner, A., and Fell, D.A. 2001. The small world inside large metabolic networks. *Proc. R. Soc. Lon.* **268**: 1803-1810.
- West, G.B., Brown, J.H., and Enquist, B.J. 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* **400**: 664-667.
- Yagi, T., Kikuzawa, K. 1999. Patterns in size-related variations in current-year shoot structure in eight deciduous tree species. *J. Plant Res.* **112**: 343-352.
- Yagi, T. 2000. Morphology and biomass allocation of current-year shoots of ten tall species in cool temperate Japan. *J. Plant Res.* **113**: 171-183.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Fourth edition. New Jersey, Prentice Hall, Upper Saddle River.

Zimmermann, M.H. 1978. Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. *Can. J. Bot.* **56**:  
2286-2295.

Tabela 1. Características estruturais das 15 espécies arbóreas de Cerrado estudadas e valores médios±EP (n=5 indivíduos em cada espécie) da altura da planta e da circunferência do caule na altura do peito (CAP). Filotaxia: helicoidal=He; alterna dística=Al; oposta=Op. Tipo de folha: simples=S; composta=C. Padrão de produção foliar: sincrônica=Si; contínua=Co. Deciduidade foliar: decídua=DE, semidecídua=SD, sempreverde=SV.

Espécies	Altura (cm)	CAP (cm)	Filotaxia/tipo de folha	Padrão de produção foliar	Deciduidade
<i>Anadenanthera falcata</i> (Benth.) Speg. (Mimosaceae)	194±9	11,8±2,1	Al/C	Si	DE
<i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart. (Apocynaceae)	300±32	13,6±1,2	He/S	Si	DE
<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess. (Caryocaraceae)	172±8	14,4±1,4	Op/C	Si	DE
<i>Diospyros hispida</i> DC. (Ebenaceae)	250±18	16,6±1,4	He/S	SI	DE
<i>Kielmeyera variabilis</i> Mart. (Guttiferaceae)	226±22	20,4±3,4	He/S	Si	DE
<i>Casearia sylvestris</i> Sw. (Salicaceae)	164±11	8,6±0,4	Al/S	Co	SD
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K. Schum) A. Robyns (Malvaceae)	178±23	13,6±2,7	Al/C	Co	SD
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville (Mimosaceae)	288±38	15,2±0,7	He/C	Co	SD
<i>Stryphnodendron poliphyllum</i> Benth. (Mimosaceae)	202±4	13,8±1,3	He/C	Co	SD
<i>Tibouchina stenocarpa</i> (DC.) Cong. (Melastomataceae)	186±7	9,8±1,2	Op/S	Co	SD
<i>Connarus suberosus</i> Planch (Connaraceae)	252±31	22,0±2,1	He/C	Co	SV
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana (Melastomataceae)	192±10	7,0±0,5	Op/S	Co	SV
<i>Miconia ligustroides</i> (DC.) Naud (Melastomataceae)	244±46	13,8±3,3	Op/S	Co	SV
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker (Asteraceae)	238±43	18,2±3,6	Al/S	Co	SV
<i>Styrax camporum</i> Pohl (Styraceae)	308±47	21,2±3,3	He/S	Co	SV

Tabela 2. Valores médios ( $\pm$ EP) do número de conectores e dos tipos de nós nas redes que representam a porção aérea vegetativa heterotrófica de 15 espécies arbóreas do Cerrado. Letras diferentes nas colunas indicam diferenças significativas ( $p < 0,05$ , Kruskal-Wallis) entre espécies ou entre diferentes grupos fenológicos. CO=conector, NO=nó regular, NF=nó final, NE=nó de emissão e razão conector/nó (RCN). O número de indivíduos amostrados em cada espécie foi igual a cinco.

Grupo fenológico foliar e Média $\pm$ EP	Espécies	CO	NO	NF	NE	RCN
<b>Decíduas</b>	<i>A. falcata</i>	68 $\pm$ 16 bcd	33 $\pm$ 8 abc	11 $\pm$ 3 ab	0,4 $\pm$ 1 b	2 $\pm$ 0,1 a
	<i>A. tomentosum</i>	34 $\pm$ 5 d	16 $\pm$ 2 c	4 $\pm$ 1 b	2 $\pm$ 1 b	2 $\pm$ 0,1 a
	<i>C. brasilienses</i>	92 $\pm$ 23 abcd	39 $\pm$ 11 abc	14 $\pm$ 4 ab	8 $\pm$ 2 ab	2 $\pm$ 0,1 a
	<i>D. hispida</i>	105 $\pm$ 23 abcd	48 $\pm$ 10 abc	14 $\pm$ 3 ab	4 $\pm$ 1 b	2 $\pm$ 0,1 a
	<i>K. variabilis</i>	118 $\pm$ 35 abcd	49 $\pm$ 15 abc	17 $\pm$ 6 ab	14 $\pm$ 2 ab	3 $\pm$ 0,2 a
Média $\pm$ EP		83 $\pm$ 11 b	37 $\pm$ 5 b	12 $\pm$ 2 b	6 $\pm$ 1 b	2 $\pm$ 0,1 a
<b>Semidecíduas</b>	<i>C. sylvestris</i>	223 $\pm$ 29 abc	91 $\pm$ 8 ab	21 $\pm$ 5 ab	20 $\pm$ 7 a	2 $\pm$ 0,1 a
	<i>E. gracilipes</i>	242 $\pm$ 73 abc	109 $\pm$ 34 ab	38 $\pm$ 11 a	14 $\pm$ 4 ab	2 $\pm$ 0,1 a
	<i>S. adstringens</i>	57 $\pm$ 8 cd	25 $\pm$ 3 bc	6 $\pm$ 1 b	4 $\pm$ 1 b	2 $\pm$ 0,1 a
	<i>S. poliphylum</i>	103 $\pm$ 29 abcd	49 $\pm$ 14 abc	12 $\pm$ 4 ab	4 $\pm$ 1 b	2 $\pm$ 0,1 a
	<i>T. stenocarpa</i>	191 $\pm$ 27 abc	87 $\pm$ 13 ab	30 $\pm$ 5 a	15 $\pm$ 3 a	2 $\pm$ 0,1 a
Média $\pm$ EP		163 $\pm$ 22 a	72 $\pm$ 10 a	21 $\pm$ 3 a	12 $\pm$ 2 ab	2 $\pm$ 0,1 a
<b>Sempreverdes</b>	<i>C. suberosus</i>	106 $\pm$ 9 abcd	47 $\pm$ 3 abc	12 $\pm$ 1 ab	7 $\pm$ 2 b	2 $\pm$ 0,1 a
	<i>M. albicans</i>	211 $\pm$ 9 abc	97 $\pm$ 18 ab	29 $\pm$ 4 a	19 $\pm$ 2 a	2 $\pm$ 0,1 a
	<i>M. ligustroides</i>	305 $\pm$ 72 ab	140 $\pm$ 36 a	36 $\pm$ 4 a	26 $\pm$ 3 a	2 $\pm$ 0,1 a
	<i>P. rotundifolia</i>	299 $\pm$ 37 a	130 $\pm$ 19 a	23 $\pm$ 4 ab	18 $\pm$ 2 a	2 $\pm$ 0,1 a
	<i>S. camporum</i>	258 $\pm$ 73 abc	120 $\pm$ 35 ab	22 $\pm$ 5 ab	3 $\pm$ 1 b	2 $\pm$ 0,1 a
Média $\pm$ EP		236 $\pm$ 26 a	107 $\pm$ 12 a	24 $\pm$ 2 a	14 $\pm$ 2 a	2 $\pm$ 0,1 a

Tabela 3. Valores médios ( $\pm$ EP) da distância, em conectores, entre pares de nós distintos nas redes que representam a porção aérea vegetativa heterotrófica de 15 espécies arbóreas do Cerrado. Diferentes letras nas colunas indicam diferenças significativas ( $p < 0,05$ , Kruskal-Wallis) entre espécies ou entre valores médios dos diferentes grupos fenológicos. Distância entre nó inicial e final (IF), nós finais vizinhos (FF), nó inicial e de emissão (IE) e entre um nó regular da rede e o nó de emissão (RE). O número de indivíduos amostrados em cada espécie foi igual a cinco.

