

Universidade Federal de São Carlos
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais

“Relações Hídricas e Fotossíntese em Espécies Lenhosas de um
cerrado *stricto sensu* em São Carlos, SP”

Manuel Humberto Cardoza Rojas

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

São Carlos – SP

Março de 2002

ORIENTADOR:



Prof. Dr. Carlos Henrique Britto de Assis Prado

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

C268rh	<p>Cardoza Rojas, Manuel Humberto. Relações hídricas e fotossíntese em espécies lenhosas de um cerrado “stricto sensu” em São Carlos, SP / Manuel Humberto Cardoza Rojas . -- São Carlos : UFSCar, 2002. p.</p> <p>Tese (Doutorado) -- Universidade Federal de São Carlos, 2002.</p> <p>1. Fotossíntese e relações hídricas. 2. Déficit de pressão de vapor. 3. Potencial hídrico foliar. 4. Cerrado. 5. Trocas gasosas. I.Título.</p> <p>CDD: 581.13342 (20^a)</p>
--------	---

AGRADECIMENTOS

A Deus pelas diversas oportunidades que tive para observar o Cerrado, permitindo que eu admirasse essa vegetação. Que meu trabalho sirva para valorizar mais esta área nativa.

Minha esposa e filhas e meus irmãos pelo apoio, dedicação e carinho. Ao Guillermito com muito carinho.

Ao Prof. Dr. Carlos Henrique Britto de Assis Prado, pela orientação, apoio e principalmente pela ajuda dentro e fora do trabalho.

Ao Programa de Pós Graduação PPG-ERN da UFSCar, pela oportunidade de me capacitar.

Aos professores do Departamento de Botânica da UFSCar pela ajuda e orientação na interpretação dos resultados e ao técnico Carlos Casali pela ajuda em laboratório e em campo.

Aos professores do Departamento de Morfofisiologia Vegetal da Universidade Nacional de Píura – Peru pelo ânimo para terminar este trabalho.

Aos chineses Dr. Zhang Wenhui e Senhora Ma Ruiping pela inestimável ajuda na coleta dos dados. Sem os quais este trabalho teria sido impossível.

Aos meus pais Salomon e Teolinda (em memória) pela atenção eterna.

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO.....	I
HIPÓTESES DE TRABALHO.....	II
RESUMO.....	III
ABSTRACT	V
1.0 - CAPÍTULO 1:	
INFLUÊNCIA DAS CONDIÇÕES ATMOSFÉRICAS NO CURSO DIÁRIO DO POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR EM OITO ESPÉCIES LENHOSAS DURANTE AS ESTAÇÕES SECA E CHUVOSA	1
1.1 - RESUMO	1
1.2 - INTRODUÇÃO	2
1.3 - MATERIAIS E MÉTODOS	3
<i>Local, época de estudo e horário das medições</i>	<i>3</i>
<i>Medidas do potencial hídrico foliar, dados meteorológicos e espécies estudadas.....</i>	<i>4</i>
<i>Análise dos dados.....</i>	<i>5</i>

1.4 - RESULTADOS E DISCUSSÃO	6
<i>Condições meteorológicas</i>	6
<i>Valores iniciais de potencial hídrico foliar (Ψ)</i>	9
<i>Valores mínimos (Ψ_{min}) e integrados ($I\Psi$) de potencial hídrico foliar</i>	12
<i>Comparações dos valores de Ψ_{min} obtidos com espécies de savana Norte australiana e espécies esclerófilas de Clima Mediterrâneo</i>	16
1.5 –CONCLUSÕES.....	19
1.6 - BIBLIOGRAFIA	20
2.0 - CAPÍTULO 2:	
DIFERENÇAS SAZONAIS DAS TROCAS GASOSAS E DO POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR ANTES DO AMANHECER E MATINAL EM VINTE E TRÊS ESPÉCIES LENHOSAS.....	25
2.1 - RESUMO	25
2.2 - INTRODUÇÃO	26
2.3 - MATERIAIS E MÉTODOS	27
<i>Espécies estudadas</i>	27
<i>Local , clima e período de obtenção dos dados</i>	28

<i>Obtenção dos valores de trocas gasosas, do potencial hídrico foliar no período da manhã (Ψ), do potencial hídrico foliar antes do amanhecer (Ψ_{aa}) e dos dados meteorológicos.....</i>	30
<i>Justificativa para a seleção do horário de medições de trocas gasosas e do potencial hídrico foliar no período da manhã (10:00 – 11:30 hs)</i>	31
<i>Análise dos dados.....</i>	32
2.4 - RESULTADOS E DISCUSSÃO	32
<i>Condições meteorológicas</i>	32
<i>Valores de Ψ_{aa}, Ψ, A, E, EUA, e da razão C_i/C_e.....</i>	35
2.5 – CONCLUSÕES.....	41
2.6 - BIBLIOGRAFIA	41

Apresentação

O cerrado serviu como objeto para os primeiros estudos de ecofisiologia vegetal no Brasil, no início da década de 40 do século passado. Foi nessa época que pesquisadores europeus realizaram as primeiras medidas de transpiração utilizando balança de torção. As primeiras observações indicaram que a maioria das plantas lenhosas do cerrado não restringiam a transpiração mesmo na época seca. Esta tese foi mantida até a década de 80, quando com o uso de novos equipamentos (em especial o porômetro e a bomba de Scholander), pesquisadores brasileiros obtiveram resultados que contradiziam a tese da livre transpiração. Já no final do século passado havia um conjunto de trabalhos publicados que demonstravam que o fechamento estomático (menores valores de condutância estomática sob maiores demandas evaporativas do ar) controlava o balanço hídrico das plantas lenhosas de cerrado na época seca. Estes últimos resultados demonstrando um controle sobre a transpiração têm sido confirmados em estudos mais recentes no início deste século utilizando outros tipos de equipamentos como o medidor de fluxo de seiva.

No presente trabalho, objetivou-se caracterizar em um cerrado *stricto sensu* o balanço hídrico, de carbono e as respostas de 23 plantas lenhosas em relação às condições atmosféricas através de medidas do potencial hídrico foliar (em cursos diários e em medidas pontuais durante o dia) e das trocas gasosas (vapor de água e CO₂ gasoso) entre a folha e a atmosfera nas estações seca e chuvosa. Procurou-se não só constatar os efeitos da seca (estresse hídrico) mas também o significado das respostas da planta para o balanço hídrico, o balanço de carbono e como estas respostas podem manter ou aumentar a eficiência de utilização da água disponível sob condições sazonais contrastantes.

Hipóteses de trabalho

Na seca de inverno os valores de potencial hídrico foliar não são tão afetados como na estação chuvosa pelas condições atmosféricas no curso do dia na vegetação do cerrado *stricto sensu*. Assim, a seca deve promover uma resposta capaz de manter o estado hídrico foliar sob condições atmosféricas mais estressantes no curso do dia.

Uma diminuição dos valores de trocas gasosas na época seca nas espécies lenhosas poderia manter o estado hídrico foliar (potencial hídrico) e o compromisso entre o balanço hídrico e o de carbono (*e.g.* manutenção dos valores de eficiência realizada do uso da água) após as primeiras horas da manhã, quando as condições atmosféricas passam a ser mais estressantes.

Resumo

Neste trabalho foram obtidos valores de potencial hídrico antes do amanhecer (Ψ_{aa}) inicial (Ψ_i) e matinal (Ψ , entre 10:00 e 11:30 h), e valores matinais de trocas gasosas entre a folha e a atmosfera nas estações seca e chuvosa em espécies lenhosas de um cerrado *stricto sensu* localizado na região Sudeste do Brasil, estado de São Paulo, no município da cidade de São Carlos (21°58'S-47°52'W, 850 m de altitude). Oito espécies foram estudadas obtendo-se valores de potencial hídrico foliar Ψ_1 durante dois cursos diários na estação chuvosa e dois cursos diários na estação seca. Na estação chuvosa as condições meteorológicas foram relativamente semelhantes quanto aos valores máximos de temperatura, número de horas de brilho solar e déficit de pressão de vapor (DPV). No entanto as espécies estudadas apresentaram valores médios de potencial hídrico mínimo Ψ_{min} e integrado ($I\Psi$) diferentes. Na época seca os valores máximos de temperatura, número de horas de brilho solar e DPV foram distintos entre os cursos diários mas não houve diferenças entre os valores médios de Ψ_{min} e $I\Psi$. As condições impostas na época seca (principalmente um estresse hídrico moderado na rizosfera) podem ter provocado uma reação diferenciada desde o início do dia, promovendo o fechamento estomático e evitando maiores variações do estado hídrico foliar mesmo sob valores de DPV duas vezes maiores em relação à época chuvosa. Ainda neste âmbito foram comparados os valores médios de Ψ_{min} com os valores obtidos em outros ecossistemas (savanas Norte australianas e vegetação de Clima Mediterrâneo). Devido à uma precipitação mais elevada e distribuída de maneira mais uniforme durante o ano na área ocupada pelo cerrado, e a capacidade de manutenção do estado hídrico foliar na seca, as espécies lenhosas do cerrado *stricto sensu* apresentaram os maiores valores de Ψ_{min} , seguidas pela espécie de savana Norte australiana e, com os menores valores de Ψ_{min} , as espécies de Clima Mediterrâneo. As suposições iniciais tentando explicar os diferentes comportamentos de Ψ_{min} e $I\Psi$ entre as estações seca e chuvosa foram confirmadas no capítulo 2. Neste segundo e último capítulo foram medidos os valores de trocas gasosas em 23 espécies lenhosas: fotossíntese líquida (A), condutância estomática (gs), transpiração (E) e concentração interna de CO₂ na câmara subestomática (Ci). Todas as 23 espécies estudadas (incluindo as 8 do capítulo 1)

apresentaram valores bem mais reduzidos de gs na época seca (78% de redução, em média), confirmando que na estiagem de inverno há uma redução acentuada dos valores de gs capazes de diminuir a transpiração matinal em 33% devido a um fechamento estomático (redução de gs sob maiores valores de DPV). Devido a uma abertura média menor do poro do aparato estomático ocorreu também um aumento da resistência à difusão do CO₂ atmosférico para a câmara subestomática, diminuindo a oferta de substrato (CO₂) para a fotossíntese. Este fato pode explicar, em parte, a diminuição (-35%) dos valores de A na época seca. Como os valores médios de A e E diminuíram proporcionalmente, a eficiência do uso da água assumiu valores equivalentes para as duas estações. No capítulo 2 é proposto um diagrama onde são destacados os principais eventos causais e as respostas fisiológicas mais prováveis para as espécies estudadas sob as condições de seca no cerrado *stricto sensu*.

Abstract

Values of pre dawn, initial, and morning (between 10:00-11:30 h) leaf water potential (Ψ_{aa} , Ψ_i , and Ψ , respectively), and morning leaf gas exchange were obtained during wet and dry seasons in woody species of cerrado *stricto sensu* vegetation located at Southeast of Brazil, in São Carlos municipality (21°58'S-47°52'W, 850 m a.s.l.). At first eight species were studied measuring the leaf water potential during daily courses in dry and wet seasons. Two daily courses were carried out per season. In wet season the meteorological conditions were similar between the daily courses, when the maximum air temperature, vapor pressure deficit (VPD) and the total hours of direct solar radiation values were equivalent. Notwithstanding, the studied species showed different mean values of minimum (Ψ_{min}) and integrated ($I\Psi$) leaf water potential between the daily courses. In dry season the values of maximum temperature, VPD and the total hours of direct solar radiation values were much more different between the daily courses but there were not significant differences between Ψ_{min} and $I\Psi$ mean values. The conditions at dry season (specially a moderate water stress at the rizosphere) could induce one distinct reaction since the early morning, promoting stomatal closing and avoiding great alterations in leaf water status. In chapter 1 were compared the average values of Ψ_{min} among cerrado *stricto sensu* vegetation, Northern Australian savanna and Mediterranean Climate Vegetation. Because the rainfall is greater and more constant during the year in cerrado, and by reason of their woody species are able to cope the leaf water status during dry season, the values of Ψ_{min} in cerrado were lower than Australian savanna (Mediterranean vegetation showed the lowest Ψ_{min}). The results in chapter 2 confirmed the initial explanations in chapter 1 about the differences in Ψ_{min} and $I\Psi$ in wet and dry seasons. In chapter 2 there are presented results of leaf gas exchange in 23 woody species: net photosynthesis (A), stomatal conductance (gs), transpiration (E), and sub stomatal CO₂ concentration (Ci). All species studied (including those in chapter 1) showed reduced values of gs in dry season (78% on average basis) confirming that during the winter drought occurs sharp reduction of gs. This reduction was able to decrease the E values (-33%) due to the stomatal narrowing (lower values of gs under high values of VPD). It was probably responsible to increase

the resistance for CO₂ incoming to sub stomatal chamber, lowering the CO₂ concentration available to photosynthesis. It could explain, at least in part, the lower mean A values under drought condition. Because A and E values decreased proportionally (around 32%), the water use efficiency mean values were kept equivalent during dry and wet seasons. In chapter 2 is proposed a diagram where are pointed out the principal causal events and the probable physiological responses for cerrado woody species under dry season.

Relações Hídricas e Fotossíntese em Espécies Lenhosas de um cerrado *stricto sensu* em São Carlos, SP

1.0 - Capítulo 1:

Influência das condições atmosféricas no curso diário do potencial hídrico foliar em oito espécies lenhosas durante as estações seca e chuvosa

1.1 - RESUMO

A média dos valores mínimos (Ψ_{\min}) e integrados ($I\Psi$) do potencial hídrico foliar foram diferentes ($p < 0,05$) para oito espécies lenhosas na estação chuvosa em cursos diários com diferenças de 1,0 °C, 0,3 h e 0,4 kPa nos valores máximos de temperatura, horas de brilho solar e déficit de pressão de vapor (DPV), respectivamente. Na estação seca não houve diferença significativa entre as médias de Ψ_{\min} e $I\Psi$ em cursos diários com maiores diferenças nos valores máximos de temperatura, horas de brilho solar e DPV: 3,0°C, 6,1 h, e 1,5 kPa, respectivamente. Assim, a menor disponibilidade de água na época seca provocou uma resposta diferenciada capaz de manter o estado hídrico foliar mesmo sob condições atmosféricas mais estressantes. Os valores médios do potencial hídrico no início do dia (Ψ_i) foram menores na estação seca mas indicaram boa disponibilidade de água na rizosfera para todas as espécies estudadas ($\Psi_i \geq -0,58$ MPa). Os valores de Ψ_{\min} obtidos na seca (entre -0,83 e -2,7 MPa) foram menos negativos que os valores observados em espécies lenhosas de savana Norte australiana ou de Clima Mediterrâneo devido às condições hídricas relativamente mais favoráveis no bioma cerrado e à capacidade de manutenção do estado hídrico foliar das espécies lenhosas estudadas.

Palavras chave: cerrado, déficit de pressão de vapor, horas de brilho solar, potencial hídrico foliar mínimo e integrado

1.2 - INTRODUÇÃO

O cerrado ocupa cerca de 23 % do território brasileiro, onde podem ser encontradas várias espécies com folhas coriáceas consideradas esclerófilas (Arens, 1958, Goodland e Ferri, 1979). Os solos do bioma cerrado são distróficos, com baixos valores de pH, baixa disponibilidade de cálcio e magnésio e alto conteúdo de alumínio (Rizzo *et al.*, 1971; Lopes e Cox, 1977; Goodland e Pollardy, 1983; Furley e Ratter, 1988).

