

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

**Estruturas de copa e raiz de espécies arbóreas do Cerrado nos primeiros anos de
crescimento**

Ricardo Rafael Ribeiro da Silva

Dissertação 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 necessário para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

SÃO CARLOS

2016

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

**Estruturas de copa e raiz de espécies arbóreas do Cerrado nos primeiros anos de
crescimento**

Orientador: Prof. Dr. Carlos Henrique B. A. Prado

SÃO CARLOS

2016

Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da Biblioteca Comunitária UFSCar
Processamento Técnico
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

S586e Silva, Ricardo Rafael Ribeiro da
Estruturas de copa e raiz de espécies arbóreas do
Cerrado nos primeiros anos de crescimento / Ricardo
Rafael Ribeiro da Silva. -- São Carlos : UFSCar,
2017.
66 p.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal de
São Carlos, 2016.

1. Cerrado. 2. Grupos funcionais. 3. Espécies
arbórea. 4. Copa. 5. Raiz. I. Título.



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Folha de Aprovação

Assinaturas dos membros da comissão examinadora que avaliou e aprovou a Defesa de Dissertação de Mestrado do candidato Ricardo Rafael Ribeiro da Silva, realizada em 03/10/2016:

Prof. Dr. Carlos Henrique Brito de Assis Prado
UFSCar

Profa. Dra. Marcela Bianchessi da Cunha Santino
UFSCar

Profa. Dra. Flavia Cristina Sossae
UNIARA

Dedico

À minha esposa Priscila, aos meus pais Sueli e Ademir.

Agradecimentos

Ao Prof. Dr. Carlos Henrique Britto de Assis Prado pela orientação, oportunidade, apoio e incentivo.

A todos os professores que orientaram minha formação do início da minha vida escolar até o presente momento.

À minha esposa Priscila, por me acompanhar a cada passo vivendo comigo cada sentimento, por ser paciente, companheira e amorosa.

Aos colegas de laboratório, Mariana Borges, Lívia Bortolin, Natália Venâncio pelo auxílio prestado para a realização desse trabalho e diversas discussões.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais pelo provimento de recursos necessários a realização do trabalho.

Aos funcionários do Departamento de Botânica e da secretaria do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais.

Sumário

INTRODUÇÃO GERAL	1
Referências	5
Capítulo 1: Estrutura e distribuição no perfil do solo de raízes de arbóreas do cerrado nos primeiros anos de vida	8
1. INTRODUÇÃO.....	12
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	14
Área de estudo.....	14
Espécies arbóreas e deciduidade foliar.....	14
Classificação das raízes por diâmetro	15
Arquitetura da raiz e biomassa seca	16
Análises estatísticas.....	17
3. RESULTADOS	19
4. DISCUSSÃO.....	21
5. CONCLUSÕES.....	23
Referências.....	25
Capítulo 2: Características físicas da copa, caule e raízes de arbóreas do cerrado nos primeiros anos de vida *	39
Artigo original	40
1. INTRODUÇÃO.....	42
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	44
Área de estudo e clima	44
Espécies arbóreas e deciduidade foliar.....	44
Avaliação da rede por meio de análise de conectores e nós.....	45
Comprimento dos ramos, biomassa de ramos, folhas e raízes	46
Determinação da área da secção transversal do caule no colo da planta e relação entre folha e ramo.....	46
Análises estatísticas.....	47
3. RESULTADOS	48
4. DISCUSSÃO.....	49
5. CONCLUSÕES	52
Literatura Citada	54
Considerações finais.....	66

RESUMO

Espécies de árvores da vegetação do Cerrado mostram vários graus de deciduidade foliar, como espécies decíduas, semidecíduas e sempre verdes. No entanto, não é totalmente claro se estes grupos são grupos funcionais. O objetivo principal dessa dissertação foi identificar conjuntos de características e seus compromissos em cada grupo fenológico foliar que pudesse identificar a existência de grupos funcionais desde os primeiros anos de desenvolvimento de espécies arbóreas de cerrado. Ao identificar as inter-relações de caracteres foi possível identificar síndromes estabelecidas que pudessem definir os grupos funcionais de árvores do cerrado. Usamos a arquitetura da copa e de raiz, bem como partição de biomassa como conjuntos de características para identificar grupos funcionais. As decíduas mostraram um sistema radicular mais vigoroso, atingindo profundidades maiores, e com maior biomassa total de raízes finas. Nessas espécies ocorreu maior biomassa de raízes finas que ocuparam as camadas superiores do solo e raízes grossas nas camadas mais profundas. A arquitetura das espécies decíduas mostrou ramos mais longos e maior área da secção transversal do tronco na altura do colo, bem como maior biomassa na parte aérea e subterrânea. Os grupos fenológicos foliares foram separados de forma significativa em três grupos funcionais. Decíduas e sempre verdes mostraram características contrastantes. As espécies semi decíduas, normalmente, ocuparam uma posição intermediária. Utilizando conjuntos de caracteres de copas e raízes, foi possível separar de forma significativa, as espécies decíduas, semidecíduas e sempre verdes em três grupos funcionais. Assim, a deciduidade foliar foi apenas uma das várias características inter-relacionadas em cada grupo funcional de árvores do cerrado.