Espécies	Distância em conectores entre os distintos pares de nós			
	IF	FF	IE	RE
<b>Decíduas</b>				
<i>A. falcata</i>	6,4 $\pm$ 0,4 de	4 $\pm$ 0,2 cdef	4 $\pm$ 2,0 d	0,7 $\pm$ 0,7 b
<i>A. tomentosum</i>	6,9 $\pm$ 1,0 bcde	6 $\pm$ 1 abcde	7 $\pm$ 1,6 bcd	4,2 $\pm$ 0,9 ab
<i>C. brasiliense</i>	6,0 $\pm$ 0,2 e	4 $\pm$ 0,2 def	4 $\pm$ 0,3 d	2,6 $\pm$ 0,5 ab
<i>D. hispida</i>	6,5 $\pm$ 0,2 de	4 $\pm$ 0,2 cdef	4 $\pm$ 0,5 d	2,4 $\pm$ 0,7 ab
<i>K. variabilis</i>	7,8 $\pm$ 0,5 cde	4 $\pm$ 0,2 f	7 $\pm$ 0,6 cd	1,4 $\pm$ 0,5 b
Média( $\pm$ EP)	7,0 $\pm$ 0,2 c	4 $\pm$ 1 b	6 $\pm$ 0,4 c	2,3 $\pm$ 0,4 b
<b>Semidecíduas</b>				
<i>C. sylvestris</i>	9,1 $\pm$ 0,3 bc	6 $\pm$ 1 bc	6 $\pm$ 0,4 cd	3,3 $\pm$ 0,8 ab
<i>E. gracilipes</i>	8,7 $\pm$ 0,2 bc	4 $\pm$ 1 f	7 $\pm$ 0,4 c	2,9 $\pm$ 0,2 ab
<i>S. adstringens</i>	7,6 $\pm$ 0,5 bcde	5 $\pm$ 1 cdef	5 $\pm$ 0,5 cd	3,3 $\pm$ 0,7 ab
<i>S. polyphyllum</i>	8,5 $\pm$ 0,5 bcd	5 $\pm$ 1 cd	7 $\pm$ 1,0 cd	2,8 $\pm$ 0,8 ab
<i>T. stenocarpa</i>	9,2 $\pm$ 0,3 d	4 $\pm$ 1 ef	10 $\pm$ 0,4 abc	3,9 $\pm$ 0,4 ab
Média( $\pm$ EP)	9,0 $\pm$ 0,1 b	4 $\pm$ 1 b	7 $\pm$ 0,2 b	3,3 $\pm$ 0,3 ab
<b>Sempreverdes</b>				
<i>C. suberosus</i>	7,8 $\pm$ 0,4 bcde	4 $\pm$ 1 cdef	6 $\pm$ 0,7 cd	3,3 $\pm$ 0,5 ab
<i>M. albicans</i>	8,2 $\pm$ 0,2 bc	4 $\pm$ 1 cdef	6 $\pm$ 0,2 cd	2,6 $\pm$ 0,3 ab
<i>M. ligustroides</i>	12,9 $\pm$ 0,5 a	5 $\pm$ 1 cde	11 $\pm$ 0,5 abc	3,3 $\pm$ 1,0 ab
<i>P. rotundifolia</i>	13,3 $\pm$ 0,5 a	7 $\pm$ 1 a	10 $\pm$ 0,5 abc	3,9 $\pm$ 0,5 ab
<i>S. camporum</i>	14,3 $\pm$ 0,5 a	7 $\pm$ 1 ab	13 $\pm$ 1,1 a	7,5 $\pm$ 2,3 a
Média( $\pm$ EP)	12,0 $\pm$ 0,2 a	5 $\pm$ 1 a	9 $\pm$ 0,3 a	4,1 $\pm$ 0,6 a

**Figura 1.** Representação esquemática da estrutura da copa utilizando redes formadas por conectores e nós. A espécie *Casearia sylvestris* (semidecídua) foi usada como modelo. A) Tipos de nós, denominados em função do número de conectores (nó de emissão, com 4 ou mais conectores), posição final ou inicial na rede (nó inicial ou final, respectivamente) ou qualquer outro nó da rede (nó regular) B) Distâncias, em número de conectores, entre os distintos pares de nós. Distância entre: nó inicial e final (IF), dois nós finais vizinhos (FF), nó inicial e nó de emissão (IE) e nó de emissão e qualquer nó da rede (ER). C) Relação direcionada: os conectores apresentam somente uma direção de relação com os nós (setas com apenas uma cabeça) como o fluxo em massa no xilema. D) Relação não-direcionada: os conectores apresentam relação nos dois sentidos com os nós (setas com duas cabeças) como o fluxo em massa no floema.

**Figura 2.** Probabilidade de um nó da rede apresentar  $k$  conectores,  $P(k)$ , em função do número de conectores da rede,  $k$ , nas redes representando a copa das 15 espécies arbóreas de Cerrado estudadas. DE=decídua, SD=semidecídua, e SV=sempreverde.