O clima da região que o bioma cerrado ocupa é nitidamente sazonal, com períodos secos geralmente de abril a setembro e precipitação e temperatura anual médias entre 1300-1600 mm e 20,1 °C, respectivamente (Ribeiro e Walter, 1998). A precipitação na maior parte do bioma cerrado é igual ou mais elevada em relação às savanas tropicais Norte australianas, apresentando também uma distribuição pluviométrica mais homogênea durante o ano (Nix, 1983). Em relação à vegetação esclerófila de Clima Mediterrâneo, a região ocupada pelo bioma cerrado apresenta geralmente o dobro da precipitação total anual, com uma distribuição também mais homogênea ao longo do ano e temperaturas médias menores durante a estiagem (Nix, 1983; Nahal, 1981). Durante a estiagem de inverno no cerrado os valores médios de temperatura e de umidade relativa são menores (Rizzo *et al.*, 1971; Franco, 2002) mas os valores máximos de déficit de pressão de vapor na época chuvosa (próximos às 14:00 h) podem ser tão elevados como os da época seca (3 kPa, Franco, 1998; Meinzer *et al.*, 1999).

Devido a alta demanda evaporativa do ar na época seca, os valores de potencial hídrico das camadas superficiais do solo (Ψ_s) diminuem significativamente no cerrado *stricto sensu*. Até a profundidade de 60 cm, os valores de Ψ_s ultrapassam $-1,50$ MPa no pico da estação seca (Franco *et al.*, 1996). No entanto, os valores de Ψ_s estão geralmente acima de $-1,5$ MPa em profundidades maiores que 0,85 m, mesmo no auge da estação seca (Franco, 1988, com medições em 1994; Franco 2002, medições durante 1996 e 1997; Bucci *et al.* 2002, medições em 1997). Mesmo em anos atípicos extremamente secos, praticamente sem chuvas durante 5 meses, os valores de potencial hídrico do solo não ultrapassaram $-1,75$ MPa em horizontes abaixo de 0,85 m (Franco 2002).

Vários autores obtiveram valores de potencial hídrico foliar mínimo (Ψ_{\min}) menores ou iguais que $-1,75$ MPa na época seca para espécies lenhosas do cerrado (Perez e Moraes, 1991; Franco, 1998; Jackson *et al.*, 1999; Naves-Barbiero *et al.*, 2000). Como as espécies lenhosas adultas do cerrado alcançam facilmente as camadas do solo mais profundas que 0,85 m (Rawistcher *et al.*, 1943; Ferri 1980; Jackson *et al.*, 1999) estas espécies poderiam ter um acesso à água de forma a poder transpirar livremente como propuseram os primeiros trabalhos sobre as relações hídricas de espécies lenhosas do cerrado (Rawistscher, 1948; Ferri, 1955; Goodland e Ferri, 1979). No entanto, a livre transpiração para a maioria das espécies lenhosas do cerrado não foi confirmada por trabalhos posteriores (Moraes *et al.*, 1989; Perez e Moraes, 1991; Franco, 1998).

O presente trabalho teve como objetivo a caracterização dos valores de potencial hídrico foliar (Ψ) em oito espécies lenhosas adultas de um cerrado *stricto sensu* crescendo sob condições naturais na época seca e na época chuvosa. Procurou-se detectar os efeitos dos fatores atmosféricos sobre os valores de Ψ em cursos diários em uma mesma estação mas com distintas condições meteorológicas. Os resultados obtidos dos valores de Ψ no início do dia (Ψ_i) e próximo ao meio dia (Ψ_{\min}) foram comparados com resultados obtidos em outros biomas (savana tropical Norte australiana e vegetações esclerófilas de Clima Mediterrâneo) objetivando identificar os fatores climáticos causais e as possíveis respostas à seca que condicionam diferentes valores de Ψ_{\min} sob condições naturais na vegetação do cerrado *stricto sensu*.

1.3 - MATERIAIS E MÉTODOS

Loca, época de estudo e horário das medições

As espécies estudadas se encontravam crescendo sob condições naturais na reserva de cerrado da Universidade Federal de São Carlos, município de São Carlos, estado de São Paulo, Brasil ($21^{\circ}58'S-47^{\circ}52'W$, 850 m de altitude). O clima da região é nitidamente sazonal, apresentando dois períodos muito distintos, um inverno seco e um verão chuvoso. Este clima pode ser caracterizado, segundo a classificação de Koeppen, como entre Aw e Cwa, com as seguintes temperaturas e precipitações médias anuais:

18,1°C durante o mês mais frio e 23,1°C durante o mês mais quente; 24 mm durante os meses mais secos e 286 mm durante os meses mais úmidos (Tolentino, 1967).

Um poço distante 100 m dos indivíduos estudados foi escavado no intuito de se verificar a altura do lençol freático, o qual se encontrava a 10 m de profundidade na época seca. Os indivíduos selecionados estavam distantes entre si no máximo 30 m e cresciam sobre um solo Latossolo distrófico, franco arenoso (65% da textura como areia), acidez elevada (pH = 3,9), e baixos teores de P, K, Ca e Mg (Paula, 2002).

O acompanhamento dos cursos diários do potencial hídrico foliar foram realizados na estação chuvosa (em 18 de janeiro de 1997 e 20 de março de 1997) e na estação seca (em 24 e 26 de agosto de 1997). O horário compreendido em cada curso diário foi entre as 07:00 e 18:00 h (horário solar). Foi considerado como valor inicial do potencial hídrico foliar (Ψ_i) as medições realizadas entre 07:00 e 09:00 h.

Medidas do potencial hídrico foliar, dados meteorológicos e espécies estudadas

O potencial hídrico foliar (Ψ) foi medido com o auxílio de uma bomba de pressão (modelo 3005, Santa Barbara Soil Moisture, Santa Barbara, USA). As médias e o desvio padrão dos valores de Ψ para cada horário, em cada espécie estudada, foram obtidas após três medições em folhas ou folíolos expandidos na estação chuvosa e (devido a menor disponibilidade de folhas) após duas medições na estação seca. Em cada espécie o mesmo indivíduo foi utilizado durante a época seca e a época chuvosa. As medidas foram realizadas em intervalos, em média, de uma hora e vinte minutos. As folhas foram cortadas na inserção do pecíolo com o ramo e colocadas rapidamente na bomba de pressão para evitar perda de água por transpiração. As folhas ou folíolos utilizados não apresentavam sinais de herbivoria ou senescência e estavam expostos diretamente à radiação solar (folhas ou folíolos de sol). Em todos os indivíduos selecionados foi observada pelo menos uma vez a floração, portanto, estes indivíduos já eram adultos na época de medições.

Os dados meteorológicos da precipitação acumulada e dos valores máximos mensais do déficit de pressão de vapor (DPV) durante os cursos diários foram obtidos através da estação meteorológica número 83726 do Instituto Nacional de Meteorologia.

Esta estação estava situada 3 km distante do local onde cresciam as oito espécies lenhosas estudadas.

Foram estudadas as seguintes espécies lenhosas adultas crescendo em condições naturais: *Bauhinia rufa* (Bongard) Stendel (Caesalpinaceae) decídua ; *Campomanesia xanthocarpa* Berg. decídua (= *Campomanesia aromatica* Griseb) (Myrtaceae); *Didymopanax vinosum* March (Araliaceae) sempre verde; *Erythroxylum suberosum* St. Hill (Erythroxylaceae) semidecídua; *Gochmatia floribunda* Cabrera (Asteraceae) semidecídua; *Piptocarpha rotundifolia* Baker (Asteraceae) sempre verde; *Roupala montana* Aubl (Proteaceae) brevedecídua; *Tibouchina stenocarpa* (DC.) Cogn. (Melastomataceae) semidecídua.

As espécies *B. rufa*, *C. xanthocarpa*, *G. floribunda*, *P. rotundifolia*, e *T. stenocarpa*, pertencem às principais famílias do cerrado listadas por Mendonça *et al.*, (1998). A espécie *D. vinosum* é considerada uma das principais espécies arbustivas do cerrado (Heringer *et al.*, 1977), o mesmo acontecendo para *E. suberosum* (Ferri, 1980). A espécie *R. montana* tem ampla distribuição no bioma cerrado (Ratter e Dargie, 1992; Felfili e da Silva Jr, 1993).

Análise dos dados

Os valores médios do potencial hídrico mínimo (Ψ_{\min}) e potencial hídrico integrado ($I\Psi$) para cada curso diário foram previamente testados quanto à ocorrência de distribuição normal dos dados através do teste de Kolmogorov-Smirnov (Zar, 1999). Após a verificação da normalidade as médias foram comparadas através de uma análise de variância de uma entrada ($p < 0,05$). Os valores integrados de Ψ ($I\Psi$) em cada curso diário foram calculados utilizando-se o programa Microcal Origin versão 3.5, Microcal Software, Inc.. Northampton, MA, USA.

1.4 - RESULTADOS E DISCUSSÃO

Condições meteorológicas

Na Fig. 1 são apresentados os dados meteorológicos de precipitação mensal e temperatura média no ano de 1997. Há apenas um mês sem precipitação (agosto). A ausência de precipitação durante apenas um mês pode ser considerada comum para a

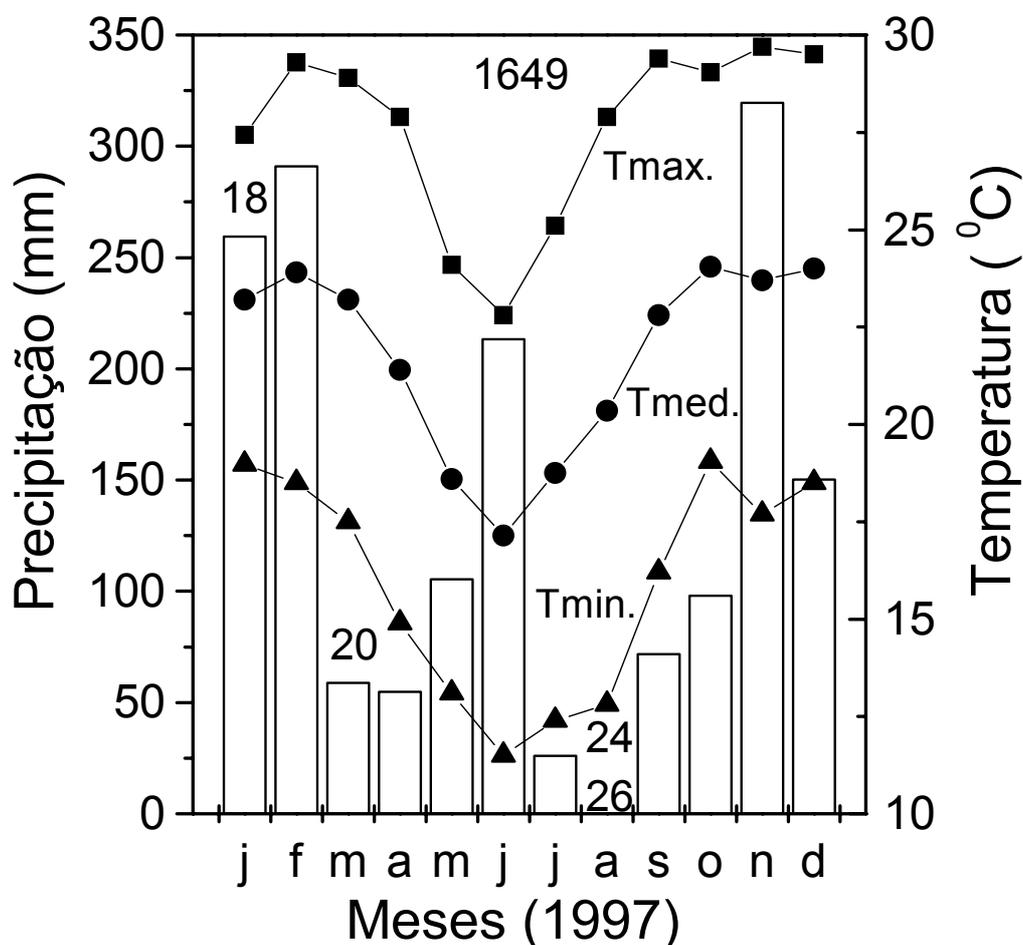


Figura 1 – Total da precipitação mensal e médias mensais das temperaturas máxima (Tmax.), média (Tmed.), e mínima (Tmin.) durante o ano de 1997, quando foram realizados os cursos diários de potencial hídrico em oito espécies lenhosas de cerrado crescendo sob condições naturais. O número no topo do gráfico representa o total acumulado da precipitação no ano e os números acima das colunas representam os dias do mês que foram realizados os cursos diários.

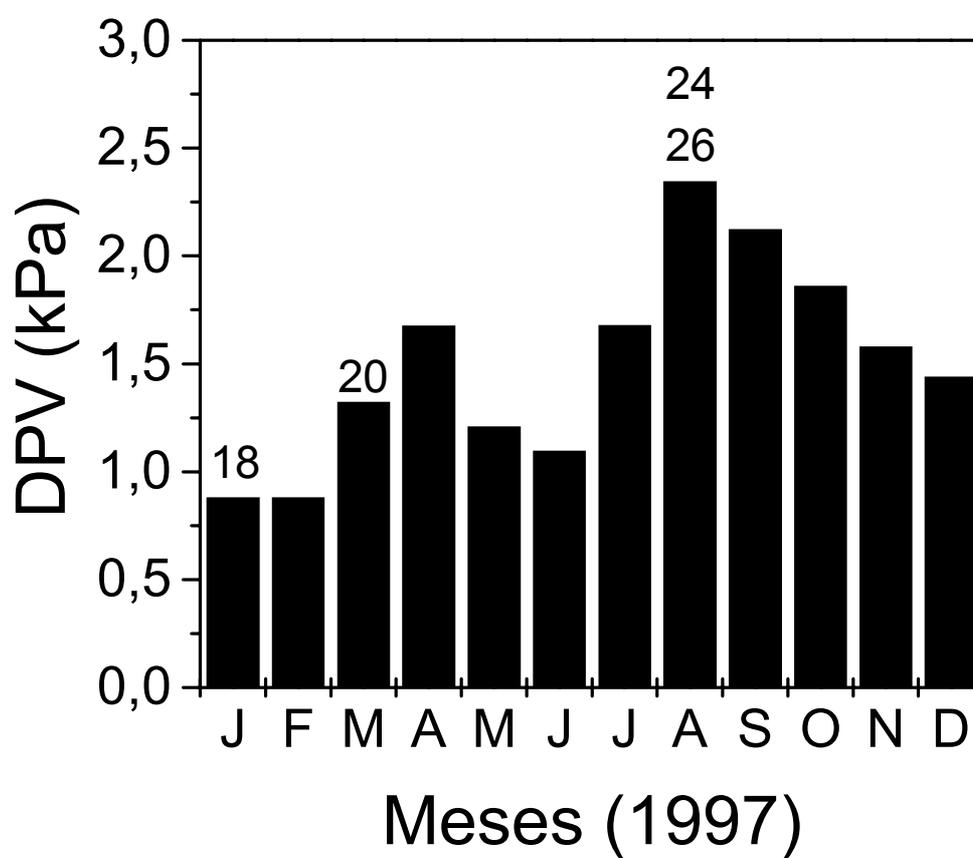


Figura 2 – Média dos valores mensais máximos (medidos às 15:00 h) do déficit de pressão de vapor (DPV) durante o ano de 1997. Os números acima das colunas indicam os dias dos meses em que foram realizados os cursos diários de potencial hídrico foliar.