ABSTRACT

Tree species of the cerrado vegetation show several degrees of leaf deciduousness such as the deciduous, semi deciduous and evergreen. However, it is not clear if these groups are functional groups. The main objective of this dissertation was to identify sets of characteristics and their compromises in each leaf phenological group that could identify functional groups since the early years of development. By identifying interrelationships of traits, it was possible to established syndromes that could characterize functional groups. We used canopy and root architecture as well as biomass partitioning as sets of traits to identify functional groups. Deciduous showed a relatively more vigorous root system, reaching greater depths, and higher total biomass of fine roots in relation to semi deciduous and evergreen species. There were more biomass of fine roots occupying the upper layers of soil and thick roots in the deeper layers in deciduous species. Additionally, the architecture of deciduous showed longer branches and higher biomass in heterotrophic portion. The leaf phenological groups were separated significantly into three functional groups. Deciduous and evergreen showed contrasting traits. The semi deciduous species usually occupied the intermediate position. By using sets of traits from roots and canopy it was possible to separate significantly deciduous, semi deciduous e evergreen species into three functional groups where leaf deciduousness was just one of several intertwined characteristics in each group.

INTRODUÇÃO GERAL

O cerrado brasileiro é uma savana neotropical com um mosaico de fitofisionomias que abrange cerca de 24% do total da área do território brasileiro (Lima e Silva, 2005; Klink e Machado, 2005). O cerrado apresenta variações no relevo, solos e clima. As fitofisionomias do cerrado são compostas por formações florestais e campos abertos (Rossatto *et al.*, 2009), com formações savânicas como campo sujo, campo cerrado e cerrado *stricto sensu*. O cerrado *stricto sensu*, caracterizado como campo coberto por um estrato gramíneo-herbáceo e uma vegetação arbórea onde as copas raramente se tocam, é dominante e ocupa cerca de 75% da área total do cerrado (Eiten, 1972; Felfili e Felfili, 2001). O clima do cerrado, de maneira geral, apresenta um período seco que pode variar entre cinco e seis meses (abril a setembro) enquanto o período chuvoso ocorre de outubro a março. A precipitação é sazonal com variação entre 1200 e 1800 mm ano⁻¹ (Prado *et al.*, 2004; Damascos *et al.*, 2005; Reatto e Martins, 2005; Monteiro e Prado, 2006) mas pode chegar a 2000 mm em regiões marginais a florestas tropicais (Walter, 2006). O padrão climático também é encontrado em outras formações savânicas localizadas em outros continentes como o africano, asiático, australiano e americano (Eamus *et al.*, 1999).

De maneira geral, os solos dos cerrados podem ser distróficos, profundos, acidificados, e variam também em sua textura, por exemplo, de arenosos a argilosos (Reatto e Martins, 2005). A combinação das características climáticas e edáficas impõem às espécies arbóreas do cerrado modificações morfológicas e fisiológicas. Essas modificações diminuem a perda excessiva de água por meio da diminuição da condutância estomática, do ângulo de inserção dos ramos e do sistema radicular profundo (Jackson *et al.*, 1999; Souza *et al.*, 1999 b; Lenza e Klink, 2006; Franco *et al.*, 2014). A combinação das características climáticas e edáficas do cerrado selecionam diferentes fenologias foliares, por exemplo, espécies arbóreas decíduas, semidecíduas e sempre verdes. As espécies decíduas perdem suas folhas durante o período seco e permanecem totalmente sem folhas por um período aproximado de 30 dias ao final da estiagem de inverno. Existem espécies que permanecem com todas as folhas em suas copas durante o período seco (Damascos *et al.*, 2005) essas são denominadas de sempre verdes. No entanto, existem espécies que apresentam uma transição entre espécies decíduas e sempre verdes. Esse gradiente possibilita categorizar estas espécies como semidecíduas, que permanecem com 50 e 70% de suas folhas durante o período seco (Lenza e Klink, 2006).

Não é apenas a deciduidade que compõe a fenologia foliar de arbóreas do cerrado, mas também o padrão de produção de folhas. De maneira geral, as espécies decíduas apresentam gemas que contêm folhas e ramos pré-formados que emergem ao mesmo tempo em forma de pulso (do inglês *flush*) antes do início do período chuvoso. As espécies sempre verdes produzem suas folhas por neoformação, ou seja, não apresentam folhas e ramos pré-formados em gemas (Damascos *et al.*, 2005).

Na literatura é encontrada a utilização do grau de deciduidade foliar para diferenciação das espécies em grupos (Lenza e Klink, 2006; Rossatto et al, 2009; Silvério e Lenza, 2010). Além disso, é possível encontrar trabalhos que investigam de maneira isolada características comuns entre indivíduos de espécies de cada grupo fenológico foliar. Em contrapartida, também é possível encontrar pesquisas que contradizem a utilização de grupos fenológicos para identificar *grupos funcionais* (Goldstein et al, 2008; Cianciaruso et al, 2013).

A conceituação de *grupos funcionais* é realizada por meio da identificação de espécimes que apresentam respostas de maneiras similares a um conjunto de fatores ambientais (Gitay e Noble, 1997). Porém, quando características ou traços de alguns espécimes apresentam correlações, ocorre a expressão de uma síndrome (Reich et al, 2003). A ocorrência de conjuntos diferentes de características consistirá em diferentes síndromes e dessa forma poderão determinar respostas aos estresses ambientais. Assim, o conjunto de características com inter-relações emergem estratégias adaptativas (Begon *et al.*, 2010). Ou seja, indivíduos que apresentam diferenças na arquitetura da copa, coorte de folhas, arquitetura do sistema radicular, entre outros conjuntos de características, podem proporcionar a sobrevivência de espécies arbóreas no cerrado. Portanto, as estratégias adaptativas são respostas provocadas por síndromes (conjuntos de características e suas inter-relações) que poderão estar presentes em espécies independentes de conexões taxonômicas compondo grupos funcionais. No entanto, é necessário identificar em quais níveis de organização da planta o conjunto de características respondem aos estresses ambientais. Alguns trabalhos efetuaram pesquisas objetivando estudar características isoladas em população de folhas (Goldstein *et al.*, 2008; Cianciaruso *et al.*, 2013). Todavia, os organismos apresentam uma quantidade limitada de respostas à uma certa pressão ambiental, que diminuem as diferenças entre espécies (Begon, 2010). Frente a esse fato, é necessário identificar características que

possam ser mensuradas, listadas e suas relações serem provadas ao ponto de identificar síndromes e definir os grupos funcionais.