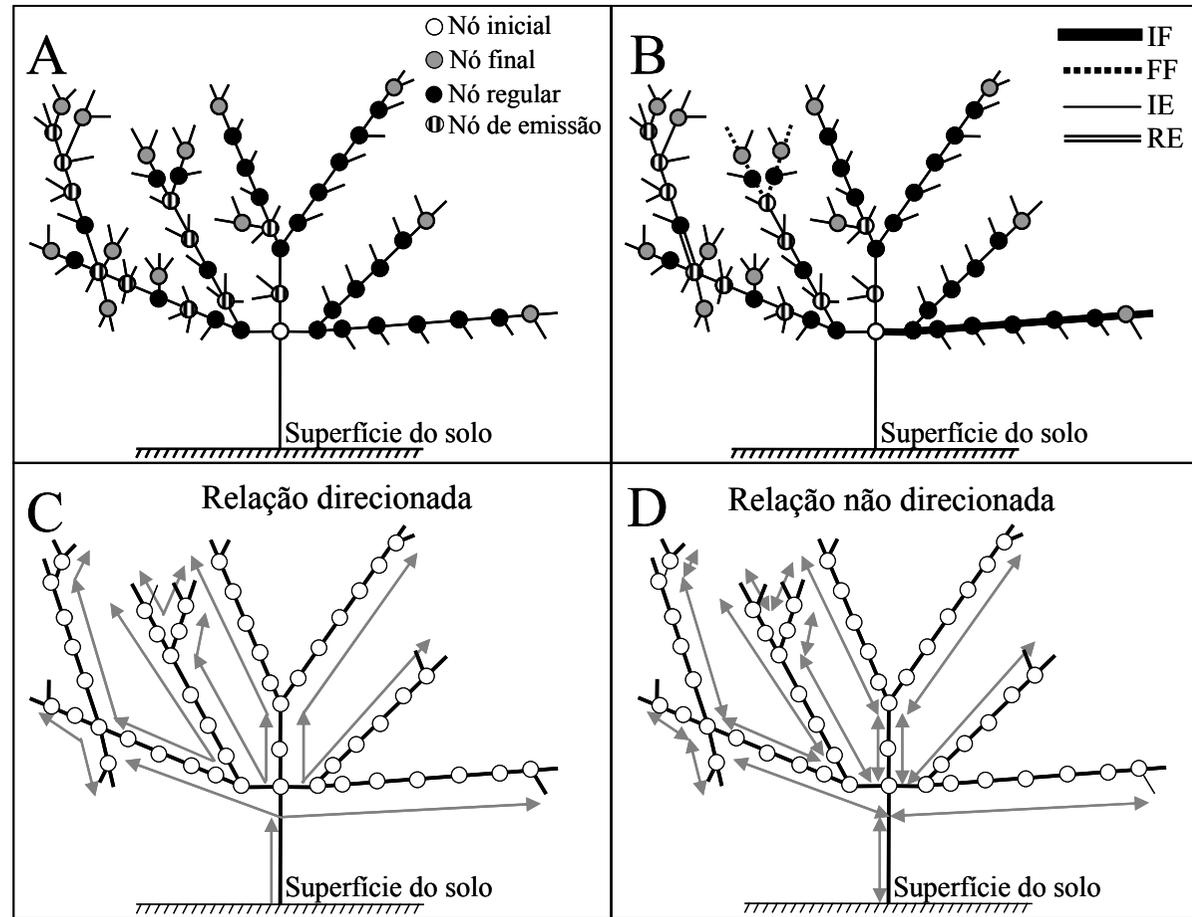


Figura 1

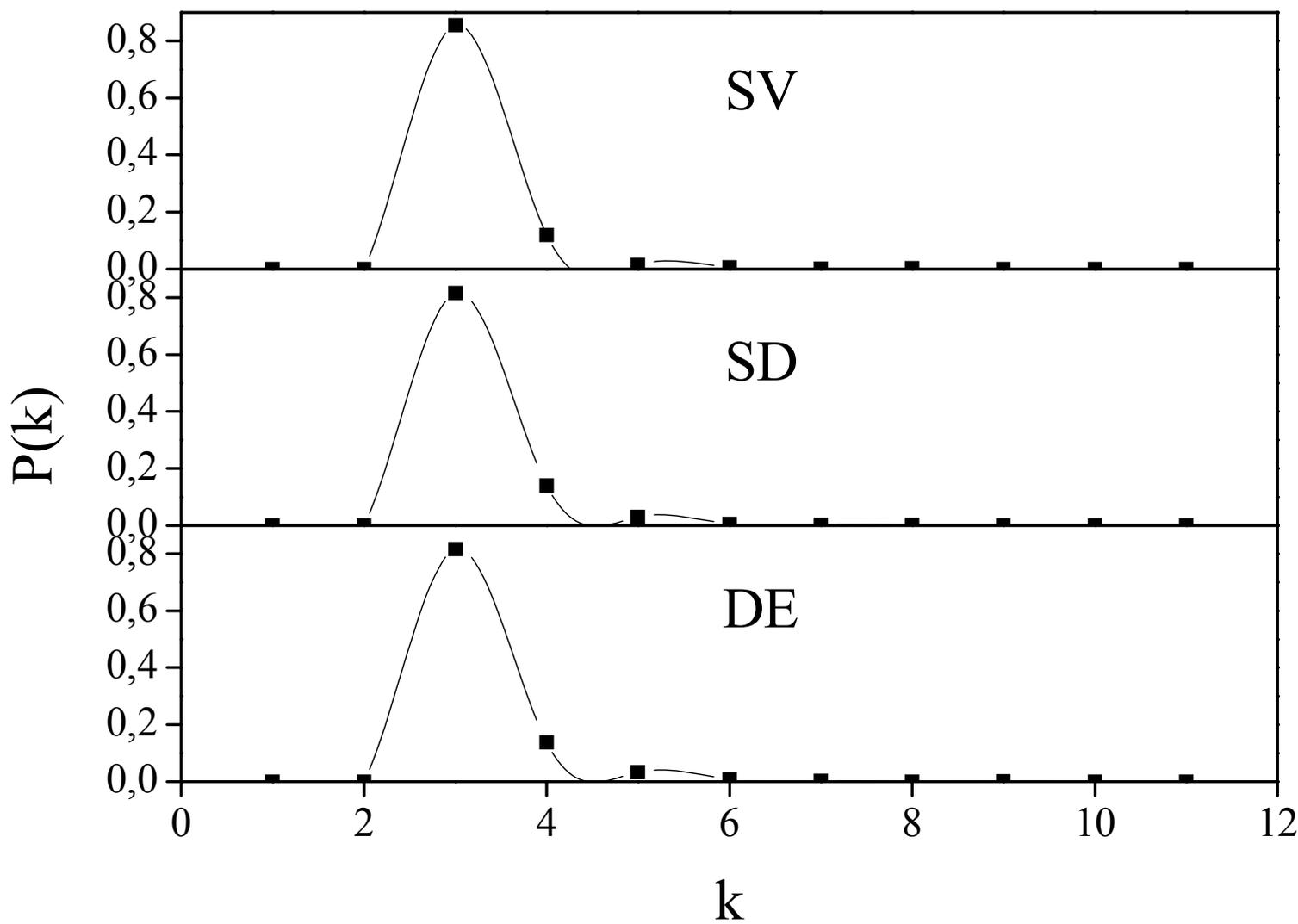


Figura 2

## **CHAPTER III**

### **Structural traits of canopy in cerrado trees uncovered by network analyzes**

---

## **Structural traits of canopy in cerrado trees uncovered by network analyzes**

João Paulo Souza<sup>1\*</sup>, Carlos Henrique B. A. Prado<sup>2</sup>, Ana Lúcia S. Albino<sup>3</sup>, Maria A. Damascos<sup>4</sup> and Gustavo Maia Souza<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Post-graduate program in Ecology and Natural Resources, Federal University of São Carlos, 13565-905, São Carlos, São Paulo, Brazil, [joaopaulobio@hotmail.com](mailto:joaopaulobio@hotmail.com).

<sup>2</sup>Department of Botany, Federal University of São Carlos, 13565-905, São Carlos, São Paulo, Brazil, [prado\\_chba@yahoo.com.br](mailto:prado_chba@yahoo.com.br).

<sup>3</sup>Undergraduate of Biological Sciences, 13565-905, Federal University of São Carlos, São Carlos, São Paulo, Brazil, [ana28\\_9@yahoo.com.br](mailto:ana28_9@yahoo.com.br).

<sup>4</sup>National University of Comahue, Department of Botany, Quintral 1250, (8400) San Carlos de Bariloche, Argentina, [damascos@crub.uncoma.edu.ar](mailto:damascos@crub.uncoma.edu.ar).

<sup>5</sup>Laboratory of Plant Ecophysiology, University of West Paulista, 19067-175, Presidente Prudente, São Paulo, Brazil, [gustavo@unoeste.br](mailto:gustavo@unoeste.br).

\*Author for correspondence. Fax: +55-16-33518308; Tel.: +55-16-33518385; e-mail: [joaopaulobio@hotmail.com](mailto:joaopaulobio@hotmail.com)

## **Abstract**

The aerial vegetative structure of deciduous, semideciduous, and evergreen tree species was studied using nodes and links in a representative network for searching significant differences in canopy organization across leaf phenological groups in Cerrado vegetation. According to the growth of heterotrophic vegetative structure, the node represented the origin of a branching and the link represented the branch added from the lateral meristem. In all studied species the networks obtained representing the canopies resulting in an acyclic graph similar to a Cayley tree, at which all nodes usually has same numbers of links, but final nodes show less links (one only link). The frequency of links per node could be represented by a modal distribution, which most of the nodes has three links. The distance among nodes expressed on link base and the number of nodes and links increased from deciduous to evergreen tree species. While, the canopy of deciduous trees showed, in average, 83 links and 37 nodes, evergreen trees showed 236 links and 107 nodes in average. Similarly, the average distance in links between initial and final network node was 12 in evergreen trees and only seven in deciduous. Thus, it was found a clear interdependence between the degree of leaf deciduousness and the canopy structure of cerrado tree species.

**Keywords:** Cerrado vegetation, leaf deciduousness, link, network, node, tree aerial structure, tree architecture.

## **Introduction**

Tree architecture has been studied in a systematic way since the first works of Hallé and Oldeman (1970) and Hallé et al. (1978). Plant architecture is useful to represent the structure that influences physiological process as water transport, light interception, assimilation, and the partition of carbon. Basically, three types of information can be acquired from tree architecture, geometrical, decomposition, and topological information. Geometrical information describes the spatial position of canopy components, decomposition indicates how plant structure is made up from the basic components and topological information shows how the components are connected each other under the rules of a ramification system (Godin 2000).

The data about tree architecture can be obtained from geometrical determinations such as the inclination of shoot (Honda and Fisher 1978; Fisher and Honda 1979; Bell 1979) and leaf (Falster and Westoby 2003), through the networks with side branching (Turcotte et al. 1998) and by morphological relationships among canopy elements (Yagi and Kikuzawa 1999; Yagi 2000, Enquist et al. 2007). Besides, using computer simulation, it is possible to mock up the relationship between canopy architecture and light interception (Honda and Fisher 1978; Bell et al. 1979; Falster and Westoby 2003). These works, with exception of Bell (1979), utilized only part of the aerial heterotrophic structure of plants. The study of plant architecture using the whole canopy is rare. One way to analyze the branches and their interconnections in a whole canopy of a tree would be through a network formed by basic components such as links and nodes. These components appear in networks with general laws of functioning in several natural systems (Barabási and Oltvai 2004; Barabási 2005). The structure and functioning of different levels of biological organization can be described through networks formed by nodes and links, from metabolic maps (Wagner and Fell 2001) to a food chain in community (Garlaschelli et al. 2003). In a representation of the aerial heterotrophic vegetative

structure by a network, the nodes would be the regions of ramification on parent shoot and the links the branches emitted from the nodes. Nodes and links are responsible for supporting the foliage and the reproductive organs as well as the distribution of ascending sap via xylem and the multi-directional sap via phloem.

The canopies of tree species with distinct leaf deciduousness co-occurring in Cerrado have significant structural variations (Damascos et al. 2005; Lenza and Klink 2006). Deciduous cerrado species as *Bauhinia rufa* (Bong.) Steud., *Diospyros hispida* A. DC. and *Tocoyena formosa* (Cham. & Schltdl.) K. Schum. show leaf production as a flush in a short period at the end of dry season on low number of shoot orders (Damascos et al. 2005; Damascos 2008). On the other hand, semideciduous and evergreen cerrado species as *Leandra lacunosa* Cogn. and *Miconia albicans* (Sw.) Triana present continuous leaf production and high number of shoots orders (Damascos et al. 2005; Damascos 2008). The pattern of continuous leaf production was also determined in evergreen cerrado species as *Miconia fallax* DC., *Connarus suberosus* Planch. and *Myrsine guianensis* (Aubl.) Kuntze (Lenza and Klink 2006). In addition, deciduous species of Cerrado show slanting shoots and semideciduous and evergreen have erect shoots with intense foliage self-shading (Souza et al. unpublished data).

The representation of aerial structure of cerrado tree species by nodes and links in a network could reveal distinct features of canopy among deciduous, semideciduous and evergreen species. Deciduous cerrado species could have low number of links and nodes due to low orders of shoot for supporting the foliage produced in a flush at the end of dry season. On the other hand, semideciduous and evergreen cerrado tree species could show high number of links and nodes by reason of a continuous leaf production on shoots of several orders (Damascos et al. 2005). Therefore, the aim of this work was to represent the whole vegetative heterotrophic structure of the canopy through a network composed by nodes and

links for revealing significant architectural differences among species with distinct patterns of leaf deciduousness in Cerrado vegetation.