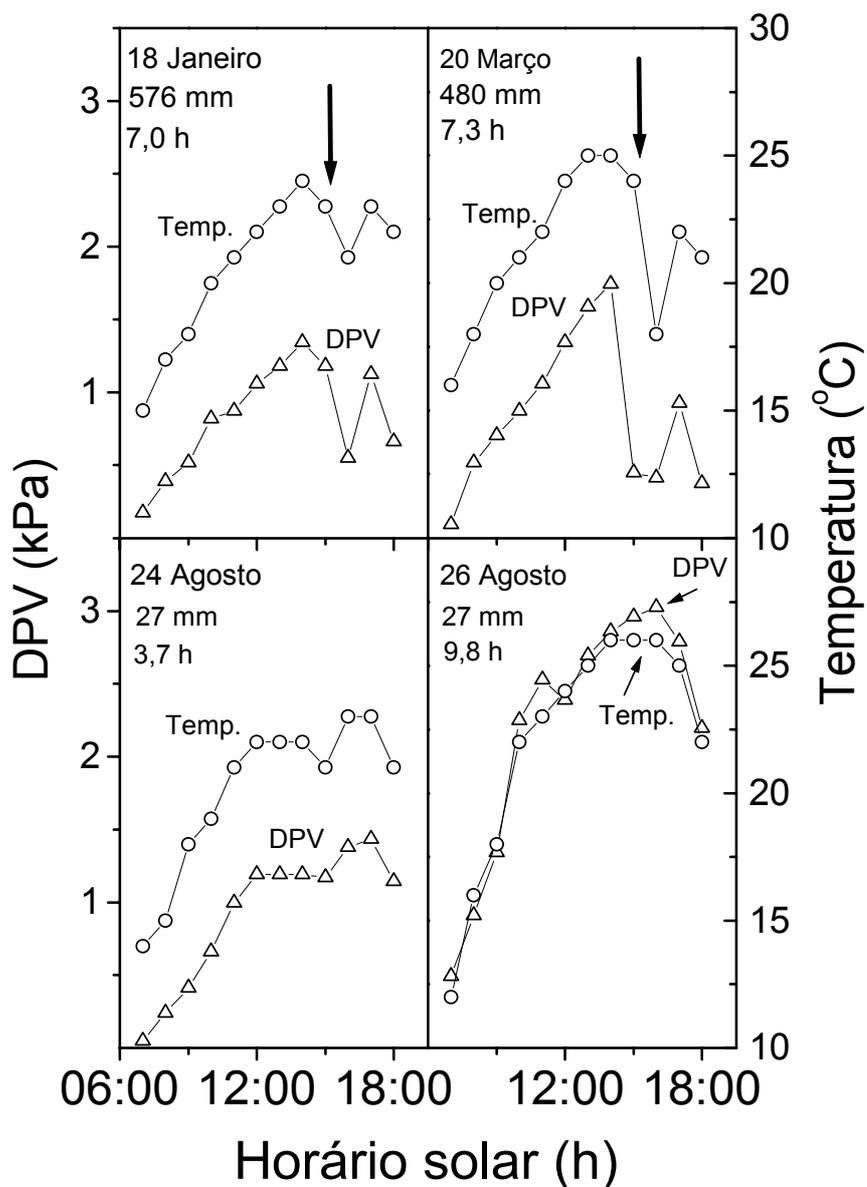


Figura 3 – Dados meteorológicos momentâneos durante os cursos diários do potencial hídrico foliar realizados na estação chuvosa (acima, 18 de janeiro e 20 de março de 1997) e na estação seca (abaixo, 24 e 26 de agosto de 1997). As setas maiores indicam ocorrência de precipitação (0,30 mm) às 14:00 h. Os números no canto superior esquerdo representam a precipitação acumulada 60 dias antes (mm) e o número de horas de brilho solar em cada curso diário (h).

região de São Carlos. Observando os dados de 1990 a 2000 registrados na estação meteorológica 83726 houve ausência de precipitação durante apenas um mês em 6 anos e em 5 anos não houve nenhum mês sem chuvas. A média do valor máximo do déficit de pressão de vapor (registrado às 15:00 h) foi sempre menor que 2,5 kPa durante todo o ano de 1997, mesmo na estação seca (Fig. 2).

Na estação chuvosa a precipitação acumulada 60 dias antes dos cursos diários de Ψ foi, em média, 19 vezes maior que na estação seca (Fig. 3). Na estação chuvosa os cursos diários de 18 de janeiro e 20 de março apresentaram as seguintes diferenças nos valores máximos de temperatura, horas de brilho solar e déficit de pressão de vapor (DPV): 1,0°C, 0,3 h e 0,4 kPa, respectivamente. Na estação seca, estas diferenças para os cursos diários em 26 e 24 de agosto são maiores em relação à temperatura, horas de brilho solar e DPV: 3,0°C; 6,1 h e 1,5 kPa, respectivamente (Fig. 3).

Valores iniciais de potencial hídrico foliar (Ψ_i)

Os valores iniciais de Ψ_i para as espécies estudadas nos cursos diários na época chuvosa no início da manhã são mais próximos de zero que os valores na época seca (Figs. 4 e 5). No entanto, os valores de Ψ_i na época seca (média $\geq -0,58$ MPa) não representam uma situação de estresse hídrico no início da manhã para o conjunto das espécies estudadas. O valor mais negativo de Ψ_i foi observado em *Gochnatia floribunda* (-1,15 MPa em 24 de agosto). Prior *et al.* (1997) estudando o balanço hídrico e de carbono de espécies lenhosas de savana no Norte da Austrália definiram os períodos úmido, de transição e seco durante o ano através dos valores do potencial hídrico antes do amanhecer: $>-0,5$ MPa para períodos úmidos, entre -1,5 e -0,5 MPa para períodos de transição e $<-1,5$ MPa representando períodos secos. Tendo como referência estes limites, todas as espécies estudadas não se encontravam sob estresse hídrico mesmo após o amanhecer. Estes resultados evidenciaram uma boa disponibilidade de água na rizosfera e uma efetiva recuperação noturna do estado hídrico foliar mesmo na estiagem de inverno para as oito espécies estudadas.

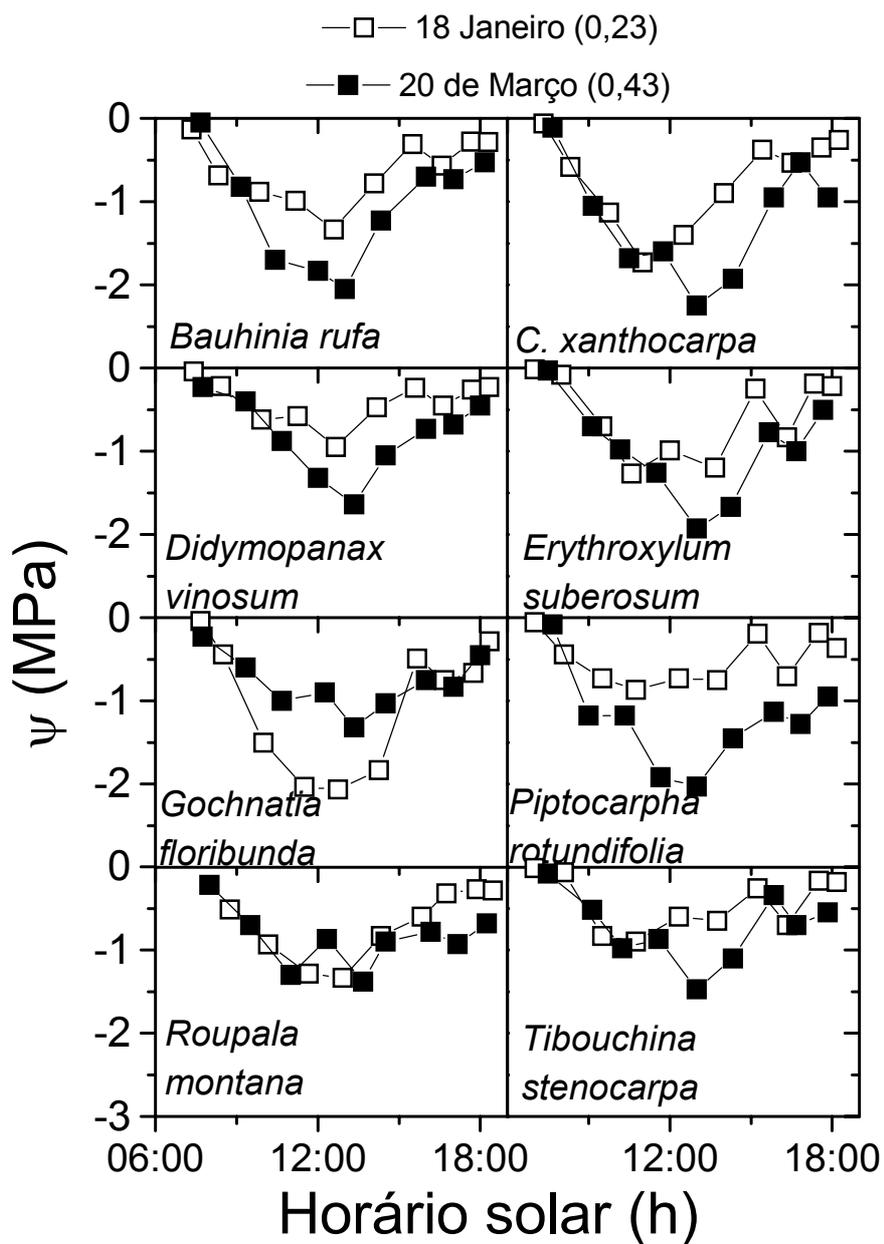


Figura 4 – Curso diário do potencial hídrico foliar de oito espécies lenhosas adultas de um cerrado *stricto sensu* crescendo sob condições naturais na estação chuvosa, quando as diferenças dos valores máximos de temperatura, horas de brilho solar e déficit de pressão de vapor entre os cursos diários foram 1,0 °C; 0,3 h e 0,4 kPa, respectivamente. Os números entre parênteses no topo representam o maior valor do desvio padrão encontrado em cada dia.

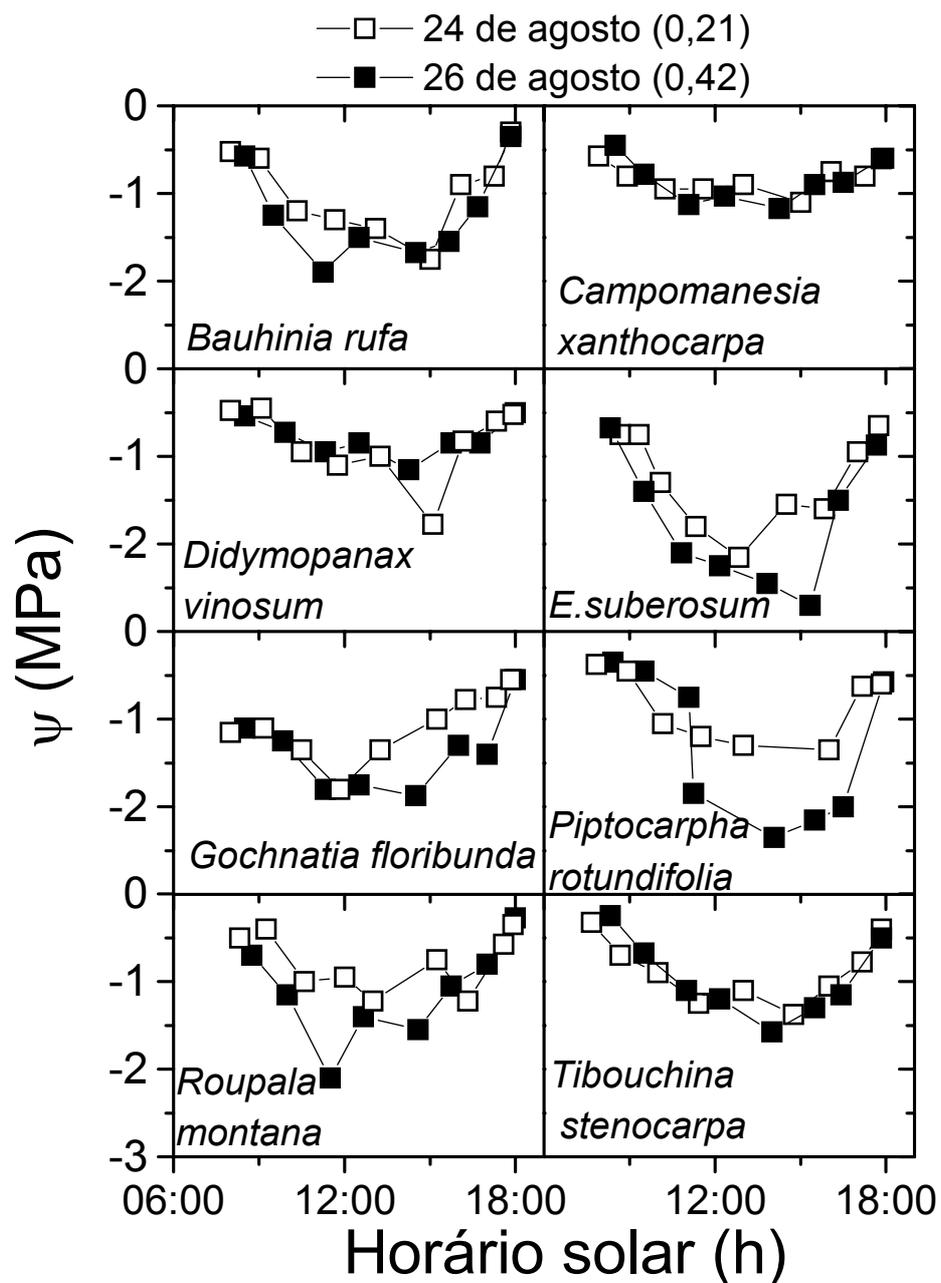


Figura 5 – Curso diário do potencial hídrico foliar de oito espécies lenhosas adultas de um cerrado *stricto sensu* crescendo sob condições naturais na estação seca, quando as diferenças dos valores máximos de temperatura, horas de brilho solar e déficit de pressão de vapor entre os cursos diários foram 3,0°C; 6,1 h e 1,5 kPa, respectivamente. Os números entre parênteses no topo representam o maior valor do desvio padrão encontrado em cada dia.

O capítulo 2 deste trabalho apresenta valores de potencial hídrico para 23 espécies lenhosas crescendo em um cerrado *stricto sensu*. Antes do amanhecer os valores de potencial hídrico foram maiores que -0,50 MPa em 18 espécies. Das 5 espécies que ultrapassam o valor de -0,5 MPa, 4 delas não alcançaram -0,6 MPa e somente em *Gochnatia floribunda* o valor foi de -0,9 MPa na época seca. Meinzer *et al.* (1999) estudaram a transpiração de 5 espécies lenhosas no cerrado em Brasília (região central do Brasil) e obtiveram pequenas diferenças (entre 0,10 e 0,25 MPa) nos valores de potencial hídrico antes do amanhecer comparando a época seca com a época chuvosa, sendo o valor mais negativo igual a -0,60 MPa. Estes valores de potencial hídrico antes do amanhecer (capítulo 2) e os valores no início da manhã nos 4 cursos diários (Figs. 4 e 5) confirmam que as condições edáficas do solo do cerrado *stricto sensu* se caracterizam como úmidas, com boa disponibilidade de água na rizosfera para plantas lenhosas adultas durante todo o ano. Assim, como concluíram Meinzer *et al.*, 1999, o substrato *per se* provavelmente não é o maior fator limitante para a transpiração nas espécies lenhosas de cerrado durante o ano.