Dessa forma, desenvolvemos nosso trabalho sobre as seguintes premissas: 1 – espécies arbóreas do cerrado com três anos de idade devem apresentar características específicas no sistema radicular para cada grupo fenológico foliar quanto a profundidade máxima das raízes, distribuição da biomassa de diferentes diâmetros de raízes em relação ao perfil do solo e arquitetura das raízes; 2 – apresentar diferenças em características estruturais como arquitetura da copa, comprimento dos ramos e raízes, número de folhas e área da secção transversal do caule na altura do colo da planta. Essas diferenças podem refletir em distribuição de biomassa em diferentes órgãos das plantas e na relação entre esses órgãos.

No primeiro capítulo avaliamos diferenças no sistema radicular de espécies decíduas, semidecíduas e sempre verdes do cerrado. As espécies arbóreas do cerrado e de outras regiões savânicas podem apresentar diferenças morfológicas nas raízes. Espécies arbóreas decíduas apresentam raízes profundas em comparação com as espécies sempre verdes que apresentam raízes menos profundas (Jackson *et al.*, 1996; Bucci *et al.*, 2004; Oliveira *et al.*, 2005). Contudo, tais diferenças em sistemas radiculares de espécies arbóreas do cerrado, distribuídas em cada grupo fenológico foliar, ainda não são claras (Peixoto, 2007). Após retirar as plantas do solo e com todo o sistema radicular íntegro foi possível avaliar a arquitetura e a distribuição das raízes no solo, bem como a partição de biomassa entre as raízes de diferentes diâmetros.

O segundo capítulo foi dedicado à avaliação das características da copa. A arquitetura da copa de espécies arbóreas foi estudada de maneira íntegra e revelou o padrão de aquisição do espaço aéreo e o tipo de transporte de água e nutrientes por seus vasos condutores (Fisher e Honda, 1979; Souza *et al.*, 2009; Souza *et al.*, 2011). Em adição, por meio do estudo da arquitetura também foi possível obter informações sobre componentes estruturais (conectores e nós) e a topologia da copa (Turcotte *et al.*, 1998; Souza *et al.*, 2011). Ainda, as relações entre ramos e folhas variam de acordo com as variações na alocação de biomassa das folhas e ramos (Souza *et al.*, 2009 b).

As espécies foram escolhidas de acordo com o nível de dificuldade de manejo e crescimento dos indivíduos. Com esses critérios utilizamos espécies de seis famílias diferentes distribuídas em cada grupo fenológico foliar.

O objetivo foi avaliar conjuntos de características de espécies arbóreas distribuídas em cada grupo fenológico foliar, que podem apresentar diferenças estruturais não só na copa, mas também nas raízes. Essas diferenças foram capturadas por meio da análise de populações de órgãos e pela partição da biomassa na copa e nas raízes. Outros atributos, como as relações ramo-folhagem e a secção transversal na altura do colo da planta, indicaram diferenças significativas entre os grupos fenológicos foliares desde seus primeiros anos de vida.

Referências

- Begon M, Harper JL, Townsend CR. 2006.** *Fundamentos em ecologia*. Porto Alegre. Artmed.
- Cianciaruso MV, Silva IA, Manica LT, Souza JP. 2013.** Leaf habit does not predict leaf functional traits in cerrado woody species. **Basic and applied ecology**. 14. 5. 404-412.
- Damascos MA, Prado CHBA, Ronquim CC. 2005.** Bud composition, branching patterns and leaf phenology in cerrado woody species. **Annals of Botany**. 96, 1075-1084. doi: 10.1093/aob/mci258.
- Eamus D. 1999.** Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. **Tree**. 14. 11-16
- Eiten G. Brazilian. 1982.** Savannas. In: Huntley BJ, Walker BH, editors. *Ecology of tropical savannas*. Springer Science & Business Media. 25-47.
- Felfili MC, Felfili JM. 2001.** Diversidade alfa e beta no cerrado sensu stricto da Chapada Pratinha, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**. 15, 2. doi: dx.doi.org/10.1590/S0102-33062001000200010.
- Franco AC, Rossatto DR, Silva LCR, Ferreira CS. 2014.** Cerrado vegetation and global change: the role of functional types, resource availability and disturbance in regulating plant community responses to rising CO₂ levels and climate warming. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**. 26. 19-38.
- Gitay H, Noble IR. 1997.** What are functional types and how should we seek them? In: Smith, T.M., Shugart, H.H. & Woodward, F.I. (eds.) *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*, pp. 3-19. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Goldstein G, Meinzer FC, Bucci SJ, Scholz FG, Franco AC, Hoffmann WA. 2008.** Water economy of Neotropical savanna trees: six paradigms revisited. **Tree Physiology**. 28. 935-346.