## **Materials and methods**

*Study area and climate* – The study was carried out within a cerrado *sensu stricto* area of 86 hectares, located in the northern of the Federal University of São Carlos (UFSCar), in the city of São Carlos, in São Paulo State, Brazil (22°00'–22°30' S and 47°30'–48°00' W). The topography of the area presents slight undulation at an average altitude of 850 m. The area utilized (1 ha) within the reservoir is occupied by a *sensu stricto* cerrado vegetation similar to that described by Ribeiro and Walter (1998), characterized by woody stratum formed by trees and shrubs which throw themselves on a well defined graminaceous stratum. In the study area the water table is 10 meters deep (Kanno 1998) and the soil is classified as dystrophic oxisol, poor in nutrients (Paula 2002). The regional climate, according to Köppen's climatic classification, is tropical with dry winter and wet summer (Aw). There are two well-defined climatic seasons: the rainy season, usually between the months from October to March and the dry season between the months from April to September (Prado et al. 2004; Monteiro and Prado 2006). The mean value of total annual precipitation was  $1420 \pm 168$  mm and the average value of annual air temperature was  $22 \pm 0,4$  °C between 1939-2007.

*Tree species, leaf deciduousness, number of individuals, and the period of measurements* – The species of trees studied (Table 1) were separated across distinct leaf phenological groups (deciduous, semideciduous, and evergreen) and are well represented in the study area (Oliveira and Batalha 2005). The deciduous species (DE) shed leaves at the end of dry season, remaining leafless for nearly 30 days (Paula 2002; Damascos et al. 2005; Damascos 2008). Semideciduous species (SD) shed around a half of their leaves at the end of dry season.

Contrastingly, the evergreen species (EV) of studied trees keep almost the same foliar area during whole year (Paula 2002; Lenza and Klink 2006; Damascos 2008). Five adult individuals per species growing under full solar irradiance were selected for carrying out the measurements of aerial tree structure. As the trees were growing in natural conditions, their exact age could not be determined. Thus, for carrying out the network measurements, the individuals with similar size and diameter of stem at breast height were chosen in each species (Table 1). The representation of the aerial structure of each individual was accomplished in natural conditions from October/2006 to March/2007.

*Representation of aerial structure by means of a network* – The stem, limbs and branches of each individual were represented by a network composed by links and nodes. The starting point of each ramification in the heterotrophic vegetative structure was considered one regular node (NO). Therefore, the location of a node was the base of a branch, which occurred during the growth of a lateral meristem on a parental branch. Notwithstanding, the node was not formed necessarily by one lateral meristem, rather it is a nodal region that has one or more lateral branches. On this nodal region one or more branches could be emitted from distinct lateral meristem and the apical meristem could continue the shoot growth. Shorter distances than one centimeter between the emission points on same branch were considered as part of same nodal region, that is, the same network node. The apical meristems (not symbolized in the network) are on the top of final branches, usually at the periphery of the canopy. The links (LI) of the network were considered the stem, limbs and branches connecting the nodes (Figure 1). We registered all NO and LI from the ground surface as far as the outermost branches at the periphery of the canopy, covering the whole aerial vegetative heterotrophic structure of each individual. Therefore, young NO and LI in each network are those near to the final branches supporting the apical meristems (Figure 1). Five species were studied in

each leaf phenological group (Table 1) and five individuals per species were marked under field conditions for representing the whole heterotrophic vegetative structure of the aboveground part of the tree, resulting in 75 networks as that exemplified in Figure 1.

*Kinds of nodes and the number of links per node in network* – The kinds of nodes were defined by the number of links emitted or by the initial or final position of the node in the network (Figure 1A). The initial node of the network (IN) was the oldest node, corresponding to the first stem segmentation where usually the limbs with high diameter were found due to the aged activity of cambial meristem. The IN had a branch joined to the underground part of the plant and more branches initiating the canopy structure.

The final node (FN) is the last node in a sequence counted from IN. The FN is usually located at the edge of the network (Figure 1A). Over the FN is emitted the last branch (Figure 1A). As the final nodes are located at the distal position of a given network, consequently, they are younger and support the shoots with apical meristem (Figure 1A). This apical meristem can be growing, can become an inflorescence or be dead at the end of dry season in cerrado tree species (Damascos et al. 2005). The last branches in a network takes place as the regular branches, developed from one or more lateral meristems on the nodal region. The last branches support the apical meristem.

Each node receives only one link, but it can emit one or more links during the growth of the network. Usually, one node emits two links (Figure 1A). The emission degree of a node is defined by the number of links (branches) emitted. The nodes usually present the emission degree equals to two. Therefore, the node usually presents three links, one is the link that originated the node (the received link) and the two others are emitted from this node. The nodes with degree of emission higher or equals to three are much less frequent on the networks acquired and they were named emission node (EN). The position of the EN is high

variable; it can be the first node or the last one on a given network (Figure 1A). Thus, the EN can be any node, including the IN or the FN, as long as it presents the emission degree higher or equals to three. The EN is morphologically a nodal region where the parental branch produced three or more lateral buds resulting in branches attached in a distance do not far than 1.0 cm each other.

*Distance among nodes* – The distance among different nodes on the network (IN, FN, and EN) was acquired by the summation of the number of links (branches) between the corresponding pair of nodes (Figure 1B). For example, the distance in links from the IN to FN was determined by the summation of the number of links between these nodes, resulting in the distance named IF. Similarly, the distance in links between the IN and EN resulted in the IE distance. The minimum distance in links between a regular node (NO, which is not IN, EN or FN) and one emission node (EN) was acquired by the summation of the minimum number of links required to connect these nodes, resulting in the distance NE. The summation of the number of links between two neighboring FN resulted in the distance in links between these nodes (FF).

*Link-node relationships, traits of networks, and network classification* – The proportion between the number of links and the number of nodes in the network was acquired by the ratio of total number of links by total number of nodes, resulting in the link/node ratio (LNR). The number of links in each node was considered to obtain the frequency of links per node,  $P(k)$  (Barabási and Oltvai 2004). The  $P(k)$  value reveal the probability of any network node have  $k$  links. Due to the direction of the relationship between nodes, the networks functioning was classified as directed and non-directed (Barabási and Oltvai 2004). In directed networks the links present only one direction of relationship between a pair of nodes, for instance, the

direction of ascendant sap via xylem passing by links and nodes from soil to atmosphere (Figure 1C). In non-directed network there is more than one direction of relation between nodes, like the multi-directed sap in phloem (Figure 1D).

*Statistical analyzes* – The average and the standard error (SE) were calculated in each species and in each leaf phenological group for the following variables: total of nodes, total of links, total of final nodes, total of emission nodes, distance between initial and final node, distance between initial and emission nodes, distance between neighboring final nodes, and minimum distance between emission and regular node, that means any node except IN and FN. The non-parametric variance analyzes Kruskal-Wallis (Zar 1999) was utilized to check significant differences ( $p < 0.05$ ) of variables cited above among species and among leaf phenological groups.

## **Results**

When the mass flow in xylem is considered, the relationship between nodes can be classified as directed, because of the water mass flow has only one direction, from the root to the canopy apex, passing only one time in each node and each link (Figure 1C). However, the mass flow in phloem can follow the same or an opposite direction of xylem mass flow (Figure 1D). Thus, the relationship between nodes is not directed considering the phloem structure and functioning, because it can be in both possible directions.

The networks obtained in deciduous species showed lower number of links and nodes than those in semideciduous and evergreen species (Table 2). On average, the number of links and nodes was about two times lower in deciduous than in evergreen. Following the same trend, the number of final (FN) and emission (EN) nodes were about two times lower in deciduous than in evergreen. On the other hand, the result of the link/node ratio did not differ

( $p>0.05$ ) among leaf phenological groups (Table 2). The number of distinct kinds of nodes in semideciduous species was more heterogeneous, while *S. adstringens* had  $6\pm 1$ , *E. gracilipes* showed  $38\pm 11$  FN (Table 2). The average number of EN ranged from  $4\pm 1$  in *S. adstringens* and *S. polyphyllum* to  $20\pm 5$  in *C. sylvestris*. Besides, semideciduous species showed intermediate values about the number of links, regular nodes, FN and EN, but they did not differ significantly ( $p>0.05$ ) in relation to evergreen species.

There was a gradient from deciduous to evergreen about the distance measured in number of links between kinds of nodes (Table 3). Evergreen species showed higher values of IF and IE than semideciduous and deciduous species. There was not significant difference ( $p>0.05$ ) between the distance of neighboring final nodes (FF) considering deciduous and semideciduous species, but evergreen showed the highest average value of FF ( $p<0.05$ ). The minimum distance in links between any regular node (NO) and emission nodes (NE) was significantly higher in evergreen than in deciduous species.