Valores mínimos (Ψ_{min}) e integrados ($I\Psi$) do potencial hídrico foliar

Apesar de diferenças meteorológicas momentâneas menores entre os cursos diários da época chuvosa, os valores médios de Ψ_{min} e $I\Psi$ entre as espécies estudadas foram distintos (Tabs. 1 e 2). Porém, na estação seca, não há diferença significativa de valores de Ψ_{min} ou de $I\Psi$ médio entre os cursos diários (Tab. 2), mesmo sob maiores diferenças nas condições de temperatura, horas de brilho solar e DPV. Estes resultados demonstram que os cursos diários na época seca foram similares e os da época chuvosa diferentes não só em um ponto importante (Ψ_{min}) mas durante todo o dia ($I\Psi$) para o conjunto das espécies estudadas. A comparação dos valores médios de Ψ_{min} e $I\Psi$ entre cursos diários em distintas estações evidenciou ou não diferenças significativas, independentemente das condições meteorológicas momentâneas (Tabs. 1 e 2) ou da precipitação acumulada (Fig. 3). Assim, a comparação dos valores de $I\Psi$ e de Ψ_{min} entre estações não evidencia claramente uma resposta diferenciada para o conjunto das oito espécies na época seca.

Portanto, na época chuvosa, os fatores atmosféricos momentâneos podem determinar o estado hídrico foliar em diferentes cursos diários, apesar de na época seca os valores de DPV, temperatura e horas de brilho solar alcançarem valores máximos mais elevados. Uma maior demanda evaporativa do ar na época seca causaria maiores valores de transpiração (E) no local de estudo. No entanto, há uma diminuição ou manutenção dos valores de E na época seca devido a uma acentuada redução da condutância estomática (gs) em praticamente todas as espécies lenhosas de cerrado até agora estudadas (17 espécies em Moraes e Prado, 1998; e 23 espécies no capítulo 2). A redução dos valores de gs em espécies lenhosas de cerrado na época seca também foi observada por Moraes *et al.*, 1989 (6 espécies), Perez e Moraes, 1991 (3 espécies) e Mattos *et al.*, 1997 (2 espécies). Assim, valores menores de gs seriam efetivos também para a manutenção dos valores de Ψ_{\min} e $I\Psi$ no cerrado *stricto sensu* na época seca, mesmo sob condições atmosféricas mais adversas que na época chuvosa (como sugerido no diagrama do capítulo 2). No entanto, esta manutenção do estado hídrico foliar na época seca pode ocorrer sob valores mais negativos de Ψ_i (Figs. 4 e 5), de Ψ_{\min} e $I\Psi$ (Tabs. 1 e 2, em 26 de agosto).

Na época seca os valores de potencial hídrico do solo no cerrado *stricto sensu* estão acima de -1,0 MPa (Franco, 1998) ou de -1,5 MPa (Franco *et al.*, 1996) para camadas inferiores a 60 cm. O sistema radicular das espécies adultas lenhosas do cerrado alcançam facilmente esta profundidade de 60 cm (Rawischer *et al.*, 1943; Ferri, 1980; Jackson *et al.*, 1999). Somente plantas lenhosas jovens do cerrado apresentam sistema radicular limitado às camadas de solo entre 40 e 60 cm (Rizzini e Heringer, 1962). Desta forma, apenas a parte mais superior do sistema radicular das espécies estudadas neste trabalho estaria sujeita a valores de potencial hídrico na estação seca menores que -1,5 MPa a 30 cm da superfície, menores que -3,0 MPa a 15 cm e menores que -4,0 MPa a 5 cm da superfície (Franco *et al.*, 1996). Portanto, em termos de disponibilidade de água, não há grandes impedimentos para o sistema radicular praticar as mesmas taxas de absorção em relação à época seca para plantas adultas de cerrado bem estabelecidas. No entanto, a parte mais superior das raízes sob estresse hídrico intenso poderia enviar um sinal à parte aérea (*e.g.* aumento dos valores de pH e da concentração de ácido abscísico na seiva xilemática, Wilkinson, 1999) já predispondo o fechamento estomático.

Tabela 1 - Valores do potencial hídrico foliar mínimo (Ψ_{\min} , MPa) obtidos durante os cursos diários na estação seca e chuvosa em oito espécies lenhosas adultas de cerrado crescendo sob condições naturais. Também são mostradas as médias, o desvio padrão e o coeficiente de variação (CV, %) em cada dia. Os números entre parênteses representam as diferenças dos valores máximos de temperatura, horas de brilho solar e déficit de pressão de vapor entre os cursos diários na mesma estação. Os valores médios não apresentam diferença significativa (ANOVA de uma entrada, $p < 0,05$) se seguidos pelas mesmas letras maiúsculas na mesma estação ou pelas mesmas letras minúsculas em estações diferentes.

Espécies	Estação Chuvosa		Estação Seca	
	Ψ_{\min} (-MPa)		Ψ_{\min} (-MPa)	
	18 de Janeiro (1,0 °C; 0,3 h; 0,4 kPa)	20 de Março	24 de Agosto (3,0°C; 6,1 h; 1,5 kPa)	26 de Agosto
<i>B. rufa</i>	1,33	2,05	1,75	1,68
<i>C. xantocarpa</i>	1,73	2,25	1,10	1,18
<i>D. vinosum</i>	0,95	1,64	1,78	1,15
<i>E. suberosum</i>	1,27	1,93	2,15	2,70
<i>G. floribunda</i>	2,07	1,32	1,80	1,86
<i>P. rotundifolia</i>	0,87	1,92	1,35	2,35
<i>R. montana</i>	1,33	1,38	1,23	2,10
<i>T. stenocarpa</i>	0,83	1,47	1,38	1,58
Média	1,30 Aa	1,76 Bab	1,57 Aa	1,83 Ab
Desvio padrão	0,43	0,34	0,35	0,55
CV (%)	33	19	22	30

Tabela 2 - Valores integrados do potencial hídrico foliar $I\Psi$ (MPa d^{-1}) obtidos durante os cursos diários na estação seca e chuvosa em oito espécies lenhosas adultas de cerrado crescendo sob condições naturais. Também são mostradas as médias, o desvio padrão e o coeficiente de variação (CV, %) em cada dia. Os números entre parênteses representam as diferenças dos valores máximos de temperatura, horas de brilho solar e déficit de pressão de vapor entre os cursos diários de uma mesma estação. Os valores médios não apresentam diferença significativa (ANOVA de uma entrada, $p < 0,05$) se seguidos pelas mesmas letras maiúsculas na mesma estação ou pelas mesmas letras minúsculas em estações diferentes.

Espécies	Estação Chuvosa		Estação Seca	
	$I\Psi$ ($-\text{MPa d}^{-1}$)		$I\Psi$ ($-\text{MPa d}^{-1}$)	
	18 de Janeiro (1,0 °C; 0,3 h; 0,4 kPa)	20 de Março	24 de Agosto (3,0°C; 6,1 h; 1,5 kPa)	26 de Agosto
<i>B. rufa</i>	477	733	667	785
<i>C. xantocarpa</i>	569	815	529	526
<i>D. vinosum</i>	307	539	567	484
<i>E. suberosum</i>	449	658	807	1075
<i>G. floribunda</i>	786	514	700	855
<i>P. rotundifolia</i>	379	821	618	879
<i>R. montana</i>	471	553	503	700
<i>T. stenocarpa</i>	340	491	606	612
Média	472 Aa	640 Bb	625 Ab	740 Ab
Desvio padrão	152	135	99	198
CV (%)	32	21	16	27

Esta seria uma forma de integrar as informações na rizosfera e preparar a parte aérea para situações de alta demanda evaporativa do ar como em 26 de agosto de 1997.

Concluindo, na época chuvosa há condições hídricas no solo para as espécies estudadas acompanharem a moderada demanda evaporativa do ar durante o curso do dia, diminuindo os valores de Ψ_{min} e $I\Psi$ conforme as condições meteorológicas momentâneas. Na época seca há um controle mais severo do estado hídrico foliar (provavelmente através da condutância estomática e de um sinal radicular originado nas camadas superficiais do solo) mantendo os valores de Ψ_{min} e $I\Psi$ próximos em diferentes cursos diários e mais independentes dos altos valores de DPV. Na época seca pode ocorrer ou não uma diminuição significativa dos valores de Ψ_{min} ou de $I\Psi$ em relação à época chuvosa mas esta diminuição não é capaz de evidenciar claramente o controle do estado hídrico no conjunto das espécies estudadas.

Comparações de valores de Ψ_{min} obtidos com espécies de savana Norte australiana e espécies esclerófilas de Clima Mediterrâneo

A precipitação anual nas savanas no Norte da Austrália é de 1651 mm (Prior *et al.*, 1997), similar à da região de São Carlos (1520 mm, Tolentino, 1967). No entanto, a estação seca é mais longa, podendo apresentar de cinco a seis meses seguidos sem praticamente nenhuma chuva, de abril até setembro, e os valores médios máximos de DPV são maiores ou iguais que 2,5 kPa durante a seca (Prior *et al.*, 1997; Myers *et al.*, 1997; Duff *et al.*, 1997). Já na área de cerrado pode ocorrer três ou, no máximo, 4 meses de ausência de precipitação na região de Brasília (Franco *et al.*, 1996; Franco, 1998); e, no máximo, dois meses na região de São Carlos (dados de 1990-2000, estação meteorológica 83726 do Instituto Nacional de Meteorologia).

Das oito espécies lenhosas mais comuns na savana do norte da Austrália estudadas por Myers *et al.* (1997) seis apresentaram valores de Ψ_{min} menores que -2,0 MPa na estação seca e em pelo menos uma das espécies estudadas (*Erythrophleum chlorostachys*) o valor de Ψ_{min} foi de -3,7 MPa. Estes autores também constataram uma forte depressão dos valores médios diários de gs na época seca em relação à época chuvosa em todas as oito espécies lenhosas estudadas. Das oito espécies de cerrado deste trabalho somente três apresentaram valores de Ψ_{min} menores de -2,0 MPa na

época seca e nenhuma das espécies apresentou valores menores que -3,0 MPa, em nenhuma situação (Tab. 1).

Os valores de Ψ_{\min} mais negativos (entre -1,6 e -3,7 MPa) ocorrem provavelmente devido à estação seca no Norte da Austrália ser mais pronunciada, com maior número de meses sem chuvas e valores médios máximos de DPV maiores do que 2,5 kPa na época seca (Prior *et al.*, 1997). Estas condições climáticas podem condicionar valores de potencial hídrico do solo mais negativos e uma maior demanda evaporativa do ar na estiagem, induzindo menores valores de Ψ_{\min} em relação às oito espécies de cerrado deste estudo.

Em comparação com vegetações esclerófilas de Clima Mediterrâneo em Portugal, Itália, Espanha (Matorral), Estados Unidos (Chaparral) e África do Sul (Fynbos), os períodos secos da região de cerrado são bem mais amenos. Nas regiões de Clima Mediterrâneo as secas acontecem durante o verão e a precipitação anual total, em média, é de apenas 650 mm; sendo que na grande maioria das regiões em distintos continentes é abaixo de 900 mm (Nahal, 1981). Como o verão coincide com a seca, a média dos valores máximos de DPV podem ultrapassar 4,0 kPa nesta época, mantendo-se, geralmente, maiores do que 3,0 kPa (Castell *et al.*, 1994; Giorio *et al.*, 1999). Mais de 85% da precipitação ocorre nos meses mais frios (Hanes, 1981; Pereira, 1986; Giorio *et al.*, 1999) e os 3-4 meses de seca podem apresentar ausência total (Morrow e Mooney, 1974) ou quase total (Pereira, 1995) de precipitação. Estas condições climáticas impõem um valor de potencial hídrico no solo igual ou menor que -1,5 MPa ao sistema radicular de espécies lenhosas do Chaparral da Califórnia durante mais de cinco meses por ano (Morrow e Mooney, 1974; Hanes, 1981).

Portanto, em espécies adultas lenhosas de vegetações de Clima Mediterrâneo na época seca no continente Europeu, Africano e Norte Americano, é possível encontrar valores de Ψ_{\min} (ou mesmo valores de Ψ antes do amanhecer) menores que os valores de Ψ_{\min} registrados para espécies de cerrado neste trabalho na época seca. Giorio *et al.*, 1999 registraram valores de Ψ_{\min} igual a -3,4 MPa para indivíduos de *Oleae europaea* com cinco anos de idade durante a estação seca no sul da Itália. Castell *et al.*, 1994 registraram valores de Ψ_{\min} iguais -4,0 MPa em *Arbutus unedo* e -3,0 MPa em *Quercus ilex*, e valores de Ψ antes do amanhecer de -3,0 MPa e -2,5 MPa em *A. unedo* e em *Q. ilex*, respectivamente, crescendo no Nordeste da Espanha. Pereira *et al.*, 1986 encontraram valor de Ψ antes do amanhecer de -3,8 MPa em *Eucalyptus globus*

(espécie introduzida em Portugal). Harley *et al.*, 1987 registraram em *Cistus salvifolius* em Portugal o valor de Ψ antes do amanhecer de -3,0 MPa e o valor de Ψ_{\min} de -4,8 MPa. Heyden e Lewis, 1989 obtiveram valores de Ψ_{\min} de -3,5 MPa em *Erica plukenetii* e em *Thamnochortus lucens*, e -3,0 MPa em *Protea laurifolia*, *Leucadendron salignum* e em *Metrosideros angustifolia* na África do Sul na província de Cape. Na época seca, Mooney, 1981 registrou o valor de Ψ antes do amanhecer de -2,7 MPa para *Heteromeles arbutifolia* em vegetação de Clima Mediterrâneo próximo à cidade de San Diego, Califórnia, USA, e Morrow e Mooney (1974) obtiveram valor de Ψ_{\min} menor que -3,0 MPa para *Arbutus unedo* próximo à cidade de São Francisco, USA.

Muitos destes autores que trabalharam com espécies lenhosas de Clima Mediterrâneo também mediram as trocas gasosas na época seca e na época chuvosa, encontrando forte redução de g_s em cursos diários na época seca (Morrow e Mooney, 1974; Pereira *et al.*, 1986; Harley *et al.*, 1987). No entanto, esta redução de g_s não foi suficiente para evitar uma intensa diminuição de Ψ_{\min} em relação à época chuvosa, quando Ψ_{\min} alcançou valores iguais ou maiores que -1,0 MPa (Morrow e Mooney, 1974, Pereira *et al.*, 1986; Heyden e Lewis, 1989; Castell *et al.*, 1994) ou -1,5 MPa (Giorio *et al.*, 1999).

Em conclusão, os valores mais elevados e uma melhor distribuição da precipitação durante o ano promove uma situação hídrica mais favorável no solo (valores de potencial hídrico do solo mais positivos logo abaixo de 0,60 m) e na atmosfera (máximos médios mensais de DPV menores que 2,5 kPa) nas regiões de cerrado em relação ao Norte Australiano e às regiões de Clima Mediterrâneo. Esta situação de melhor abastecimento e menor demanda evaporativa do ar, em conjunto com a capacidade de manutenção do estado hídrico foliar na época seca, condicionam valores de Ψ_{\min} menos negativos nas espécies lenhosas de cerrado em relação às espécies do Norte da Austrália e às de Clima Mediterrâneo, as quais apresentam valores médios de Ψ_{\min} entre -3,0 e -4,0 MPa sob 4 meses sem chuva (Tabela 3).