- Jackson PC, Meinzer, FC, Bustamante M, Goldstein G, Franco AC, Rundel PW, Caldas L, Iglar E, Causin F. 1999.** Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. **Tree Physiology**. 19. 717–724. Disponível em: <http://treephys.oxfordjournals.org/content/19/11/717.short>.
- Klink, CA, Machado, RB. 2005.** A conservação do Cerrado brasileiro. **Megadiversidade**. 1. 1. 147-155.
- Lenza E, Klink CA. 2006.** Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. **Revista Brasileira de Botânica**. 29. 4. 627-638.
- Lima JEFW, da Silva, EM. 2005.** Estimativa da produção hídrica superficial do Cerrado brasileiro. Em: *Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação*. MMA. Brasília, DF. 63-72.
- Monteiro JAF, Prado CHBA. 2006.** Apparent carboxylation efficiency and relative stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in an evergreen cerrado species during water stress. **Photosynthetica**. 44, 1, 39-45. doi: 10.1007/s11099-005-0156-1.
- Prado CHBDA, Wenhui Z, Cardoza Rojas MH, Souza GM. 2004.** Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. **Brazilian Journal of Plant Physiology**. 16, 1, 7-16, 2004. doi: [dx.doi.org/10.1590/S1677-04202004000100002](https://doi.org/10.1590/S1677-04202004000100002).
- Reatto A, Martins ES. 2005.** Classes de solo em relação aos controles da paisagem no bioma Cerrado. Em: A. Scariot, JC Sousa-Silva, JM Felfili (Orgs.), *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação*. 49–59.
- Reich PB et al. 2003.** The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Sciences**. 164. S3. S143-S164.
- Rossatto DR, Hoffmann WA, Franco AC. 2009.** Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest–savanna boundary. **Functional Ecology**. 23. 278. 689-698. Doi: 10.1111/j.1365-2435.2009.01568. x.

Silvério DV, Lenza E. 2010. Phenology of woody species in a typical cerrado in the Bacaba Municipal Park, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brazil. **Biota Neotropica**. 10. 205-216. Doi: 10.1590/S1676-06032010000300024.

Souza JP, Prado CHBA, Damascos MA, Albino ALS. 2009 b. Influence of shoot 552 inclination on irradiance and morphophysiological leaf traits along shoots in Cerrado trees 553 with distinct leaf deciduousness. **Brazilian Journal of Plant Physiology**. 21. 281–290. 554. Doi: 10.1590/S1677-04202009000400004.

Walter BMT. 2006. Fitofisionomias do bioma Cerrado: síntese terminológica e relações florísticas. Tese de Doutorado. Universidade de Brasília Brasil. Disponível em: <http://www.ipef.br/servicos/teses/arquivos/walter,bmt.pdf>.

**Capítulo 1: Estrutura e distribuição no perfil do solo de raízes de arbóreas
do cerrado nos primeiros anos de vida**

*Artigo submetido ao periódico *Annals of Botany* com o título: “Structure and distribution in the soil profile of the cerrado tree roots in the early years of life”.

Artigo original

Estrutura e distribuição no perfil do solo de raízes de arbóreas do cerrado *stricto sensu* nos primeiros anos de vida

Ricardo R. R. da Silva^{1*}, Carlos H. B. A. Prado¹

*¹Departamento de Botânica, Universidade Federal de São Carlos, rodovia
Washington Luiz km 235, cep 13565-905, São Carlos, São Paulo, Brasil*

**Para correspondência: nationalbio2@gmail.com*

kigprado@gmail.com

- **Contexto e Objetivos:** Espécies arbóreas do cerrado apresentam características similares, como a deciduidade foliar, que permitem respostas equivalentes à sazonalidade em um mesmo grupo de espécies sem necessariamente apresentar proximidade taxonômica. Além da permanência da folhagem, outros conjuntos de características podem possibilitar o agrupamento dessas espécies de maneira coincidente, ou não, com grupos fenológicos foliares. Os atributos das raízes foram pouco explorados para a caracterização dos grupos de arbóreas do cerrado. O objetivo desse trabalho foi identificar tais atributos no sistema radicular e suas inter-relações em arbóreas do cerrado, com três anos de idade, crescendo em condições de campo.
- **Métodos:** Utilizamos cinco indivíduos de nove espécies arbóreas crescidas em canteiros sob condições de campo. Após três anos os indivíduos foram retirados dos canteiros de forma íntegra expondo suas raízes. Categorizamos essas raízes em diâmetros diferentes $\leq 0,40$ cm e $\geq 0,41$ cm. Caracterizamos a arquitetura das raízes por meio de uma rede de conectores e nós. Para a quantificação de biomassa seca foi possível separar as raízes em três classes de diâmetros: finas ($\leq 0,30$ cm), médias (entre 0,31 e 0,40 cm) e grossas ($\geq 0,41$ cm).
- **Resultados principais** Decíduas apresentaram arquitetura da raiz com maior valor médio do número de conectores e nós e uma maior distância em conectores entre o nó inicial e final. Esses indivíduos apresentaram maior altura média da copa e profundidade das raízes. A correlação entre a altura da planta e profundidade das raízes foi significativa ($r = 0,704$, $p < 0,05$), somente nas decíduas. Essas espécies também apresentaram o maior valor médio de biomassa seca de raízes finas. A biomassa das raízes finas e médias ocuparam as camadas mais superficiais do solo nas decíduas. Por meio de uma análise multivariada não paramétrica utilizando a altura dos indivíduos, a profundidade máxima das raízes, e a biomassa de raízes finas e grossas foi possível identificar três grupos distintos e coincidentes com a deciduidade foliar.
- **Conclusões** As decíduas apresentaram um sistema radicular relativamente mais vigoroso, atingindo profundidades maiores, e maior biomassa total de raízes finas. Há maior diferenciação do sistema radicular das decíduas no perfil do solo

com raízes de diâmetro fino e médio ocupando camadas mais superficiais e raízes grossas e camadas mais profundas. Os três grupos fenológicos foliares das arbóreas puderam ser separados por meio de diferenças significativas na altura da copa pelas nas características estruturais do sistema radicular e por meio de inter-relações desses atributos.