In networks obtained, most nodes showed the same number of links, being three links per node (Figure 2). Nodes with more than three links (the emission nodes) are rare in studied leaf phenological groups. There are not nodes with one or two links, whereby the nodes were just considered when there was some branching. Acyclic networks which the most of nodes has the same number of links and the final nodes shows just one link are classified as Cayley trees. Therefore, our acquired networks are similar as a Cayley tree due to any node in the network presents the branch that it was originated and usually two emitted branches, resulting in three links.

## **Discussion**

In relation to traditional works of canopy architecture (Honda and Fisher 1978; Fisher and Honda 1979; Turcotte et al. 1998; West et al. 1999; Falster and Westoby 2003) our study

has new methodology that uses network theory considering the whole vegetative heterotrophic portion, since the soil surface up to the top of the last shoot in the canopy. The whole canopy representation by networks can generate information of decomposition (links, nodes, and kinds of nodes) and topological (the relations of connection between nodes and links) simultaneously. The network representation used here reveal the origin of a link and a network node and the branching structure. The origin of a structural unit is revealed by its position and the branching structure is indicated by number of links, nodes, link/node ratio, kinds of nodes, and distance between node pairs. Unlike some forest environments, in cerrado *sensu stricto* it is possible to access easily the whole canopy due to small size of trees. The scheme of aerial structure represented by networks also can help in the study of mass flow via xylem and phloem in functional types, revealing the canopy segmentation and the points of more intense mass flow distribution such as in the emission node.

One of the consequences of modal distribution of  $P(k)$  in relation to the number of links is the equality of the link/node proportion in the whole network irrespective the phenological group, resulting usually in three links per node in all studied species (Fig. 2). Thus, the networks acquired do not present nodes with many links and the neighboring nodes were not connected to each other. Our network trees are similar as Cayley trees (or Bethe lattice) which represent a loopless structure and each node has the same number of links (Albert and Barabási 2002).

In the networks obtained there is not nodes intensely connected as those named “hubs” (Albert et al. 1999). Hubs are typical of scale-free networks and can occur also in hierarchical networks (Barabási and Oltvai 2004). These networks with hubs are seriously jeopardized if hubs are affected. Hub removal causes some significant damage to the network operation. If so, the damaging intensity depends on the number of links directly connected to the hub and on the clustering coefficient of the nodes close or directly connected to it. However, in

acquired network as Cayley trees most of the nodes present only three links. Therefore, the removing of any node probably will cause equivalent damage in a network structure (Albert et al. 2000). Meanwhile, a major damage can occur if an EN will be removed, compromising the mass flow distribution in xylem and phloem among the nodes of a network portion close to these removed EN. Therefore, an attack of pathogens or even a damage caused by fire in somewhere in the canopy will not affect the whole network of the cerrado tree species. Besides, the damaged part can be easily discarded or isolated due the low degree of dependency among the parts in the network. Therefore, the Cayley trees representing canopy of cerrado tree species formed by stem, limbs and branches would be less vulnerable than hierarchical or scale-free, which presents high values of clustering coefficient and nodes like hubs (Albert et al. 2000). In addition the tree species studied frequently presented the lowest number of links per node (three links). This trait probably reduces to a minimum both the vulnerability and the inherent decreasing of specific hydraulic conductivity in xylem after branching (Zimmermann 1978; Cruiziat et al. 2002) in the distance from IN to FN. The branching limitation in canopy may result in small size of cerrado trees when compared with adjacent forest formations (Costa and Araújo 2001).

Despite the link/node relationship being equal in three studied phenological groups, evergreen species presented higher value about the number of links and all kinds of nodes. The foliage maintenance and the continuous leaf production of evergreen species keep moving the mass flow in xylem and phloem even in a more extensive and subdivided network, that means, with greater number of links, NO, FN, and EN.

As the networks obtained present directed and non-directed relationships between nodes, the emission nodes (EN) probably function as centers of distribution of mass flow in xylem and phloem simultaneously. The sap from root arrives at EN through one link, but it can continue forward through several emitted links dividing the xylem mass flow toward the

final nodes of canopy. As the EN shows four or more links, the mass flow via xylem is more intensely subdivided in EN than any regular node. Besides, in nodes more close to initial node (IN) there is probably one intense mass flow in xylem because the water column was not yet intensely divided into several branches toward the final node. On the other hand, the mass flow from phloem follows the source-drain relationship. Thus, the mass flow intensity in phloem can vary in each node, even in an EN, depending on the activity of the autotrophic and heterotrophic parts near to the node. Still, each EN must present an important role in the distribution of mass flow in phloem, because it may distribute the phloem sap in a greater number of links than any regular node in both possible directions.

The deciduous cerrado trees need a sudden and intense flow of xylem and phloem towards the new foliage produced synchronically at the end of dry season, before the first heavy rains (Damascos et al. 2005; Lenza and Klink 2006). In deciduous species, one heterotrophic vegetative structure with few links, nodes and short distance between nodes is convenient for dealing with immediate necessity of water in a leafless canopy near the peak of dry season. Thus, the deciduous species probably avoid the diminution of xylem specific hydraulic conductivity inherent in shoot segmentation (Zimmermann 1978; Cruiziat et al. 2002) when they do not have a significant suction power at the beginning of foliage expansion in dry season. A canopy with simplified structure and deep roots (Jackson et al. 1999) probably facilitates the initial “shove” of water column for foliage unfolding in deciduous cerrado species. The smaller distance between any nodes and EN in deciduous species could supply easily, via phloem and xylem, the buds containing their pre-formed leaves (Damascos et al. 2005; Damascos 2008). Therefore, the foliage expansion in deciduous species is completed in about 30 days before the first heavy rains (Damascos et al. 2005; Lenza and Klink 2006).

The network representing the aerial structure of cerrado trees showed particular features in each leaf phenological group, but all networks showed similar traits with the Cayley trees. The networks with less construction units (nodes and links), with low distance in links between initial and final node were typical of deciduous trees. On the other hand, evergreen species showed more segmented networks with high number of nodes and links and distance (in links) between initial and final node. The canopy structure of deciduous and evergreen trees was distinct. The deciduous canopy allows a quick load of buds with pre-formed leaves, resulting in leaf production as a flush in a short period. However, the more segmented canopy of evergreen support many leaves cohort maintaining a constant water flow during a whole year in a high transpiration area during dry season. The whole canopy representation through networks is a useful tool both branching characterization of aerial part and possible ways which water, nutrients and photosynthates run through body plant. Hence, future works area necessary to check the relationship between network representation of canopy with hydraulic architecture, shoot hydraulic conductivity and sap flow in a canopy where possible strategies of water and photosynthates distribution in body plant could be identified.

### **Acknowledgments**

The Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Brazil) has granted scholarship to JPS, CHBAP and GMS and the Fundação de Amparo à Pesquisa de São Paulo to ALSA.

### **References**

Albert, R., Jeong, H., and Barabási, A-L. 1999. Diameter of the World-Wide Web. *Nature* **401**: 130-131.

- Albert, R., Jeong, H., and Barabási, A-L. 2000. Error and attack tolerance of complex networks. *Nature* **406**: 378-382.
- Albert, R., and Barabási, A-L. 2002. Statistical mechanics of complex networks. *Reviews of Modern Physics* **74**: 47-97.
- Barabási, A-L., and Oltvai, Z.N. 2004. Network biology: Understanding the cell's functional organization. *Nature Reviews* **5**: 101-113.
- Barabási, A-L. 2005. Network Theory – the emergence of the creative enterprise. *Science* **308**: 639-640.
- Bell, A.D. 1979. The hexagonal branching pattern of rhizomes of *Alpinia speciosa* L. (Zingiberaceae). *Ann. Bot.* **43**: 209-223.
- Bell, A.D., Roberts, D., and Smith, A. 1979. Branching patterns: the simulation of plant architecture. *J. Theor. Biol.* **81**: 351-375.
- Costa, A.A., and Araújo, G.M. 2001. Comparação da vegetação arbórea de cerrado e de cerrado na reserva do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. *Acta Bot. Bras.* **15**: 63-72.
- Cruiziat, P., Cochard, H., and Améglio, T. 2002. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Ann. For. Sci.* **59**: 723-752.
- Damascos, M.A., Prado, C.H.B.A., and Ronquim, C.C. 2005. Bud composition, branching patterns and leaf phenology in cerrado woody species. *Ann. Bot.* **96**: 1075-1084.
- Damascos, M.A. 2008. Conteúdo das gemas, momento da brotação e padrão de produção de folhas em espécies lenhosas do cerrado [online]. Available from [HTTP://www.manole.com.br/fisiologiavegetal/textos%20corrigidos/rhdamascos.pdf](http://www.manole.com.br/fisiologiavegetal/textos%20corrigidos/rhdamascos.pdf). [accessed 06 August 2008].
- Enquist, B.J., Kerkhoff, A.J., Stark, S.C., Swenson, N.G., McCarthy, M.C., and Price, C.A. 2007. A general integrative model for scaling plant growth, carbon flux, and functional trait spectra. *Nature* **449**: 218-222.