Tabela 3 – Comparação entre três tipos de vegetação com regime hídrico estacional. São mostrados os valores médios representativos para cada vegetação: potencial hídrico foliar mínimo (Ψ_{\min}) em plantas lenhosas crescendo sob condições naturais na época seca; média mensal do valor máximo do déficit de pressão de vapor (DPV) durante os meses de seca, precipitação total anual e número de meses sem chuvas durante o ano.

	Cerrado <i>stricto sensu</i> (este estudo)	Savana Norte australiana *	Clima Mediterrâneo **
Ψ_{\min} (MPa)	-1,5	-3,0	-4,0
DPV (kPa)	2,2	3,0	4,0
Precipitação total anual (mm)	1600	1600	800
Meses sem chuva durante o ano	1	4	4

* Nix (1983); Prior *et al.* (1997); Myers *et al.* (1997); Duff *et al.* (1997).

** Morrow e Mooney (1974); Hanes (1981); Mooney (1981); Nahal (1981); Heyden e Lewis (1989); Pereira (1985); Pereira (1986); Castell *et al.* (1994); Giorio *et al.* (1999).

1.5 – CONCLUSÕES

Na época chuvosa pequenas diferenças nas condições meteorológicas momentâneas entre cursos diários (DPV, temperatura do ar e horas de brilho solar) têm uma influência significativa, em média, sobre o estado hídrico foliar das espécies lenhosas estudadas.

Na época seca, diferenças meteorológicas momentâneas relativamente bem maiores entre cursos diários não apresentam tanta influência, em média, sobre o estado hídrico foliar no curso do dia das espécies lenhosas estudadas.

Na época seca a manutenção do estado hídrico foliar sob diferentes condições na atmosfera deve ocorrer, pelo menos em parte, em função de um ajuste do balanço hídrico promovido por menores valores de trocas gasosas, evento comprovado no capítulo 2 desta Tese.

O gradiente crescente de valores de Ψ_{min} entre as espécies de Clima Mediterrâneo<savana Norte australiana<espécies de cerrado *stricto sensu* ocorre devido a um gradiente crescente dos valores de precipitação total anual e de uma melhor distribuição das chuvas durante o ano, simultaneamente a um gradiente decrescente da média dos valores máximos mensais de déficit de pressão de vapor no período seco.

1.6 - BIBLIOGRAFIA

- Arens K (1958) O cerrado como vegetação oligotrófica. *Universidade de São Paulo, Botânica* **15**, 57-77.
- Bucci, SJ, Naves C, Cardinot G, Nardoto G, Bustamante M, Meinzer FC, Goldstein G, Franco AC (2002) Convergence in regulation of water use among Brazilian savanna woody species: the role of plant hydraulic architecture. *Tree* (no prelo).
- Castell C, Terradas J, Tenhunen, JD (1994) Water relations, gas exchange, and growth of resprouts and mature plant shoots of *Arbutus unedo* L. and *Quercus ilex* L. *Oecologia* **98**, 201-211.
- Coutinho LM (1978) O conceito de Cerrado. *Revista Brasileira Botânica* **1**, 17-23.
- Duff GA, Myers BA, Williams RJ, Eamus D, Grady, AO, Fordyce R (1997) Seasonal Patterns in soil moisture, Vapor pressure deficit, tree canopy cover and pre dawn leaf water potential in a Northern Australian Savana. *Australian Journal of Botany* **45**, 221-224.
- Felfili JM, da Silva Jr., MC (1993) A comparative study of cerrado (sensu stricto) vegetation in Central Brasil. *Journal of Tropical Ecology* **9**, 277-289.
- Ferri MG (1980) 'Vegetação Brasileira'. Editora Itatiaia e Editora da Universidade de São Paulo. 157p.
- Ferri, MG (1955) Contribuição ao conhecimento da ecologia do cerrado e da caatinga. Estudo comparativo do balanço hídrico de sua vegetação. *Universidade de São Paulo, Botânica* **12**, 1-170.

- Franco AC (1998) Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, an evergreen savanna species. *Plant Ecology* **136**: 69-76.
- Franco AC (2002) Ecophysiology of woody plants. In: 'The Cerrados of Brasil: Ecology and Natural History of a Neotropical savanna'. Columbia University Press, (no prelo).
- Franco AC, Nardoto GN, Souza M (1996) Patterns of soil water potential and seedling survival in cerrado of central Brazil. In: 'VIII Simpósio sobre o cerrado'. (Eds Pereira RC, Nasser, LCB). pp. 227-280. (EMBRAPA, Brasília).
- Furley PA, Ratter, JA (1988) Soil resources and plant communities of the central Brazilian cerrado and their development. *Journal of Biogeography* **15**, 97-108.
- Giorio P, Sorrentino G, d'Andria R (1999) Stomatal behavior, leaf water status and photosynthetic response in field-grown olive trees under water deficit. *Environmental and Experimental of Botany* **42**, 95-104.
- Goodland RJA., Pollardy, R The Brazilian Cerrado vegetation: a fertility gradient. *Journal of Ecology* **61**, 219-224, 1983.
- Goodland, RJA, Ferri, MG (1979) 'Ecologia do Cerrado'. Editora Itatiaia e Editora da Universidade de São Paulo, Belo Horizonte, 193 p.
- Hanes TL (1981) California chaparral In: Ecosystems of the world, mediterranean type shrublands. (Eds Castri F, Goodall DW, Specht RL). pp. 139-174. (Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam)
- Harley PC, Tenhunen, JD, Beyschlag W, Lange, OL (1987) Seasonal changes in net photosynthesis rates and photosynthetic capacity in leaves of *Cistus salvifolius*, a European Mediterranean semi-deciduous shrub. *Oecologia* **74**, 380-388.
- Heringer EP, Barroso GM, Rizzo JA, Rizzini CT A flora do cerrado (1977). In: 'IV simpósio sobre o cerrado, bases para a utilização agropecuária'.(Ed. Ferri MG) pp. 211-232. (Editora da Universidade de São Paulo e Editora Itatiaia, São Paulo)
- Heyden F, Lewis OAM (1989) Seasonal variation in photosynthetic capacity with respect to plant water status of five species of mediterranean climate region of South Africa. *South Africa Journal Botany* **55**, 509-515.
- Jackson, PC, Meinzer, FC, Bustamante, M, Glodstein, G, Franco, A., Rundel, PW, Caldas, LS, Iglar, E., Causin F (1999) Partitioning of soil water among tree species in Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiology* **19**, 717-724.
- Lopes AS, Cox, FR (1977) A survey of fertility status of surface soils under cerrado vegetation in Brazil. *Soil Science Society of America Journal* **41**, 41-747.

- Mattos EA, Reinert F, Moraes JAPV (1997) Comparison of carbon isotope discrimination and CO₂ and H₂O gas exchange between the dry and the wet season in leaves of several cerrado woody species. *R. Bras. Fisiol. Veg.* **19**, 77-82.
- Meinzer FC, Goldstein G, Franco AC, Bustamante M, Iqbal E, Jackson P, Caldas L, Rundel PW (1999) Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Functional Ecology* **2**, 273-282.
- Mendonça RC, Felfili JM, Walter BMT, Silva Jr MC, Rezende AB, Filgueiras TS, Nogueira PE (1998) Flora vascular do cerrado. In: 'Cerrado, ambiente e flora'. (Eds Sano SM, Almeida SP). pp. 289-556. (EMBRAPA, Planaltina)
- Mooney HA (1981) Primary production in mediterranean climate regions. In: 'Ecosystems of the world, mediterranean type shrublands'. (Eds Castri F, Goodall DW, Specht RL). pp. 249-254. (Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam).
- Moraes JAPV, Perez SCJGA., Carvalho Jr. LF (1989) Curso diário e sazonal do potencial da água e da resistência estomática em plantas de um Cerradão. *Annals Missouri Botanical Garden* **27**, 13-23.
- Moraes JAPV, Prado CHBA (1998) Photosynthesis and water relations in cerrado vegetation.. *Oecologia Brasiliensis*, **4**, 45-63.
- Morrow PA, Mooney HA (1974) Drought Adaptations in two californian evergreen sclerophylls. *Oecologia*, **15**, 223-234.
- Myers BA, Duff GA, Eamus D, Fordyce IR, Grady AO (1997) Seasonal variation in water relations of trees of differing leaf phenology in a wet-dry tropical savanna near Darwin, Northern Australia. *Australian Journal of Botany* **45**, 225-240.
- Nahal I (1981) The mediterranean climate from a biological viewpoint. In: 'Ecosystems of the world, mediterranean type shrublands'. (Eds Castri F, Goodall DW, Specht RL). pp. 63-84. (Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam)
- Naves-Barbiero C, Franco AC, Bucci, SJ, Goldstein G (2000) Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre verdes no campo sujo e cerrado. *R. Bras. Fisiol. Veg.* **12**, 119-134.
- Nix HA (1983) Climate in tropical savanna In: 'Ecosystems of the world, tropical savanna'. (Ed Bourliere F). pp 37-62. (Elsevier Scientific Publishing Company Amsterdam).

- Paula, NF (2002) Capacidade fotossintética, deciduidade e teor de nitrogênio e fósforo em espécies lenhosas do cerrado. PhD Thesis, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, Brasil. 60p.
- Pereira JS (1995) Gas Exchange and Growth. In: 'Ecophysiology of Photosynthesis' (Eds Schulz E, Caldwell MM) pp. 147-181. (Springer, New York)
- Pereira JS, Tenhunen JD, Lange OL, Beyschlag W, Meyer A, David MM (1986) Seasonal and diurnal patterns in leaf gas exchange of *Eucalyptus globulus* trees in Portugal. *Canadian Journal Forestry Research* **16**, 177-184.
- Perez SCJGA, Moraes, JAPV (1991) Determinações de potencial hídrico, condutância estomática e potencial osmótico em espécies dos estratos arbóreo, arbustivo e herbáceo de um cerrado. *R. Bras. Fisiol. Veg.* **3**, 27-37.
- Prado, CHBA, Moraes, JAPV (1998) Photosynthesis and water relations in cerrado vegetation. *Oecologia Brasiliensis* **4**:45-63.
- Prior LD, Eamus D, Duff GA (1997) Seasonal and diurnal; patterns of carbon assimilation, stomatal conductance and leaf water potential in *Eucalyptus tetrodonta* Saplings in a wet-dry savanna. *Australian Journal of Botany* **45**, 241-258.
- Ratter JA, Dargie TCD (1992) An analysis of the floristic composition of 26 cerrado areas in Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* **49**, 235-250.
- Rawitsher FK, Ferri MG, Rachid M (1943) profundidade dos solos e vegetação em campos cerrados no Brazil meridional. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **15**, 267-294.
- Rawitsher F (1948) The water economy of the campos cerrados in Southern of Brasil. *Journal of Ecology*, **36**, 237-268.
- Ribeiro, FG, Walter, BMT (1998) Fitofisionomias do bioma cerrado. In: 'Cerrado, ambiente e flora'.(Eds Sano SM, Almeida SP). pp. 89-166 289-556. (EMBRAPA, Planaltina).
- Rizzini CT, Heringer EP (1962) Studies on the underground organs of trees and shrubs from some Southern Brazilian savannas. *Anais da Academia Brasileira de Ciência* **34**, 235-247.
- Rizzo, JA, Centeno AJ, Santos-Lousa J, Filgueiras TS (1971) Levantamento de dados em área de Cerrado e da Floresta Caducifolia Tropical do planalto centro-oeste. In: 'III Simpósio sobre cerrado'. pp. 103-110. (Editora da Universidade de São Paulo e Editora Edgar Bücher, São Paulo).

- Tolentino M (1967) 'Estudo crítico sobre o clima da região de São Carlos, Prefeitura Municipal de São Carlos. 78p.
- Wilkinson S (1999) pH as a stress signal. *Plant Growth Regulation* **29**, 87-89.
- Zar JH (1999) 'Biostatistical analysis'. Fourth edition. Prentice Hall, New Jersey. 663 pp.

Relações Hídricas e Fotossíntese em Espécies Lenhosas de um Cerrado *stricto sensu* em São Carlos, SP

2.0 - Capítulo 2:

Diferenças sazonais das trocas gasosas e do potencial hídrico foliar antes do amanhecer e matinal em vinte e três espécies lenhosas

2.1 - RESUMO

Foram realizadas medições do potencial hídrico foliar antes do amanhecer (Ψ_{aa}) e também obtidos os valores matinais (entre 10:00-11:30 h) da fotossíntese líquida (A), transpiração (E), condutância estomática (gs) e do potencial hídrico foliar (Ψ) nas estações seca e chuvosa em 23 espécies lenhosas de um cerrado *stricto sensu* crescendo sob condições naturais. Os valores médios de Ψ_{aa} foram diferentes ($p < 0,05$) entre as épocas chuvosa ($-0,08 \pm 0,03$ MPa) e seca ($-0,35 \pm 0,23$ MPa). No entanto, o menor valor obtido na época seca ($\Psi_{aa} = -0,90$ MPa) indicou boa recuperação noturna do estado hídrico foliar para todas as espécies estudadas. O valor médio de gs diminuiu de $0,58 \pm 0,28$ para $0,13 \pm 0,08$ mol m⁻² s⁻¹ enquanto o valor do déficit de pressão de vapor aumentou de 0,88 para 2,18 kPa da época chuvosa para a época seca, respectivamente. A diminuição do valor médio de gs provocou um decréscimo proporcional (~33%) dos valores médios de A e E, mantendo constante a eficiência do uso da água (A/E) entre as duas estações. Com a diminuição da transpiração os valores médios de Ψ mantiveram-se equivalentes ($1,23 \pm 0,47$ e $1,18 \pm 0,50$ MPa nas estações chuvosa e seca, respectivamente). É proposto um diagrama onde são representados os eventos causais (déficit de pressão de vapor e diminuição dos valores de gs) responsáveis pela manutenção dos valores de EUA e de Ψ na época seca para as 23 espécies lenhosas estudadas.

Palavras chave: cerrado, condutância estomática, déficit de pressão de vapor, espécies lenhosas, fotossíntese, potencial hídrico matinal e antes do amanhecer

2.2 - INTRODUÇÃO

O bioma cerrado é o maior (cerca de 2 milhões de km², área equivalente a da Europa Ocidental, Ratter *et al.*, 1997) e o mais diverso em número de espécies nativas entre as savanas neotropicais (6429 espécies, Mendonça *et al.*, 1998). Sem contar as lianas, há pelo menos 1753 espécies lenhosas crescendo nas diversas fisionomias do cerrado (Castro, 1994). Sob uma condição hídrica claramente sazonal (Nix, 1983; Franco, 2002) muitas espécies lenhosas do cerrado respondem à seca de inverno através da perda total ou parcial de folhas (Rizzo *et al.*, 1971; Barros e Caldas, 1980; Dutra, 1987; Oliveira, 1998; Paula, 2000), o que certamente estaria relacionado ao balanço hídrico destas espécies na estiagem de inverno.