Palavras chave: altura, arquitetura de raiz, biomassa de raiz, diâmetro de raiz, fenologia foliar, grupos funcionais, profundidade de raiz.

1. INTRODUÇÃO

O domínio vegetacional cerrado abrange, aproximadamente, 2 milhões de km² do território brasileiro (Lima e Silva, 2005; Klink e Machado, 2005). No entanto, 70% dessa área é caracterizada pelo cerrado *stricto sensu* (Felfili e Felfili, 2001). De maneira geral, o cerrado apresenta um período de seca que varia de 5 a 6 meses e a precipitação média anual está entre 1200 e 1800 mm ano⁻¹ (Jackson *et al.*, 1999; Reatto e Martins, 2005). A periodicidade climática do cerrado está associada às diferentes fenologias foliares, arquitetura da copa, fenologia reprodutiva de decíduas, semidecíduas e sempre verdes arbóreas (Souza *et al.*, 2009 b; Borges e Prado, 2014). Outras características são marcantes no cerrado como a composição do solo e a ocorrência frequente de incêndios provocados de forma natural ou artificial (Eiten, 1972).

Ao fim do período seco as espécies decíduas expandem sincronicamente as folhas pré-formadas (Damascos *et al.*, 2005). Espécies semidecíduas perdem parcialmente sua folhagem e as espécies sempre verdes mantêm a folhagem durante todo o período seco (Damascos *et al.*, 2005; Borges e Prado, 2014). As espécies arbóreas decíduas do cerrado e de outras formações savânicas apresentam um sistema radicular que explora perfis mais profundos do solo. De forma contrastante, os indivíduos de espécies sempre verdes apresentam um sistema radicular mais superficial (Jackson *et al.*, 1996; Bucci *et al.*, 2004; Oliveira *et al.*, 2005). Contudo, tais diferenças em sistemas radiculares de espécies arbóreas do cerrado distribuídas em cada grupo fenológico foliar ainda não são claras (Peixoto, 2007). As técnicas de acesso direto são de difícil execução inibindo a obtenção de dados ou de dados confiáveis (Poorter *et al.*, 2011).

Porém, se todo o sistema radicular for removido de forma íntegra é possível avaliar a arquitetura e a distribuição das raízes no solo, bem como a partição de biomassa entre as raízes de diferentes diâmetros. Por meio da análise da arquitetura do sistema radicular íntegro é possível obter informações sobre a quantidade e a topologia dos componentes básicos que formam a rede desse sistema, como proposto por Souza *et al.* (2011) para a porção aérea de arbóreas do cerrado. Os atributos das raízes poderiam mostrar diferenças significativas entre as arbóreas decíduas, semidecíduas e sempre verdes do cerrado como as diferenças identificadas nesses grupos utilizando toda a copa intacta (Souza *et al.*, 2011).

Supomos que as espécies arbóreas decíduas, semidecíduas e sempre verdes nos primeiros anos de vida apresentem características distintas nas raízes. Mais que isso, é possível que espécies distribuídas em cada um dos três grupos apresentem compromisso entre características de diferentes atributos que podem evidenciar estratégias adaptativas (Reich *et al.*, 2003). Nos primeiros anos de vida as espécies arbóreas do Cerrado devem apresentar um sistema radicular capaz de atingir as camadas mais úmidas e profundas do solo. Somente com raízes profundas essas espécies poderiam superar a estação seca de inverno mantendo um balanço de carbono e hídrico anual positivo para atingir a fase adulta. A profundidade e mesmo a distribuição das raízes no solo pode ser distinta e refletir as características de cada grupo fenológico foliar das arbóreas do cerrado (Jackson *et al.*, 1999; Scholz *et al.*, 2016).

Dessa forma o objetivo foi identificar diferenças estruturais no sistema radicular de espécies arbóreas do cerrado *stricto senso*. Diferenças identificadas nas raízes de espécies arbóreas do cerrado poderão revelar inter-relações entre diferentes conjuntos de características. Assim, a inter-relação entre diferentes conjuntos de características pode refletir em síndromes que por sua vez podem induzir respostas adaptativas em indivíduos de diferentes espécies (Reich *et al.*, 2003).

Para as espécies arbóreas decíduas, semidecíduas e sempre verdes do cerrado já nos primeiros anos de vida testamos nesse trabalho as seguintes hipóteses: (1) poderão apresentar diferenças significativas de profundidade e a distribuição da biomassa das raízes no perfil do solo, (2) com uma profundidade, distribuição de biomassa no perfil do solo e com uma alocação de biomassa diferenciada em cada diâmetro de raiz, os grupos fenológicos podem apresentar arquiteturas específicas do sistema radicular.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado no jardim experimental do Departamento de Botânica da Universidade Federal de São Carlos, localizado na cidade de São Carlos-SP (22°00'-22°30' S e 47°30'-48°00' W e altitude de 850 m acima do nível do mar). O clima da região é classificado como Aw segundo a classificação de Köppen, com inverno seco e verão chuvoso. A estação seca abrange os meses de abril a setembro e a estação chuvosa de outubro a março (Prado *et al.*, 2004; Monteiro e Prado, 2006).