- Falster, D.S., and Westoby, M. 2003. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? *New Phytol.* **158**: 509-525.
- Fisher, J.B., and Honda, H. 1979. Branch geometry and effective leaf area: a study of *Terminalia*-branching pattern. 1. Theoretical trees. *Am. J. Bot.* **66**: 633-644.
- Garlaschelli, D., Caldarelli, G., and Pletronero, L. 2003. Universal scaling relations in food webs. *Nature* **423**: 165-168.
- Godin, C. 2000. Representing and encoding plant architecture: A review. *Ann. For. Sci.* **57**: 413-438.
- Hallé, F., and Oldeman, R.A.A. 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Paris, Masson.
- Hallé, F., Oldeman, R.A.A., and Tomlinson, P.B. 1978. *Tropical trees and forests*. Berlin, Springer-Verlag.
- Honda, H., and Fisher, J.B. 1978. Tree branch angle: maximizing effective leaf area. *Science* **199**: 888-889.
- Jackson, P.C., Meinzer, F.C., Bustamante, M., Goldstein, G., Franco, A.C., Rundel, P.W., Caldas, L., Iglar, E., and Causin F. 1999. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiol.* **19**: 717-724.
- Kanno, S.S. 1998. Estudo ecofisiológico de duas espécies nativas do cerrado: *Kielmeyera coriacea* e *Kielmeyera variabilis* – A disponibilidade hídrica e sua relação com as trocas gasosas, o potencial hídrico foliar e a fenologia. PhD thesis, Federal University of São Carlos, São Carlos, São Paulo.
- Lenza, E., and Klink, C.A. 2006. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Rev. bras. Bot.* **29**: 627-638.

- Monteiro, J.A.F., and Prado, C.H.B.A. 2006. Apparent carboxylation efficiency and relative stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in an evergreen cerrado species during water stress. *Photosynthetica* **44**: 39-45.
- Oliveira, F.F., and Batalha, M.A. 2005. Lognormal abundance distribution of woody species in a cerrado fragment (São Carlos, southeastern Brazil). *Rev. bras. Bot.* **28**: 39-45.
- Paula, N.F. 2002. Capacidade fotossintética, deciduidade e teor de nitrogênio e fósforo em espécies lenhosas do cerrado. PhD thesis, Department of Botany, Federal University of São Carlos, São Carlos, São Paulo.
- Prado, C.H.B.A., Wenhui, Z., Rojas, M.H.C., and Souza, G.M. 2004. Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. *Braz. J. Plant Physiol.* **16**: 7-16.
- Ribeiro, J.F., and Walter, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do Bioma Cerrado. *In* Cerrado: Ambiente e Flora. *Edited by* S.M. Sano, and S.P. Almeida. EMBRAPA, Planaltina, Brazil. pp. 89-166.
- Turcotte, D.L., Pelletier, J.D., and Newman, W.I. 1998. Networks with side branching in biology. *J. Theor. Biol.* **193**: 4: 577-592.
- Wagner, A., and Fell, D.A. 2001. The small world inside large metabolic networks. *Proc. R. Soc. Lon.* **268**: 1803-1810.
- West, G.B., Brown, J.H., and Enquist, B.J. 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* **400**: 664-667.
- Yagi, T., Kikuzawa, K. 1999. Patterns in size-related variations in current-year shoot structure in eight deciduous tree species. *J. Plant Res.* **112**: 343-352.
- Yagi, T. 2000. Morphology and biomass allocation of current-year shoots of ten tall species in cool temperate Japan. *J. Plant Res.* **113**: 171-183.

Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Fourth edition. New Jersey, Prentice Hall, Upper Saddle River.

Zimmermann, M.H. 1978. Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. *Can. J. Bot.* **56**: 2286-2295.

Table 1. Structural traits of 15 cerrado tree species studied and the average±SE values (n=5 individuals in each species) of plant height and the circumference at breast height (CBH). Phyllotaxy: spiral=Sp; alternate=Al; opposite and decussate=Op. Leaf type: simple=S; compound=C. Pattern of leaf production: synchronic=Sy; continuous=Co. Leaf deciduousness: deciduous=DE; semideciduous=SD; evergreen=EV.

Species	Height (cm)	CBH (cm)	Phyllotaxy/leaf type	Pattern of leaf production	Deciduousness
<i>Anadenanthera falcata</i> (Benth.) Speg. (Mimosaceae)	194±9	11.8±2.1	Al/C	Sy	DE
<i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart. (Apocynaceae)	300±32	13.6±1.2	Sp/S	Sy	DE
<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess. (Caryocaraceae)	172±8	14.4±1.4	Op/C	Sy	DE
<i>Diospyros hispida</i> DC. (Ebenaceae)	250±18	16.6±1.4	Sp/S	Sy	DE
<i>Kielmeyera variabilis</i> Mart. (Guttiferaceae)	226±22	20.4±3.4	Sp/S	Sy	DE
<i>Casearia sylvestris</i> Sw. (Salicaceae)	164±11	8.6±0.4	Al/S	Co	SD
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K. Schum) A. Robyns (Malvaceae)	178±23	13.6±2.7	Al/C	Co	SD
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville (Mimosaceae)	288±38	15.2±0.7	Sp/C	Co	SD
<i>Stryphnodendron polyphyllum</i> Benth. (Mimosaceae)	202±4	13.8±1.3	Sp/C	Co	SD
<i>Tibouchina stenocarpa</i> (DC.) Cong. (Melastomataceae)	186±7	9.8±1.2	Op/S	Co	SD
<i>Connarus suberosus</i> Planch (Connaraceae)	252±31	22.0±2.1	Sp/C	Co	EV
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana (Melastomataceae)	192±10	7.0±0.5	Op/S	Co	EV
<i>Miconia ligustroides</i> (DC.) Naud (Melastomataceae)	244±46	13.8±3.3	Op/S	Co	EV
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker (Asteraceae)	238±43	18.2±3.6	Al/S	Co	EV
<i>Styrax camporum</i> Pohl (Styraceae)	308±47	21,2±3.3	Sp/S	Co	EV

Table 2. Average values ( $\pm$ SE) of number of links and nodes in the networks formed by stem, limbs and branches of 15 cerrado tree species. Different letters in columns indicate significant differences ( $p < 0.05$ , Kruskal-Wallis) among species or among distinct leaf phenological groups. LI=link, NO=regular node, FN=final node, EN=emission node, and the ratio of total link number per total node number (LNR). The number of individuals in each species was five.

Leaf phenological group	Species and average $\pm$ SE	LI	NO	FN	EN	LNR
Deciduous	<i>A. falcata</i>	68 $\pm$ 16 bcd	33 $\pm$ 8 abc	11 $\pm$ 3 ab	0.4 $\pm$ 1 b	2 $\pm$ 0.1 a
	<i>A. tomentosum</i>	34 $\pm$ 5 d	16 $\pm$ 2 c	4 $\pm$ 1 b	2 $\pm$ 1 b	2 $\pm$ 0.1 a
	<i>C. brasilienses</i>	92 $\pm$ 23 abcd	39 $\pm$ 11 abc	14 $\pm$ 4 ab	8 $\pm$ 2 ab	2 $\pm$ 0.1 a
	<i>D. hispida</i>	105 $\pm$ 23 abcd	48 $\pm$ 10 abc	14 $\pm$ 3 ab	4 $\pm$ 1 b	2 $\pm$ 0.1 a
	<i>K. variabilis</i>	118 $\pm$ 35 abcd	49 $\pm$ 15 abc	17 $\pm$ 6 ab	14 $\pm$ 2 ab	3 $\pm$ 0.2 a
	Average $\pm$ SE	83 $\pm$ 11 b	37 $\pm$ 5 b	12 $\pm$ 2 b	6 $\pm$ 1 b	2 $\pm$ 0.1 a
Semideciduous	<i>C. sylvestris</i>	223 $\pm$ 29 abc	91 $\pm$ 8 ab	21 $\pm$ 5 ab	20 $\pm$ 7 a	2 $\pm$ 0.1 a
	<i>E. gracilipes</i>	242 $\pm$ 73 abc	109 $\pm$ 34 ab	38 $\pm$ 11 a	14 $\pm$ 4 ab	2 $\pm$ 0.1 a
	<i>S. adstringens</i>	57 $\pm$ 8 cd	25 $\pm$ 3 bc	6 $\pm$ 1 b	4 $\pm$ 1 b	2 $\pm$ 0.1 a
	<i>S. poliphylum</i>	103 $\pm$ 29 abcd	49 $\pm$ 14 abc	12 $\pm$ 4 ab	4 $\pm$ 1 b	2 $\pm$ 0.1 a
	<i>T. stenocarpa</i>	191 $\pm$ 27 abc	87 $\pm$ 13 ab	30 $\pm$ 5 a	15 $\pm$ 3 a	2 $\pm$ 0.1 a
	Average $\pm$ SE	163 $\pm$ 22 a	72 $\pm$ 10 a	21 $\pm$ 3 a	12 $\pm$ 2 ab	2 $\pm$ 0.1 a
Evergreen	<i>C. suberosus</i>	106 $\pm$ 9 abcd	47 $\pm$ 3 abc	12 $\pm$ 1 ab	7 $\pm$ 2 b	2 $\pm$ 0.1 a
	<i>M. albicans</i>	211 $\pm$ 9 abc	97 $\pm$ 18 ab	29 $\pm$ 4 a	19 $\pm$ 2 a	2 $\pm$ 0.1 a
	<i>M. ligustroides</i>	305 $\pm$ 72 ab	140 $\pm$ 36 a	36 $\pm$ 4 a	26 $\pm$ 3 a	2 $\pm$ 0.1 a
	<i>P. rotundifolia</i>	299 $\pm$ 37 a	130 $\pm$ 19 a	23 $\pm$ 4 ab	18 $\pm$ 2 a	2 $\pm$ 0.1 a
	<i>S. camporum</i>	258 $\pm$ 73 abc	120 $\pm$ 35 ab	22 $\pm$ 5 ab	3 $\pm$ 1 b	2 $\pm$ 0.1 a
	Average $\pm$ SE	236 $\pm$ 26 a	107 $\pm$ 12 a	24 $\pm$ 2 a	14 $\pm$ 2 a	2 $\pm$ 0.1 a