Os primeiros trabalhos sobre o balanço hídrico em plantas lenhosas de cerrado concluíram que não havia um controle rígido, mesmo durante a seca, da transpiração foliar para a maioria das espécies lenhosas estudadas (Ferri, 1944; Rawistscher, 1948; Ferri, 1955; Grisi, 1971; Goodland e Ferri, 1979). No entanto, trabalhos a partir do final da década de 1980 demonstraram a ocorrência de uma clara diminuição dos valores de condutância estomática (gs) (Moraes *et al.*, 1989; Perez e Moraes, 1991; Mattos *et al.*, 1997), fotossíntese (Moraes e Prado, 1998; Franco, 1998) e uma estreita relação entre gs e o fluxo de seiva (Naves-Barbiero *et al.*, 2000; Bucci *et al.*, no prelo) na época seca em espécies lenhosas do cerrado *stricto sensu*. Em todos estes trabalhos mais recentes a resposta das folhas remanescente no evento de seca foi a de controlar a perda de água por transpiração ajustando o balanço hídrico de curto prazo à uma maior demanda evaporativa do ar e à uma condição hídrica menos favorável nas camadas superficiais do solo na estiagem de inverno (especialmente até a profundidade de 85 cm, Franco *et al.*, 1996). Esta resposta poderia ser efetiva na manutenção da eficiência do uso da água realizada (fotossíntese líquida/transpiração) e do estado hídrico foliar (manutenção dos valores de Ψ) na estação seca, após o pico dos valores de trocas gasosas nas primeiras horas do dia (Franco, 1998; Moraes e Prado, 1998; Meinzer *et al.*, 1999; Naves-Barbiero, 2000). Como ocorre uma boa recuperação noturna do estado hídrico foliar nas espécies lenhosas do cerrado *stricto sensu* nas estações chuvosa e seca (Mattos *et al.*, 1997; Meinzer *et al.*, 1999) o estresse hídrico mais severo durante o dia acontece

somente após as primeiras horas da manhã, quando é maior a demanda evaporativa do ar.

Neste trabalho foram comparados os valores matinais (entre 10:00 e 11:30 h) de trocas gasosas e de potencial hídrico foliar em 23 espécies lenhosas de um cerrado *stricto sensu* crescendo sob condições naturais nas épocas seca e chuvosa. O objetivo principal foi o de verificar se a diminuição dos valores de gs é efetiva na manutenção dos valores de eficiência realizada do uso da água e, ao mesmo tempo, capaz de manter o estado hídrico foliar matinal na época seca. Foram também medidos os valores de potencial hídrico foliar antes do amanhecer nas estações seca e chuvosa, objetivando confirmar a recuperação noturna do estado hídrico da folha na época seca para as espécies lenhosas do cerrado *stricto sensu*, o que as possibilitaria iniciarem o dia em condições hídricas foliares favoráveis durante todo o ano.

2.3 - MATERIAIS E MÉTODOS

Espécies estudadas

Na Tabela 1 estão listadas as 23 espécies lenhosas que foram estudadas com relação às trocas gasosas e potencial hídrico foliar matinal (Ψ) e antes do amanhecer (Ψ_{aa}). O grau de decíduidade e o número de dias sem folhas para as espécies decíduas também são mostrados conforme as indicações de Paula (2002), o qual acompanhou o hábito foliar de 39 espécies lenhosas durante 20 meses (duas estações secas) no mesmo cerrado *stricto sensu* onde foi realizado este trabalho. Paula (*op. cit.*) seguiu as categorias determinadas por Williams *et al.*, 1997 para o grau de decíduidade foliar: sempre verdes (retêm as folhas por todo o ano, sendo a queda das folhas na estação seca menor que 10%), brevidecíduas (não perdem mais que 50% das folhas), semidecíduas (perdem pelo menos 50% das folhas) e decíduas (perdem todas as folhas por pelo menos um mês ao ano). No entanto, para o caso do cerrado *stricto sensu* Paula (2002) considerou decíduas as espécies que se apresentaram sem folhas em algum momento no período seco, já que não houve nenhuma espécie lenhosa totalmente sem folhas por

mais que 25 dias entre as 39 estudadas por este autor. O grau de deciduidade e o número de dias sem folhas de 3 das 23 espécies deste estudo foram determinados pelo autor deste trabalho (Tabela 1) utilizando os mesmos critérios de Paula (2002). Duas espécies estudadas neste trabalho foram consideradas decíduas por Paula (2002), *Bauhinia rufa* (Caesalpinaceae) e *Campomanesia xanthocarpa* (Myrtaceae). No entanto, os indivíduos destas duas espécies marcados para o acompanhamento das trocas gasosas ainda apresentavam algumas folhas íntegras no final da estação seca de 1997, as quais foram utilizadas para as medições de potencial hídrico e das trocas gasosas nesta estação.

Local, clima e período de obtenção dos dados

A área deste estudo está localizada na região Sudeste do Brasil, no centro do estado de São Paulo, na cidade de São Carlos (22°00'-22°30' S e 47°30'-48°00' W, 850 m de altitude) em uma reserva de 86 ha composta principalmente por um cerrado *stricto sensu* dentro do *campus* da Universidade Federal de São Carlos. Todas as espécies estudadas eram adultas pois foi observada pelo menos uma vez a floração dos indivíduos utilizados. Os exemplares de cada espécie foram marcados em janeiro de 1996 e os mesmos indivíduos foram utilizados nas estações seca e chuvosa. Para a obtenção dos valores de potencial hídrico foliar e de trocas gasosas utilizou-se um indivíduo adulto de cada espécie. O clima da região apresenta um regime hídrico tipicamente sazonal e os solos são arenosos e distróficos (veja o capítulo 1 para características edáficas e climáticas mais detalhadas do local). As medições de trocas gasosas, Ψ e de Ψ_{aa} foram realizadas durante a estação chuvosa de 1996 (abril) e durante a estação seca de 1997 (agosto e setembro, antes das primeiras precipitações).

Tabela 1 – Espécies, famílias e grau de deciduidade (GD) em 23 espécies lenhosas de um cerrado *stricto sensu* estudadas neste trabalho. SV=Sempre Verde, BD=Brevidecídua, SD =Semidecídua e Decídua = DE. Segundo Paula, 2002, ou observação do autor deste trabalho (*).

Espécies	Famílias	Autores	GD
1 <i>Anacardium humile</i>	Anacardiaceae	St. Hill	SV
2 <i>Annona coriacea</i>	Anonaceae	Mart.	BD
3 <i>Bahuinia rufa</i> ^D	Caesalpiniaceae	(Bongard)Stendel	DE
4 <i>Campomanesia</i> ^D <i>xanthocarpa</i>	Myrtaceae	Berg.	DE
5 <i>Casearia sylvestris</i>	Flacourtiaceae	S.W.	SD
6 <i>Connarus suberosus</i>	Connaraceae	Planch.	SV
7 <i>Copaifera langsdorffii</i> *	Caesalpiniaceae	Desf.	SD
8 <i>Didymopanax vinosum</i>	Araliaceae	Cham. & Schlecht	SV
9 <i>Duguetia furfuracea</i>	Anonaceae	(St. Hill) Benth. & Hook.	SV
10 <i>Eriotheca gracilipes</i>	Bombacaceae	(K. Schum) A. Robyns	SD
11 <i>Erythroxylum campestre</i> *	Erythroxylaceae	A. St. Hill	SD
12 <i>Erythroxylum suberosum</i>	Erythroxylaceae	St. Hill	SD
13 <i>Gochnatia floribunda</i>	Asteraceae	Cabrera	SD
14 <i>Memora axillaris</i>	Bignoniaceae	Bureau & K. Schum	SD
15 <i>Miconia albicans</i>	Melastomataceae	(Sw.) Triana	SV
16 <i>Miconia ligustroides</i>	Melastomataceae	(DC.) Naud	SV
17 <i>Piptocarpha rotundifolia</i>	Asteraceae	(Less) Baker	SV
18 <i>Roupala montana</i>	Proteaceae	Aubl.	BD
19 <i>Solanum lycocarpum</i>	Solanaceae	St. Hill	SD
20 <i>Stryphnodendron adstringens</i>	Mimosaceae	(Mart.) Cov.	SD
21 <i>Stryphnodendron obovatum</i> *	Mimosaceae	Benth.	BD
22 <i>Styrax camporum</i>	Styracaceae	Pohl	SV
23 <i>Tibouchina stenocarpa</i>	Melastomataceae	(DC.) Cogn.	SD

^D As duas espécies decíduas (3 e 4) permanecem sem folhas durante, no máximo, 20 dias (Paula, 2002).

Obtenção dos valores de trocas gasosas, potencial hídrico foliar no período da manhã (Ψ), potencial hídrico foliar antes do amanhecer (Ψ_{aa}) e dos dados meteorológicos

Os valores de trocas gasosas foram obtidos sob condições naturais com o auxílio de um analisador portátil de CO₂ por infra vermelho (modelo LCA-2, ADC, Hoddesdon, UK): fotossíntese líquida (A), condutância estomática (gs), transpiração (E), concentração interna (subestomática, Ci) e externa (atmosférica) de CO₂. A este equipamento estavam conectados uma câmara tipo Parkinson (PLCN-2, ADC), uma bomba digital externa de fluxo (ASUM-2, ADC) e um computador acoplado (*data logger*, DL-2, ADC). Os valores médios de trocas gasosas foram obtidos através de medições de duas folhas ou folíolos de um mesmo indivíduo, com dois registros por folha na época seca e na época chuvosa. As folhas escolhidas para as trocas gasosas tinham as seguintes características: folhas expostas diretamente à radiação solar, na porção exterior da copa (folhas de sol), sem sinais de herbivoria, sem galhas, totalmente expandidas e sem sinais de senescência. Os valores de eficiência do uso da água (EUA) foram obtidos através da divisão dos valores de A pelos de E (A/E, Larcher, 1995).

Os valores de potencial hídrico antes do amanhecer (Ψ_{aa}) e de potencial hídrico matinal (Ψ) foram obtidos utilizando uma câmara de pressão tipo Scholander (modelo 3005, Santa Barbara Soil Moisture, Santa Barbara, USA). Foram escolhidas e destacadas três folhas ou folíolos (com as mesmas características das folhas utilizadas para as medições de trocas gasosas) de um mesmo indivíduo, em cada espécie estudada, para a obtenção dos valores médios de Ψ_{aa} e de Ψ nas estações seca e chuvosa. Os mesmos indivíduos utilizados para as medições de trocas gasosas foram utilizados para a obtenção dos valores de Ψ_{aa} e de Ψ . Os valores de Ψ_{aa} e de Ψ não foram obtidos para a espécie *Anacardium humile*. Isto ocorreu pois os dutos resiníferos desta espécie estão ao lado do xilema. Quando a folha desta espécie é pressionada dentro da câmara de Scholander a resina é logo extraída impedindo a observação da extrusão da seiva bruta do xilema e do resultado do potencial hídrico foliar para esta espécie.

Os dados meteorológicos (precipitação e temperatura do ar) foram obtidos na estação meteorológica número 83726 do Instituto Nacional de Meteorologia, distante 3 km do local de onde cresciam as espécies lenhosas.

Justificativa para a seleção do horário de medições de trocas gasosas e do potencial hídrico foliar no período da manhã (entre 10:00-11:30 h)

O período da manhã foi escolhido pois é neste período que as espécies lenhosas realizam as maiores taxas de intercâmbio gasoso com a atmosfera (Larcher, 1995; Eamus *et al.*, 1999).

No entanto, as espécies lenhosas do cerrado *stricto sensu* apresentam uma recuperação noturna do estado hídrico foliar sem grandes diferenças sazonais (Mattos *et al.*, 1997; Meizer *et al.*, 1999). Valores de intercâmbio gasoso e de potencial hídrico foliar logo no início da manhã (antes das 10:00 h) são, portanto, potencialmente iguais nas duas estações. Franco (1998) encontrou os mesmos valores de fotossíntese líquida (A) para *Roupala montana* em 2 de junho de 1994 (época seca) e 17 de janeiro de 1995 às 10:00 hs sob valores equivalentes de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA). Ainda neste sentido, potenciais hídricos no início da manhã (entre 07:00 e 9:00 h) na época chuvosa e na época seca são praticamente os mesmos para as oito espécies estudadas no capítulo 1.

Por outro lado, valores reduzidos de trocas gasosas em espécies lenhosas do cerrado podem ocorrer após o meio dia, mesmo sob condições hídricas favoráveis no solo. Franco (1998) obteve valores menores ou equivalentes de condutância estomática (gs) e fotossíntese líquida (A) às 13:00 hs na estação chuvosa em relação aos da estação seca no mesmo horário (ambos sob FFFA=1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Prado *et al.* (1994) obtiveram valores reduzidos de trocas gasosas após o meio dia em plantas jovens envasadas de *Copaifera langsdorffii* mesmo sob condições hídricas favoráveis (valor do potencial hídrico antes do amanhecer igual a $-0,6$ MPa). Desta forma, medições de intercâmbio gasoso próximo ao horário de 14:00 hs na estação chuvosa podem não apresentar diferenças em relação à estação seca devido à depressão dos valores de condutância, fotossíntese e transpiração.

Assim, as diferenças dos valores de potencial hídrico foliar e de trocas gasosas para as espécies de cerrado entre as estações seca e chuvosa devem estar situadas após as primeiras horas da manhã (devido a recuperação noturna do estado hídrico foliar em ambas estações), e antes das horas mais quentes do dia (devido a depressão do meio dia

dos valores de trocas gasosas em ambas estações). O horário escolhido para as medições, portanto, foi entre 10:00-11:30 h.

Análise dos dados

Os valores médios de Ψ , Ψ_{aa} , A, E, EUA, gs, e Ci/Ce obtidos nas estações chuvosa e seca não apresentaram distribuição normal. Assim, as médias entre as estações chuvosa e seca obtidas para as 23 espécies foram comparadas através do teste não paramétrico de Mann-Whitney.

2.4 - RESULTADOS E DISCUSSÃO

Condições meteorológicas

Na Figura 1 pode ser notada a sazonalidade hídrica típica das regiões de savana neotropical (Nix, 1983). Nos dois anos de estudo a precipitação total anual se manteve próxima da média histórica para a região de São Carlos (1520 mm, Tolentino, 1967). Em 1996 houve precipitação mesmo durante os meses de estiagem de inverno e em 1997 somente no mês de agosto ocorreu ausência total de chuva. Na região do planalto central do Brasil (Brasília – DF, área *core* do bioma cerrado) a estação seca é geralmente mais intensa, apresentando de 2 a 3 meses sem precipitação (Franco, 1998). Vários trabalhos realizados em Brasília têm demonstrado que somente nos meses em que não há precipitação (geralmente entre julho a setembro) há um decréscimo dos valores de potencial hídrico do solo (Ψ_s), podendo alcançar valores menores que -1,5 MPa nas camadas acima de 0,85 m (Franco *et al.*, 1996; Franco, 1998, Bucci *et al.*, 2002).