Foram utilizados dois tipos de canteiros no jardim experimental, que apresentavam um solo arenoso onde crescia originalmente uma vegetação do Cerrado com fitofisionomia de cerrado *stricto sensu*. Um dos canteiros apresentava comprimento de 15,0 m por 1,5 m de largura e outros três canteiros tinham dimensões de 2,0 m de comprimento por 1,5 m de largura. Os canteiros não apresentavam impedimentos de profundidade e eram delimitados na lateral por uma parede de tijolos com 30 cm abaixo do solo. O maior canteiro foi utilizado para o plantio de seis espécies. Ao longo do canteiro maior o plantio das mudas foi realizado em blocos com espaçamento aproximado de 0,5 m entre indivíduos e espécies. Em cada um dos outros três canteiros foram plantadas outras três espécies, uma espécie por canteiro, com distância de 0,5 m entre os indivíduos.

Espécies arbóreas e deciduidade foliar

As mudas das espécies arbóreas utilizadas foram obtidas com 3 meses de idade no viveiro comercial Camará, localizado na cidade de Ibaté- SP (21°57'17" S e 47°59'48" O e 839 m acima do nível do mar). Foram utilizadas três espécies para cada grupo fenológico foliar e cinco indivíduos para cada uma das espécies totalizando quinze indivíduos por grupo (Tabela 1). Os indivíduos apresentavam três anos de idade na época das medições de altura e arquitetura e biomassa das raízes.

Para a análise dos resultados as espécies foram agrupadas de acordo com a deciduidade foliar em fase adulta por meio de revisão bibliográfica (Tabela 1). Espécies que permanecem sem folhas por aproximadamente 30 dias durante o período de seca

foram classificadas como decíduas. As espécies semidecíduas permanecem com aproximadamente metade de sua área foliar no final da estação seca. Em contraste, as espécies sempre verdes permanecem essencialmente com a mesma área de folhagem durante todo o ano. Para esses agrupamentos fenológicos foliares seguimos a literatura citada na Tabela 1 e a nomenclatura foi atualizada de acordo com a *Angiosperm Phenology Group* (APG III, 2009).

Determinação da altura dos indivíduos e da profundidade máxima da raiz

A altura total (cm) de cinco indivíduos por espécie arbóreas foi mensurada a partir do solo até a inserção da última folha da copa com a utilização de uma fita métrica. A altura foi verificada em dois períodos, em agosto de 2014 (período seco) e em janeiro de 2015 (período chuvoso).

Uma trincheira interna e uma externa ao canteiro foram abertas para, respectivamente, dar acesso às raízes e vazão ao volume de água utilizado para expor o sistema radicular no perfil do solo. A retirada do sistema radicular de forma íntegra do solo foi realizada com o auxílio de um jato de água trabalhando em intensidade reduzida a fim de minimizar a perda de raiz. Durante o processo as raízes foram expostas no perfil do solo que possibilitou a determinação da profundidade máxima (cm) do sistema radicular em campo, com a utilização de fita métrica posicionada no início do sistema radicular próximo a superfície do solo até o ápice da raiz mais profunda.

Classificação das raízes por diâmetro

Por meio de modificações dos valores de diâmetros utilizados na metodologia descrita por Cavalier (1992) classificamos as raízes em três categorias. As raízes finas apresentaram diâmetro menor ou igual a 0,30 cm, médias com diâmetro entre 0,31-0,40 cm e as grossas acima de 0,41 cm. Tais categorias foram necessárias para identificar a distribuição das raízes no solo, determinar a alocação de biomassa e viabilizar a representação da arquitetura do sistema radicular. A determinação dos diâmetros das raízes foi realizada com o auxílio de um paquímetro digital (Kingtools). Os diâmetros das raízes foram obtidos em milímetros, porém, para a padronização das unidades de medidas foi realizada a conversão para centímetros (cm).

No caso da distribuição das raízes no perfil do solo as raízes com diâmetro fino e médio formaram uma única categoria (finas-médias). Essa categoria única foi necessária

devido às dificuldades de identificação adequada das raízes e sua posição no solo durante a escavação em campo do sistema radicular desde o colo da planta até o ápice mais profundo no perfil do solo. A determinação da distribuição das raízes em relação à profundidade do solo foi realizada em campo com a utilização de fita métrica e do paquímetro conforme o desenvolvimento da escavação. Após a retirada do canteiro cada indivíduo foi transportado até o laboratório para a caracterização e separação das raízes nos três diferentes diâmetros.

Arquitetura da raiz e biomassa seca

Para obtermos informações da arquitetura do sistema radicular utilizamos uma adaptação da metodologia descrita por Souza *et al.* (2011) que descreveu a arquitetura da copa em espécies estabelecidas arbóreas do cerrado. Assim, o sistema radicular foi representado por meio de uma rede com dois componentes básicos, o nó e o conector utilizados apenas as raízes grossas, com diâmetro maior que 0,41 cm.