Table 3. Average values ( $\pm$ SE) of distance measured on link base between the kinds of nodes in networks formed by stem, limbs and branches in 15 cerrado tree species. Different letters in columns indicate significant differences ( $p < 0.05$ , Kruskal-Wallis) among species or among leaf phenological groups. Capital letters in the head of columns indicate the distance between kinds of nodes: IF=initial and final node, FF=neighboring final nodes, IE=initial and emission node, and NE=the minimum distance between any regular node and the emission nodes. The number of individuals in each species was five.

Species and average( $\pm$ SE)	Distance on link base between kinds of nodes			
	IF	FF	IE	NE
Deciduous				
<i>A. falcata</i>	6.4 $\pm$ 0.4 de	4 $\pm$ 0.2 cdef	4 $\pm$ 2.0 d	0.7 $\pm$ 0.7 b
<i>A. tomentosum</i>	6.9 $\pm$ 1.0 bcde	6 $\pm$ 1 abcde	7 $\pm$ 1.6 bcd	4.2 $\pm$ 0.9 ab
<i>C. brasiliense</i>	6.0 $\pm$ 0.2 e	4 $\pm$ 0.2 def	4 $\pm$ 0.3 d	2.6 $\pm$ 0.5 ab
<i>D. hispida</i>	6.5 $\pm$ 0.2 de	4 $\pm$ 0.2 cdef	4 $\pm$ 0.5 d	2.4 $\pm$ 0.7 ab
<i>K. variabilis</i>	7.8 $\pm$ 0.5 cde	4 $\pm$ 0.2 f	7 $\pm$ 0.6 cd	1.4 $\pm$ 0.5 b
Average( $\pm$ SE)	7.0 $\pm$ 0.2 c	4 $\pm$ 1 b	6 $\pm$ 0.4 c	2.3 $\pm$ 0.4 b
Semideciduous				
<i>C. sylvestris</i>	9.1 $\pm$ 0.3 bc	6 $\pm$ 1 bc	6 $\pm$ 0.4 cd	3.3 $\pm$ 0.8 ab
<i>E. gracilipes</i>	8.7 $\pm$ 0.2 bc	4 $\pm$ 1 f	7 $\pm$ 0.4 c	2.9 $\pm$ 0.2 ab
<i>S. adstringens</i>	7.6 $\pm$ 0.5 bcde	5 $\pm$ 1 cdef	5 $\pm$ 0.5 cd	3.3 $\pm$ 0.7 ab
<i>S. polyphyllum</i>	8.5 $\pm$ 0.5 bcd	5 $\pm$ 1 cd	7 $\pm$ 1.0 cd	2.8 $\pm$ 0.8 ab
<i>T. stenocarpa</i>	9.2 $\pm$ 0.3 d	4 $\pm$ 1 ef	10 $\pm$ 0.4 abc	3.9 $\pm$ 0.4 ab
Average( $\pm$ SE)	9.0 $\pm$ 0.1 b	4 $\pm$ 1 b	7 $\pm$ 0.2 b	3.3 $\pm$ 0.3 ab
Evergreen				
<i>C. suberosus</i>	7.8 $\pm$ 0.4 bcde	4 $\pm$ 1 cdef	6 $\pm$ 0.7 cd	3.3 $\pm$ 0.5 ab
<i>M. albicans</i>	8.2 $\pm$ 0.2 bc	4 $\pm$ 1 cdef	6 $\pm$ 0.2 cd	2.6 $\pm$ 0.3 ab
<i>M. ligustroides</i>	12.9 $\pm$ 0.5 a	5 $\pm$ 1 cde	11 $\pm$ 0.5 abc	3.3 $\pm$ 1.0 ab
<i>P. rotundifolia</i>	13.3 $\pm$ 0.5 a	7 $\pm$ 1 a	10 $\pm$ 0.5 abc	3.9 $\pm$ 0.5 ab
<i>S. camporum</i>	14.3 $\pm$ 0.5 a	7 $\pm$ 1 ab	13 $\pm$ 1.1 a	7.5 $\pm$ 2.3 a
Average( $\pm$ SE)	12.0 $\pm$ 0.2 a	5 $\pm$ 1 a	9 $\pm$ 0.3 a	4.1 $\pm$ 0.6 a

**Figure 1.** Example of a network with links and nodes representing the stem, limbs, and branches of *Casearia sylvestris*, a semideciduous tree of Cerrado. A) The kinds of nodes were determined by the number of links (emission node, with 4 or more links) and by the position in the network, in the beginning (initial node) or at the end (final node). Those nodes without particular position and with less than 4 links are named regular nodes. B) Distances on links base among different pairs of nodes: IF=between initial and final node, FF=between two final neighboring nodes, IE=between initial and emission node, and NE=minimum distance between any regular node and the emission node. C) Directed relationship: the nodes show only one direction of relationship via links, as the flow of mass in xylem (arrows with one head). D) Non-directed relationship: the nodes show relationships in both possible directions via links, as the flow of mass in phloem (arrows with two heads).

**Figure 2.** The probability of a node has exactly  $k$  links,  $P(k)$ , as a function of the number of links ( $k$ ) in networks representing canopy of 15 studied cerrado tree species. DE=deciduous, SD=semideciduous, EV=evergreen.