As médias dos valores de concentração de CO₂ na atmosfera, do FFFA e da temperatura do ar foram similares nas estações seca e chuvosa durante as horas de medições das trocas gasosas (Tabela 2). Os valores médios de FFFA, mesmo na época chuvosa, são equivalentes ou superiores à radiação que satura a fotossíntese líquida para a maioria das 20 espécies lenhosas estudadas por Prado e Moraes (1997) no mesmo cerrado *stricto sensu*. O valor médio do déficit de pressão de vapor foi 2,5 vezes maior

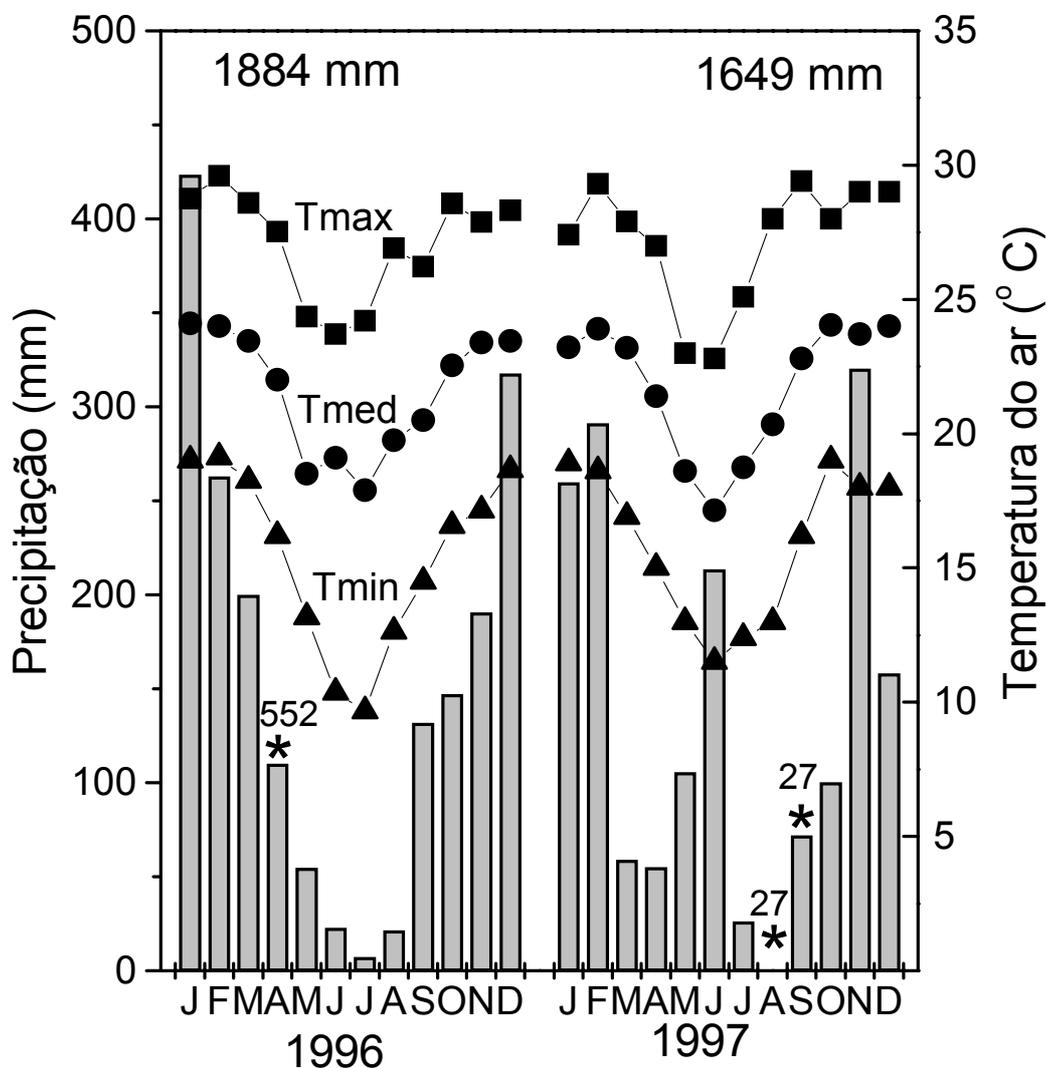


Figura 1 – Valores mensais da precipitação (barras) e das médias máxima (Tmax), média (Tmed) e mínima (Tmin) da temperatura do ar durante os anos de medições de trocas gasosas e de potencial hídrico foliar. Os asteriscos acima das barras indicam os meses de medições e os números acima das barras a média (mm) de precipitação acumulada 60 dias antes. Os valores da precipitação total para cada ano estão indicados no topo (mm).

Tabela 2 - Condições meteorológicas durante as medidas de trocas gasosas e do potencial hídrico foliar matinal (10:00-11:30 hs) nas estações chuvosa (abril, 1996) e seca (agosto e setembro, 1997). São mostrados os valores médios \pm o desvio padrão do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA), da temperatura do ar, do déficit de pressão de vapor (DPV) e da concentração atmosférica de CO₂.

Condições atmosféricas	Estação chuvosa (abril de 1996)	Estação seca (agosto e setembro de 1997)
FFFA ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	1143 \pm 125	1435 \pm 145
Temperatura do ar ($^{\circ}\text{C}$)	23,2 \pm 2,24	26,4 \pm 0,7
DPV (kPa)	0,88 \pm 0,29	2,18 \pm 0,46
Concentração de CO ₂ (ppm)	336 \pm 3,4	338 \pm 3,9

Tabela 3 - Dias de medições nos meses de 1996 e 1997 durante as estações chuvosa e seca. O total acumulado da precipitação (mm) 60 dias antes em relação ao dia de medição é mostrado entre parênteses.

Estações	Dias de medições no mês e (entre parênteses) o total da precipitação acumulada 60 dias antes
Estação chuvosa, em abril de 1996	10 (499); 13 (553); 14 (553); 15 (554); 16 (557); 18 (573); 22 (573)
Estação seca, em agosto e em 06 de setembro de 1997	30 (27); 31 (27); 06 (27)

na época seca (2,18 kPa) do que na época chuvosa (0,88 kPa) caracterizando, em conjunto com a distribuição da precipitação, a sazonalidade hídrica do clima da região (Figura 1 e Tabela 2).

Na Tabela 3 estão listados os dias do mês quando foram realizadas as trocas gasosas e a precipitação acumulada 60 dias antes em relação ao dia de medição. Na estação chuvosa a precipitação acumulada (551 mm) foi 20,4 vezes maior que na estação seca (27 mm) antes dos dias de medições. O número de dias necessários para realizar as medições de trocas gasosas é muito menor na época seca. Isto acontece porque praticamente não há nuvens pela manhã no período seco, facilitando as medições de trocas gasosas sob radiação natural.

Valores de Ψ_{aa} , Ψ , A , E , EUA e da razão Ci/Ce

Os valores de Ψ_{aa} , Ψ , A , E , EUA , gs , e da razão Ci/Ce nas épocas seca e chuvosa para cada uma das 23 espécies estudadas podem ser visualizados na Tabela 4. Nesta mesma tabela podem ser também observados os valores médios \pm o desvio padrão obtidos na época seca e na época chuvosa para o conjunto das 23 espécies lenhosas. Houve diferenças significativas ($p < 0,05$) para os valores médios de gs , A , E , e da razão Ci/Ce . Por outro lado, não houve diferenças significativas entre as estações seca e chuvosa para as médias dos valores de Ψ e de EUA .

Apesar da diferença significativa entre os valores médios de Ψ_{aa} entre a época chuvosa ($-0,08 \pm 0,03$ MPa) e a seca ($-0,35 \pm 0,21$ MPa) o valor de $-0,35$ MPa ainda indica uma boa disponibilidade hídrica na rizosfera na estiagem de inverno. Mattos *et al.*, (1997) trabalhando com duas espécies lenhosas no mesmo local deste estudo obtiveram valores de Ψ_{aa} igual a $-0,20$ e $-0,50$ MPa para *Annona coriaceae* e $-0,15$ e $-0,70$ MPa para *Rapanea umbellata* na época seca e na época chuvosa, respectivamente. Franco (1998) obteve o valor de Ψ_{aa} igual $-0,4$ MPa em *Roupala montana* em um cerrado *stricto sensu* em Brasília (área *core* da vegetação de cerrado) mesmo após 3 meses sem precipitação.

Tabela 4 - Valores médios do potencial hídrico foliar antes do amanhecer (Ψ_{aa}), e outros parâmetros medidos entre 10:00-11:30 hs em 23 espécies lenhosas adultas de um cerrado *stricto sensu* crescendo em condições naturais durante as estações chuvosa (C) e seca (S): potencial hídrico matinal Ψ , fotossíntese líquida (A), transpiração (E), eficiência do uso da água (EUA, A/E), condutância estomática (gs) e razão entre concentração substomática e interna de CO_2 (Ci/Ce). Os números entre parênteses representam os valores mínimo e máximo do desvio padrão calculados a partir dos dados brutos utilizados para a obtenção das médias em cada espécie nas duas estações. As médias entre as estações para o conjunto das espécies seguidas por letras diferentes apresentam diferença significativa ($p < 0,05$) no teste de Mann-Whitney.

Espécies	Ψ_{aa}		Ψ		A		E		EUA		gs		Ci/Ce	
	-Mpa		-MPa		$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$		$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$		A/E		$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$		ppm/ppm	
	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S
	(0,00-0,08)		(0,01-0,76)		(0,15-2,4)		(0,00-0,96)		(0,03-1,79)		(0,00-0,33)		(0,00-0,110)	
<i>Anacardium humile</i>	-----	-----	-----	-----	9,3	9,6	3,9	4,5	2,2	2,2	0,48	0,25	0,73	0,62
<i>Annona coriacea</i>	0,03	0,25	1,20	1,27	9,4	4,5	3,2	3,3	3,0	1,4	0,35	0,10	0,69	0,66
<i>Bahuinia rufa</i>	0,06	0,24	1,53	1,20	10,2	4,1	5,3	2,5	1,8	1,7	0,55	0,08	0,69	0,65
<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	0,12	0,42	1,13	0,97	6,7	4,5	4,6	2,3	1,4	1,9	0,49	0,08	0,78	0,61
<i>Casearia sylvestris</i>	0,11	0,52	1,38	1,03	8,4	6,7	5,8	2,8	1,4	2,4	0,44	0,06	0,77	0,47
<i>Connarus suberosus</i>	0,04	0,13	0,96	1,17	8,6	2,2	4,7	3,4	1,8	0,6	0,30	0,09	0,69	0,79
<i>Copaifera langsdorffii</i>	0,08	0,55	1,54	2,67	11,6	9,3	4,4	3,5	2,6	2,7	0,58	0,16	0,69	0,54
<i>Didymopanax vinosum</i>	0,07	0,20	1,02	1,00	15,4	15,8	4,5	4,7	3,4	3,3	1,10	0,17	0,67	0,38
<i>Duguetia furfuracea</i>	0,07	0,18	1,72	1,22	8,7	5,8	4,6	3,5	1,6	1,7	0,39	0,14	0,71	0,65
<i>Eriotheca gracilipes</i>	0,10	0,48	1,31	0,33	8,9	6,8	5,7	3,6	1,6	1,9	0,53	0,16	0,72	0,63
<i>Erythroxylum campestre</i>	0,10	0,43	1,25	1,37	9,4	4,6	3,7	3,3	2,5	1,4	0,40	0,09	0,70	0,61
<i>Erythroxylum suberosum</i>	0,07	0,80	1,92	1,40	9,2	5,2	5,0	3,6	1,8	1,4	0,38	0,10	0,69	0,62
<i>Gochnatia floribunda</i>	0,08	0,90	2,20	2,30	11,9	8,2	5,5	2,3	2,2	3,6	1,10	0,07	0,72	0,30

Continuação da tabela 4

	Ψ_{aa}		Ψ		A		E		EUA		gs		Ci/Ce	
	-MPa		-MPa		$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$		$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$		A/E		$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$		ppm/ppm	
	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S
<i>Memora axillaris</i>	0,08	0,20	1,88	1,60	7,8	3,4	5,9	2,8	1,3	1,2	0,28	0,06	0,75	0,67
<i>Miconia albicans</i>	0,07	0,23	0,98	1,07	11,9	6,7	5,4	3,3	2,2	2,1	0,63	0,09	0,68	0,49
<i>Miconia ligustroides</i>	0,07	0,35	0,49	0,73	10,1	8,8	4,5	2,8	2,3	3,1	0,53	0,10	0,73	0,44
<i>Piptocarpha rotundifolia</i>	0,05	0,03	1,54	1,23	8,7	8,7	5,4	4,1	1,6	2,1	0,86	0,26	0,71	0,66
<i>Roupala montana</i>	0,06	0,23	0,45	0,97	11,6	2,4	4,1	2,0	2,8	1,2	0,98	0,06	0,74	0,70
<i>Solanum lycocarpum</i>	0,14	0,30	1,12	1,08	13,6	9,8	4,4	6,3	3,1	1,6	0,63	0,26	0,65	0,64
<i>Stryphnodendron adstringens</i>	0,07	0,13	1,21	1,03	14,1	7,2	7,7	3,7	1,8	2,2	0,58	0,11	0,73	0,54
<i>Stryphnodendron obovatum</i>	0,06	0,24	0,48	0,43	10,4	4,5	5,9	1,5	1,7	3,4	0,23	0,04	0,64	0,45
<i>Styrax camporum</i>	0,06	0,45	0,85	0,73	8,6	7,5	4,7	3,8	1,9	2,0	0,35	0,12	0,69	0,54
<i>Tibouchina stenocarpa</i>	0,06	0,40	0,82	1,20	11,7	7,9	6,1	4,4	1,9	1,8	1,20	0,37	0,73	0,72
Médias \pm desvio padrão	0,08a	0,35b	1,23a	1,18a	10,3a	6,7b	5,0a	3,4b	2,1a	2,0a	0,58a	0,13b	0,71a	0,58b
	$\pm 0,03$	$\pm 0,21$	$\pm 0,47$	$\pm 0,50$	$\pm 2,1$	$\pm 3,0$	$\pm 0,96$	$\pm 1,0$	$\pm 0,57$	$\pm 0,76$	$\pm 0,28$	$\pm 0,08$	$\pm 0,03$	$\pm 0,12$

Valores de Ψ_{aa} entre -0,35 e 0,58 MPa foram obtidos para 4 espécies lenhosas sempre verdes crescendo sob condições naturais também em um cerrado *sensu stricto* em Brasília na época seca, sendo que a diferença entre a época seca e a chuvosa foi somente entre 0,1-0,25 MPa (Meinzer *et al.*, 1999). Todos estes autores consideraram os valores Ψ_{aa} das espécies lenhosas do cerrado *stricto sensu* como representando uma favorável hidratação na rizosfera, mesmo na época seca. Prior *et al.* (1997) consideraram para as savanas tropicais Norte australianas que somente valores de Ψ_{aa} abaixo de -0,50 MPa indicariam o início de uma transição ($-0,50 \geq \Psi_{aa} \geq -1,5$ MPa) para uma situação de intensa seca ($\Psi_{aa} < -1,5$). Portanto, mesmo o valor mais negativo de Ψ_{aa} registrado em um cerrado *stricto sensu* (-0,90 MPa em *Gohnatia floribunda*, Tabela 4) ainda estaria representando uma transição para uma condição hídrica desfavorável no sistema radicular.

Os valores médios de Ψ equivalentes entre as épocas chuvosa ($-1,23 \pm 0,47$ MPa) e seca ($-1,18 \pm 0,47$ MPa, Tabela 4) evidenciam um controle da transpiração (E) sob um maior déficit de pressão de vapor na estiagem de inverno (Tabela 2). Das 23 espécies listadas na Tabela 4 somente 4 apresentaram maiores valores de E matinal na época seca: *Anacardium humile*, *Annona coriaceae*, *Didymipanax vinosum* e *Solanum lycocarpum*. No entanto, nenhuma das espécies apresentou maior valor de gs na seca (Tabela 4 e Figura 2). Com a diminuição dos valores médios de gs (-78 %) foi possível um decréscimo dos valores médios de E (-32 %) mantendo o estado hídrico foliar (manutenção dos valores de Ψ) sob as condições de seca. Menores valores de E sob valores de DPV 2,5 vezes maior indica a diminuição da abertura média do poro estomático na seca para a maioria das espécies estudadas. Este resultado contraria as observações dos primeiros trabalhos sobre transpiração em espécies lenhosas do cerrado, os quais concluíram que a maioria destas espécies transpiravam livremente mesmo na época seca, sem um rígido controle da abertura do poro estomático (Ferri, 1944; Rawistscher, 1948; Ferri, 1955; Grisi, 1971; Goodland e Ferri, 1979).