O início da rede subterrânea das raízes é o ponto de transição entre o caule e a raiz, ou seja, a região do colo da planta. Nessa região do colo está localizado o nó inicial da rede que representa o sistema radicular. A origem de cada ramificação da raiz grossa foi considerada um nó da rede. Portanto, a localização de um nó é o local de ramificação da raiz grossa que se desenvolveu por meio do periciclo da raiz original emitindo a ramificação. Distâncias menores que 1,0 cm entre os pontos de emissão de raízes sobre uma mesma raiz parental grossa (acima de 0,41 cm) foram consideradas como parte da mesma região nodal. Os conectores do sistema radicular foram considerados como as porções das raízes que conectavam os nós.

Todo nó da rede recebeu apenas um conector, mas produziu dois ou mais conectores durante o crescimento. Portanto, os nós geralmente apresentaram três conectores. Os nós regulares foram mais frequentes nas raízes grossas estudadas e apresentaram três conectores. Um dos conectores do nó regular deu origem ao próprio nó e os outros dois foram originados nesse mesmo nó. Os nós de emissão apresentaram quatro ou mais conectores, um conector que deu origem ao nó e três ou mais conectores emitidos por esse nó. O conector mais antigo é o que deu origem ao nó, e os outros conectores são emitidos a partir desse nó. O nó final foi o localizado na extremidade distal das raízes, ou seja, o último nó das raízes grossas do sistema radicular. Os nós emissores que emitem três ou mais conectores foram pouco frequentes (Souza *et al.*, 2011).

O critério de avaliação da distância entre cada nó consistiu na contagem do número de conectores encontrados entre os diferentes tipos de nós. Assim, a distância entre o nó inicial e o final (IF) foi dada pela soma dos conectores existentes entre esses nós. Utilizando o mesmo critério, a distância medida em número de conectores entre o nó inicial e o nó emissor resultou na distância entre esses nós (IE). Ainda, o número de conectores entre dois nós finais vizinhos resultou na distância entre os nós finais da rede de raízes grossas (FF). A distância mínima de conectores entre um nó regular e o nó emissor foi obtida pela contagem do número mínimo de conectores necessários para conectar esses nós. Essa distância foi designada como RE (Souza *et al.*, 2011). As raízes de cada indivíduo foram secas em estufa com temperatura de 60° C (Fanen LTDA- São Paulo, Brasil) até atingirem massa seca constante. Posteriormente, cada categoria de raiz teve sua biomassa seca determinada em balança analítica digital (Mettler, modelo AE 260 Delta Range, Suíça). A obtenção da biomassa total do sistema radicular e da categoria de raízes finas-médias de cada indivíduo foi determinada por meio da soma de biomassa seca de cada uma das categorias correspondentes.

Análises estatísticas

Os resultados obtidos de todos os parâmetros avaliados foram apresentados como média±erro padrão. Aplicamos o teste de Shapiro-Wilk (Zar, 1999) para verificar a normalidade dos dados. Em seguida, aplicamos o teste não paramétrico Kruskal-Wallis admitindo diferenças significativas para valores de $p < 0,05$. Utilizamos o programa estatístico Biostat 5.0 (Ayres *et al.*, 2007) para a aplicação de ambos os testes. Foi realizado teste de correlação de Spearman para variáveis não paramétricas de altura das espécies mensurada no período chuvoso em função da profundidade máxima das raízes por meio do programa Biostat 5.0 (Ayres *et al.*, 2007). Por meio desses testes identificamos conjuntos de características nos atributos acima e abaixo do solo que não eram fortemente correlacionados ($r < 0,7$) e apresentaram diferenças significativas entre os grupos das decíduas, semi decíduas e sempre verdes.

Para os conjuntos de características diferentes significativamente ($p < 0,05$) e não fortemente correlacionadas ($r < 0,7$) aplicamos a análise multivariada não paramétrica (NPMANOVA) agrupando os dados em diferentes categorias: quantidade de nós regulares e a distância entre o nó inicial e o final (arquitetura da raiz), altura da copa e comprimento máximo de raiz (dados com medidas lineares), biomassa de raízes finas e

grossas (biomassa de raízes). Dessa forma, foi possível identificar quais grupos de características poderiam separar significativamente as espécies arbóreas estudadas. Essa análise permite a comparação de dois grupos de objetos apresentando uma ou mais variáveis em categorias. Esse teste capturou a significância da diferença entre os grupos por meio das distâncias entre os pares de valores em cada matriz de dados e de permutas desses valores nas matrizes (Anderson 2001). Utilizamos o teste de Bray-Curtis para quantificar a diferença ou dissimilaridade entre os grupos fenológicos foliares com 9.999 permutas. Para a análise de NPMANOVA e para o teste de Bray-Curtis foi utilizado o programa estatístico Past 2.17 (Hammer *et al.* 2001).

3. RESULTADOS

O grupo das espécies decíduas apresentou valor médio do total de conectores (67) quase duas vezes maior que as semidecíduas (34) e sempre verdes 43 (Fig. 1 A). O valor médio do total dos nós foi maior para as decíduas (28) em relação às semidecíduas (14) e sempre verdes (18) (Fig. 1 B). Os valores significativamente maiores ($p < 0,05$) para as decíduas em relação às semidecíduas e sempre verdes também ocorreu para a média dos nós regulares, finais e distância entre nó inicial e final nas raízes (Fig. 1 C-E). Em nenhuma das variáveis relacionadas à arquitetura da raiz ocorreu diferença significativa entre semidecíduas e sempre verdes (Fig. 1 A-E).