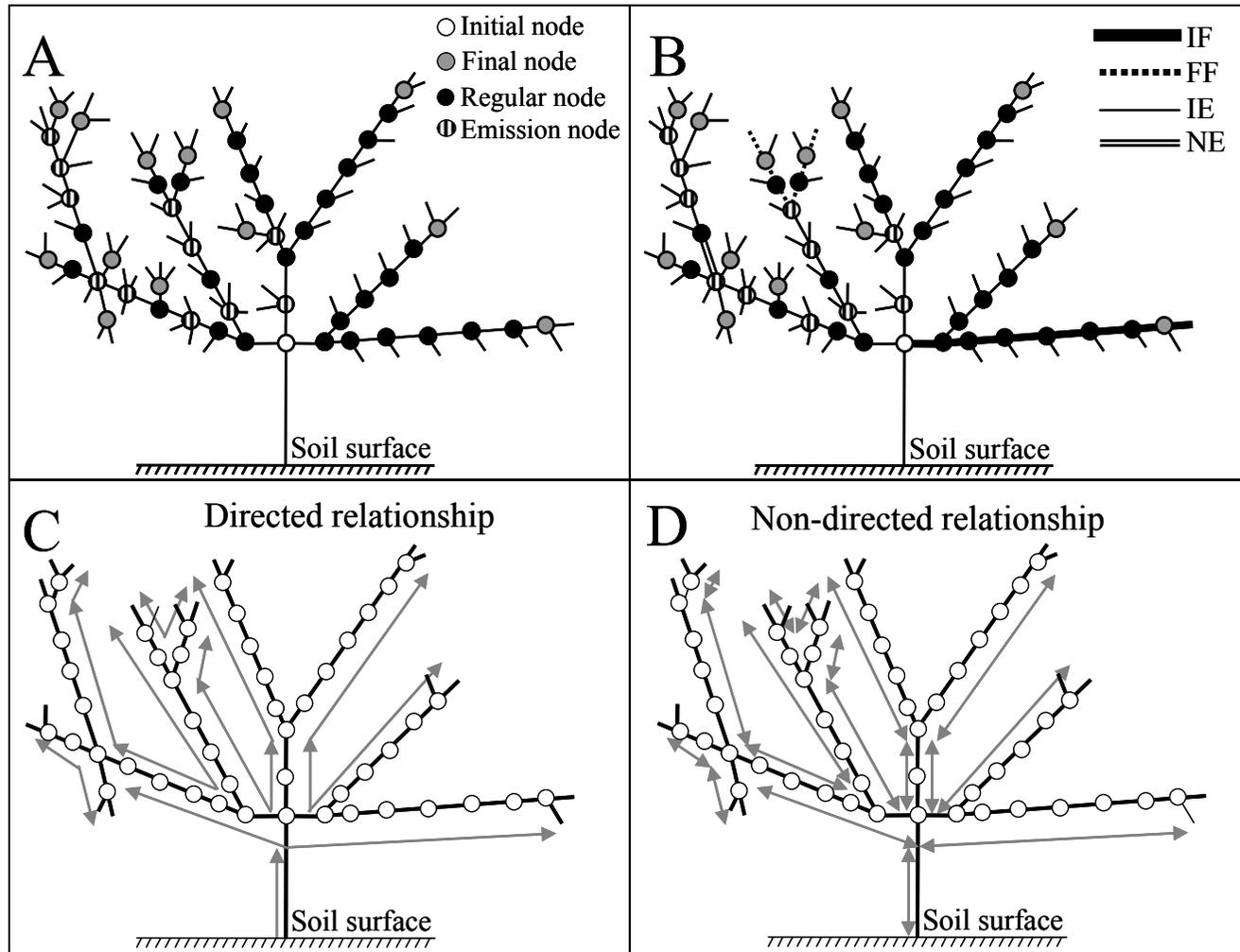


Figure 1

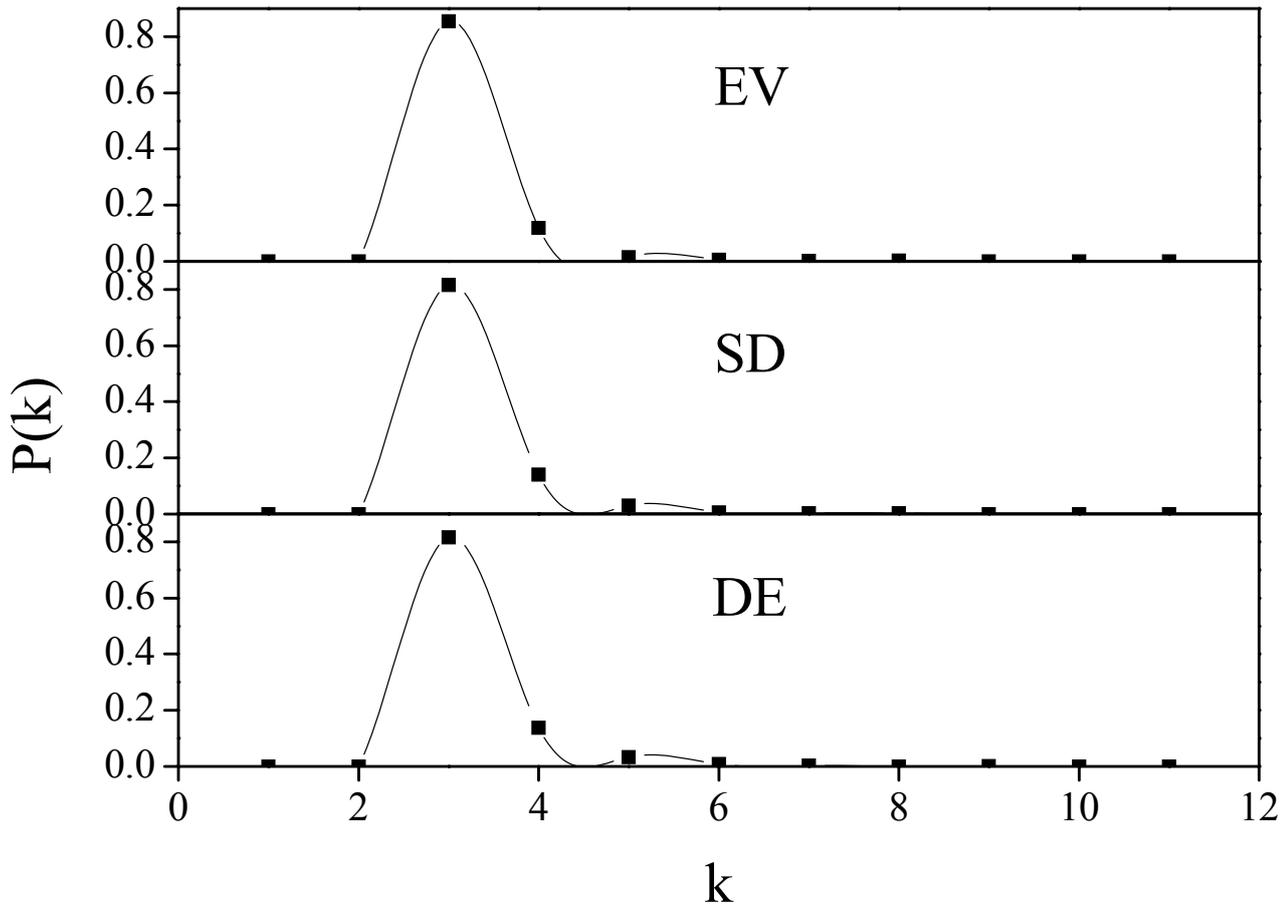


Figure 2

## CONCLUSÕES

- Espécies decíduas de Cerrado apresentaram ramos menos inclinados (plagiotrópicos).
- A intensidade luminosa foi similar para as folhas ao longo do ramo desde a abertura da gema até a senescência da folhagem nas espécies decíduas.
- As folhas ao longo do ramo, nas decíduas, apresentaram similar capacidade fotossintética.
- Espécies de Cerrado semidecíduas e sempreverdes apresentaram os ramos mais eretos (ortotrópicos).
- As folhas no ápice do ramo receberam irradiância solar direta e intensa e as folhas na base do ramo foram fortemente sombreadas nas semidecíduas e sempreverdes.
- As folhas sombreadas na base do ramo apresentaram menor capacidade fotossintética que as folhas distais nas espécies semidecíduas e sempreverdes.
- As espécies semidecíduas e sempreverdes apresentaram menor área foliar individual, menor área foliar por ramo e maior alocação de biomassa em favor do ramo que as espécies decíduas.
- As espécies decíduas apresentaram maior número de folhas por comprimento de ramo e índice de exposição foliar que as espécies semidecíduas e sempreverdes.
- A nova metodologia apresentada para caracterização da arquitetura da parte aérea mostrou-se eficiente e simples para acessar a totalidade da copa em espécies de Cerrado e revelar as diferenças estruturais entre os grupos fenológicos foliares.
- As espécies decíduas apresentaram copas menos segmentadas, com menor número de ramos, de nós regulares, de nós finais e de nós de emissão que as espécies sempreverdes.
- As espécies arbóreas de Cerrado com distintos padrões de deciduidade foliar apresentaram diferentes estruturas de copa, o que pôde ser revelado por meio da inclinação do ramo, da intensidade de segmentação da copa, por meio do número e dos tipos de nós e pelas relações entre ramo e folhagem.
- A diferenciação estrutural da copa das espécies arbóreas do Cerrado foi correspondente ao tipo de deciduidade foliar.
- A inclinação do ramo em cada grupo fenológico foliar está relacionada à capacidade fotossintética das folhas maduras basais e distais em um mesmo ramo.

## CONCLUSIONS

- Deciduous species of Cerrado have slanting (plagiotropic) shoots.
- The irradiance intensity is similar on leaves along the shoots in deciduous species since the bud opening up to the leaf senescence.
- The mature leaves along shoots have same photosynthetic capacity in deciduous species.
- Semideciduous and evergreen species of Cerrado have erect (orthotropic) shoots.
- In semideciduous and evergreen species the leaves at the apex of the shoot receive near the full solar irradiance but the basal leaves are strongly shaded.
- The shaded leaves at the base of the shoots have lower photosynthetic capacity than lit leaves at the apex in semideciduous and evergreen species.
- Semideciduous and evergreen species have lower individual leaf area, lower leaf area per shoot and higher biomass allocation in favor of shoots in comparison to leaves than deciduous species.
- Deciduous species have shoots with higher number of leaves per shoot length and higher index of foliar exposition than semideciduous and evergreen species.
- The new methodology presented for describing the heterotrophic aerial architecture was able to deal with the whole canopy in Cerrado tree species and capable to reveal structural differences across leaf phenological groups.
- Deciduous species have canopies with lower number of shoots and lower number of regular nodes, final nodes and emission nodes than evergreen species.
- Every leaf phenological group in Cerrado tree species have one corresponding canopy structure, which was revealed by the shoot inclination, by ramification intensity, by means the number and different kinds of nodes, and by the shoot-foliage relationships.
- The canopy structural traits in Cerrado tree species is strongly related to leaf deciduousness.
- The shoot inclination in each leaf phenological group is related to the photosynthetic capacity on basal and distal mature leaves in shoots.