A redução do valor médio de A (-35 %) acompanhou a redução do valor médio de E (-33 %) mantendo similares os valores médios de EUA nas estações chuvosa e seca, $2,1 \pm 0,57$ e $2,0 \pm 0,76$ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}/\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente (Tabela 4). Este resultado indica um forte compromisso entre os balanços hídrico e de carbono no conjunto das espécies estudadas. Portanto, o evento da seca no inverno provocou mudanças significativas nos valores de trocas gasosas (gs e E) capazes não só de manter

o estado hídrico foliar (Ψ), mas também o uso da água sob condições de DPV bem menos favoráveis.

Uma redução moderada de g_s (e.g. fechamento parcial dos estômatos) limita muito mais a perda de água na forma de vapor que a entrada de CO_2 na câmara subestomática devido a fatores físicos (maior taxa de difusão da molécula de água e maior diferença de concentração de vapor que de CO_2 entre a folha e atmosfera) e biofísicos (caminho mais curto para a saída da água da folha e mais longo para a carboxilação do CO_2 no estroma do cloroplasto). No entanto, uma redução mais acentuada dos valores de g_s podem aumentar a resistência de entrada de CO_2 na câmara subestomática diminuindo os valores de C_i e da relação C_i/C_e sob condições de seca (Ehleringer *et al.*, 1995). Este evento deve ter ocorrido na época seca para as espécies lenhosas estudadas devido à acentuada diminuição dos valores de g_s (-78 %, Tabela 4). Assim, os valores da razão C_i/C_e diminuíram de $0,71 \pm 0,03$ ppm/ppm na época chuvosa para $0,58 \pm 0,12$ ppm/ppm na época seca (-18 %) para o conjunto das espécies estudadas (Tabela 4). Como os valores médios de CO_2 na atmosfera (C_e) foram semelhantes nas estações seca e chuvosa (Tabela 2) a diminuição dos valores da razão C_i/C_e representa uma menor disponibilidade de CO_2 na câmara subestomática (menores valores de C_i). Uma menor disponibilidade de substrato (CO_2) para carboxilação poderia explicar, pelo menos em parte, a diminuição dos valores de A (-35%) na época seca.

A Figura 2 mostra uma representação esquemática das relações entre os resultados principais obtidos neste trabalho na estação seca. Como os valores de Ψ_{aa} durante a estiagem de inverno não podem ser considerados desfavoráveis para o balanço hídrico, o fator de estresse hídrico direto foi representado pela diminuição dos valores de DPV na época seca (estresse hídrico atmosférico). A diminuição dos valores de potencial hídrico no solo para as camadas acima de 0,85 m (Franco *et al.*, 1996, Franco, 1998) pode ser considerada como um sinal capaz de indicar o início, o pico e o final da estação seca através de suas variações temporais de julho a novembro.

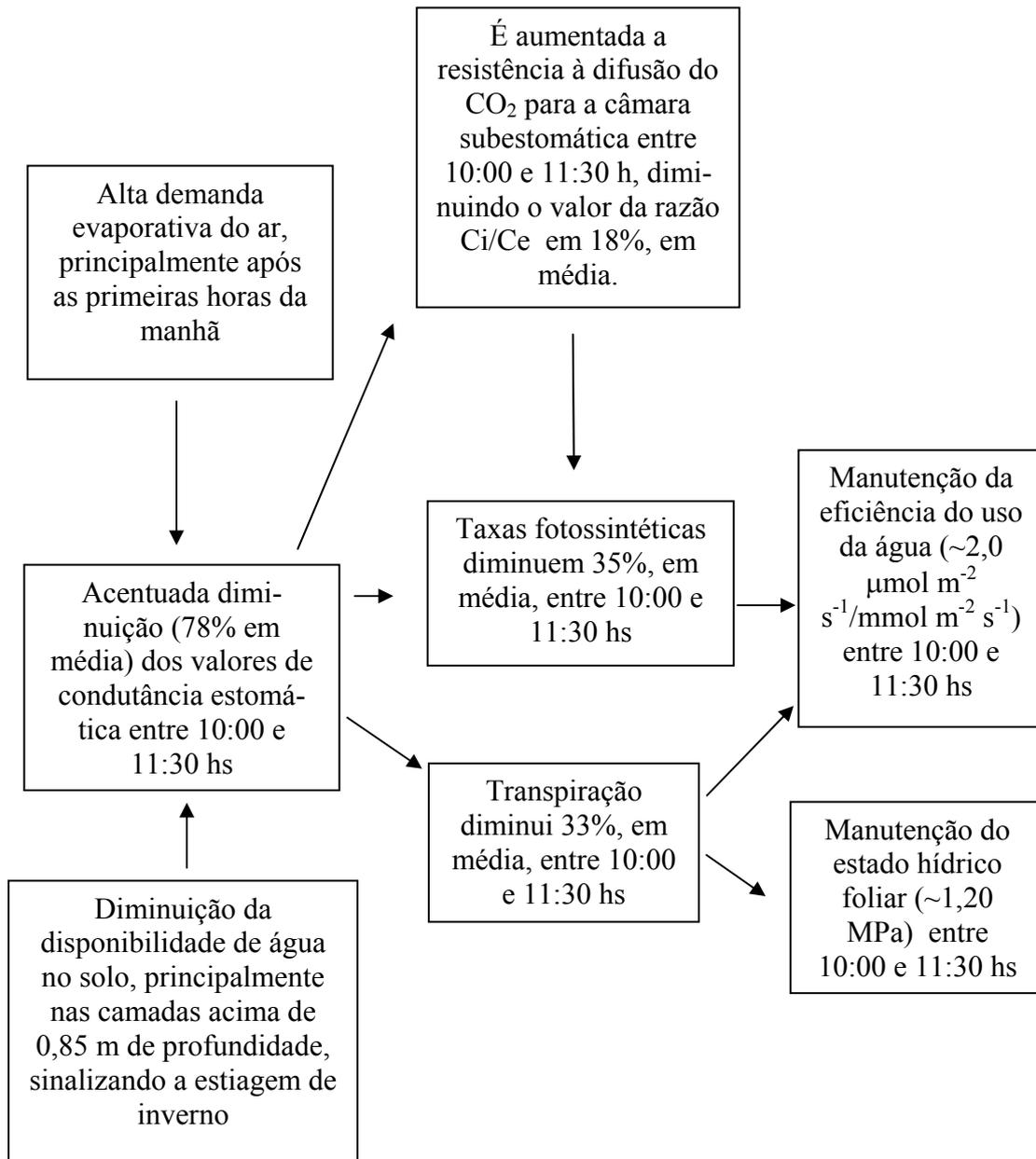


Figura 2 - Representação esquemática das relações entre os resultados principais obtidos neste trabalho na estação seca para 23 espécies lenhosas adultas nativas do cerrado *stricto sensu* crescendo sob condições naturais. Os quadros no início das setas indicam os eventos causais e nas pontas das setas as consequências fisiológicas principais mais prováveis na época seca.

2.5 – CONCLUSÕES

As trocas gasosas entre a folha e a atmosfera (fotossíntese, condutância estomática e transpiração) na época seca diminuíram significativamente, em relação à época chuvosa, após as primeiras horas da manhã.

O estreito compromisso entre o balanço de carbono e o balanço hídrico foi verificado através da manutenção dos valores de eficiência do uso da água realizada (fotossíntese momentânea/transpiração momentânea) na época seca.

O estado hídrico foliar foi mantido na estação seca após as primeiras horas da manhã (valores equivalentes de potencial hídrico matinal entre as estações seca e chuvosa).

A intensa diminuição dos valores de condutância estomática na época seca deve atuar como um fator causal para a diminuição dos valores da razão entre a concentração subestomática e externa de CO₂, e para a manutenção dos valores de eficiência do uso da água.

Apesar das diferenças entre os valores e Ψ_{aa} terem sido significativas entre a época seca e a chuvosa, a média e o valor mínimo encontrados na época seca ainda não podem ser considerados como indicadores de um estresse hídrico intenso para as 23 espécies lenhosas de cerrado estudadas.

2.6 - BIBLIOGRAFIA

Barros MAG, Caldas LS (1980) Acompanhamento de eventos fenológicos apresentados por cinco gêneros nativos do cerrado (Brasília DF). *Brasil Florestal* **10**, 7-13.

Bucci, SJ, Naves C, Cardinot G, Nardoto G, Bustamante M, Meinzer FC, Goldstein G, Franco AC (in press) Convergence in regulation of water use among Brazilian savanna woody species: the role of plant hydraulic architecture. *Tree*.

Castro AAJF (1994) Comparação florística-geográfica (Brasil) e fitossociológica (Piauí -São Paulo) de amostras de Cerrado. PhD Thesis, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil. 520p.

Coutinho, LM (1978). O Conceito de Cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*. **1**:17-23.

Dutra RC (1987) Fenologia de dez espécies arbóreas nativas do cerrado de Brasília - DF. *Brasil Florestal* , **62**, 23-41.

Eamus, D, Myers B, Duff G, Williams D (1999) Seasonal changes in photosynthesis of eight savanna tree species. *Tree Physiology*, **19**, 665-671.

- Ehleringer JR (1995) Variations in gas exchange characteristics among desert plants. In: 'Ecophysiology of photosynthesis'. (Eds Schulze, E-D, Caldwell, MM). pp 361-392. (Springer, New York, USA).
- Ferri MG (1944) Transpiração de plantas permanentes dos cerrados. *Universidade de São Paulo. Botânica* **4**, 161-224.
- Ferri, MG (1955) Contribuição ao conhecimento da ecologia do cerrado e da caatinga. Estudo comparativo do balanço hídrico de sua vegetação. *Universidade de São Paulo, Botânica* **12**, 1-170.
- Franco AC (2002) Ecophysiology of woody plants. In: 'The Cerrados of Brasil: Ecology and Natural History of a Neotropical savanna'. Columbia University Press, no prelo.
- Franco AC, Nardoto GN, Souza M (1996) Patterns of soil water potential and seedling survival in cerrado of central Brazil. In: 'VIII Simpósio sobre o cerrado'. (Eds Pereira RC, Nasser, LCB). Pp. 227-280. (EMBRAPA, Brasília).
- Franco, AC (1998) Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, an evergreen savanna species. *Plant Ecology* **136**: 69-76.
- Goodland, RJA, FERRI, MG (1979) 'Ecologia do Cerrado'. Belo Horizonte, Itatiaia Editora-EDUSP, 193 p.
- Grisi, BM. Contribuição ao conhecimento de Ecologia Vegetal do Cerrado. Balanço hídrico de duas espécies de *Ouratea spectabilis* (Mart/Engl. IN: Ferri, M.G. (Ed.) III Simpósio sobre o cerrado. São Paulo, Editora Edgard Blucher, EDUSP. P.86-89, 1971
- Larcher W (1995) 'Physiological Plant Ecology'. Springer Verlag, New York, 506 p.
- Mattos EA, Reinert F, Moraes JAPV (1997) Comparison of carbon isotope discrimination and CO₂ and H₂O gas exchange between the dry and the wet season in leaves of several cerrado woody species. *Rev. Bras. Fisiol. Veg.* **9**, 77-82.
- Meinzer FC, Goldstein G, Franco, AC, Bustamante M, Iglar E, Jackson P, Caldas L, Rundel PW (1999) Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Functional Ecology* **13**, 273-282.
- Mendonça RC, Felfili JM, Walter BMT, Silva Jr MC, Rezende AB, Filgueiras TS, Nogueira PE (1998) Flora vascular do cerrado. In: 'Cerrado, ambiente e flora'.(Eds Sano SM, Almeida SP). Pp. 289-556. (EMBRAPA, Planaltina).

- Moraes JAPV, Perez SCJGA, Carvalho LF. Curso diário e sazonal do potencial da água e da resistência estomática em plantas de um Cerradão. *Annals Missouri Botanical Garden* **27**, 13-23, 1989.
- Moraes, JAPV, Prado CHBA (1998) Photosynthesis and water relations in Cerrado vegetation. *Oecologia Brasiliensis*, **4**, 45-63.
- Naves-Barbiero C, Franco AC, Bucci, SJ, Goldstein G (2000) Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre verdes no campo sujo e cerrado. *Rev. Bras. Fisiol. Veg.* **12**, 119-134.
- Nix HA (1983) Climate in tropical savanna In: 'Ecosystems of the world, tropical savanna'. (Ed Bourliere F). pp 37-62. (Elsevier Scientific Publishing Company Amsterdam).
- Oliveira, PE (1998) Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de cerrado. In: 'Cerrado, ambiente e flora'. (Eds Sano SM, Almeida SP). pp. 169-192. (EMBRAPA: Planaltina).
- Paula, NF (2002) Capacidade fotossintética, deciduidade e teor de nitrogênio e fósforo em espécies lenhosas do cerrado. PhD Thesis, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, Brasil. 60p.
- Perez SCJGA, Moraes, JAPV (1991) Determinações de potencial hídrico, condutância estomática e potencial osmótico em espécies dos estratos arbóreo, arbustivo e herbáceo de um cerrado. *R. Bras. Fisiol. Veg.* **3**, 27-37.
- Prado CHBA, Moraes JAPV (1994) gas exchange and leaf water status in potted plants of *Copaifera langsdorffii* Desf. 2 - Probable influence of low air humidity. *Photosynthetica* **31**, 31-36.
- Prado CHBA, Moraes JAPV (1997) Photosynthetic capacity and leaf specific mass in twenty woody species of cerrado vegetation. *Photosynthetica* **33**, 103-112.
- Prior LD, Eamus D, Duff GA (1997) Seasonal and diurnal patterns of carbon assimilation, stomatal conductance, and leaf water potential in *Eucalyptus tetrodonta* Saplings in a wet-dry savanna. *Aust. J. Bot.* **45**, 241-258.
- Ratter, JA, Ribeiro JF, Bridgewater S (1997) The brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* **80**, 223-230.
- Rawitsher F (1948) The water economy of the campos cerrados in Southern of Brasil. *Journal of Ecology*, **36**, 237-268.
- Rizzo, JA, Centeno AJ, Santos-Lousa J, Filgueiras TS (1971) Levantamento de dados em área de Cerrado e da Floresta Caducifolia Tropical do planalto centro-oeste. In:

‘III Simpósio sobre cerrado’. pp. 103-110. (Editora da Universidade de São Paulo e Editora Edgar Bücher, São Paulo).

Sarmiento G. & Monastério, M. (1983). Life forms and phenology. In: F (eds), Tropical Savanas. Elsevier, Amsterdam, 79-108pp.

Tolentino M (1967) ‘Estudo crítico sobre o clima da região de São Carlos’. Prefeitura Municipal de São Carlos. 78p.

Williams, R.J. ; Myers, BA; Muller, WJ; Duff, GA; & D Eamus, 1997. Leaf phenology of wood species in a north Australian tropical savanna. *Ecology* **78(8)**:2542-2558.