A altura (cm) dos indivíduos para ambos os períodos estudados (seca e chuva) apresentou valores médios significativamente ($p < 0,05$) maiores para as decíduas (Tabela 2). Para o período seco as espécies decíduas mostraram uma altura média maior que o dobro do valor médio das semidecíduas. No período chuvoso a altura média das decíduas foi mais que o dobro tanto em relação às semidecíduas quanto às sempre verdes (Tabela 2). As semidecíduas e as sempre verdes não apresentaram diferenças significativas para a altura da copa em nenhum dos dois períodos estudados (Tabela 2). A biomassa total e a profundidade máxima atingida pelas raízes também foram significativamente maiores nas decíduas (Tabela 2). A profundidade máxima da raiz foi a favor da decíduas foi maior que 1,4 vezes em relação às semidecíduas ou às sempre verdes. A biomassa total das raízes nas decíduas foi 3,8 e 1,9 vezes maior que nas semidecíduas e sempre verdes, respectivamente. Por outro lado, as semidecíduas e as sempre verdes não diferiram para o valor total de biomassa nas raízes e apenas a biomassa total foi diferente significativamente entre os três grupos (Tabela 2).

Nas raízes finas e grossas contribuíram mais para a diferença de biomassa seca do sistema radicular em favor das decíduas. Para as raízes finas as decíduas apresentaram o maior valor médio de biomassa seca em relação aos outros grupos (Tabela 3). Por outro lado, as raízes grossas das decíduas só foram significativamente maiores em termos de biomassa seca em relação às semidecíduas (Tabela 3). Não ocorreram diferenças significativas entre os grupos fenológicos foliares para os valores de biomassa seca de raízes médias (diâmetro entre 0,31-0,40 cm, Tabela 3).

De maneira conjunta, as raízes finas e médias (finas-médias) atingiram uma profundidade menor para as decíduas ($38,8 \pm 3,4$ cm) em relação às semidecíduas

($52,8 \pm 9,8$ cm) e às sempre verdes ($63,3 \pm 5,2$ cm) como mostra a figura 2 A. Ou seja, as decíduas apresentam maior biomassa de raízes finas-médias ($48,7 \pm 10,3$ g) e essas raízes ocupavam as camadas mais superficiais do solo em relação às semidecíduas ($22,6 \pm 4,5$ g) e sempre verdes ($17,8 \pm 2,6$ g). Para as raízes grossas a maior profundidade foi nas decíduas, mas ocorreu diferença significativa somente entre decíduas e as semidecíduas ($148,4 \pm 12,2$ cm e $94,5 \pm 4,6$ cm respectivamente) (Fig. 2 B).

Sumarizando os dados para as raízes, as decíduas apresentam raízes com um número médio maior de componentes da rede (conectores e nós) e uma maior distância média entre nó inicial e final em uma rede representada por raízes grossas (diâmetro $\geq 0,41$ cm, Fig. 2 A, B, C, D e E). As decíduas apresentaram maior biomassa seca de raízes finas e do total das raízes (Tabelas 2 e 3), bem como a maior profundidade atingida pelo sistema radicular (Tabela 2). Por outro lado, as raízes finas e de diâmetro médio nas decíduas ocuparam as camadas mais superficiais do solo contrastando com a maior profundidade atingida pelo seu sistema radicular. As sempre verdes e as semidecíduas se assemelham no número de componentes da rede e em todas as distâncias entre os diferentes tipos de nós (Fig. 1). Essa semelhança também foi obtida na profundidade máxima do sistema radicular (Tabela 2), e na partição da biomassa para as raízes finas e médias (Fig. 2 A e B). As semidecíduas diferiram significativamente dos outros dois grupos fenológicos foliares por meio das raízes grossas, que apresentaram a menor biomassa e ocuparam as camadas mais superficiais do solo (Fig. 2 B).

Por outro lado, as espécies decíduas foram as únicas que apresentaram uma correlação significativa entre a porção aérea e a subterrânea nesse estudo (Fig. 3 A). Ademais, a tendência apresentada pela altura dos indivíduos em função da profundidade máxima das raízes nas decíduas é o inverso em relação às espécies sempre verdes (Fig. 3 C). Considerando os valores de arquitetura de raiz, a altura dos indivíduos em conjunto com a profundidade máxima das raízes e a biomassa seca de raízes finas e grossas foi possível separar os três grupos fenológicos foliares em uma comparação aos pares (Tabela 4). Dessa forma, não há nenhum grupo fenológico foliar que não possa ser separado dos outros dois por meio de medidas lineares (altura da copa e profundidade das raízes), por meio da biomassa de raízes ou utilizando todas as características (arquitetura, medidas lineares e biomassa).

4. DISCUSSÃO

A diferença entre as raízes dos indivíduos de cada grupo fenológico foliar foi evidente (Fig. 4 A, B e C). Nas decíduas um sistema radicular mais profundo, mais extenso (com maior número de conectores e nós) e com maior biomassa é requisito para sustentar o *flush* de folhas em copas novas. Copas nuas não apresentam capacidade de elevação da coluna de água no xilema. Nessas espécies decíduas o desdobramento das gemas no final da estação seca poderia ser facilitado com reserva de água na raiz e com raízes atingindo um perfil do solo mais profundo onde há maior disponibilidade de água durante todo o ano no cerrado (Oliveira *et al.*, 2005). Fitter e Stickland (1991) demonstraram que raízes com mais ramificações como as raízes grossas das decíduas ocorrem geralmente em ambientes com limitação de recursos nutricionais e hídrico como é o caso dos solos oligotróficos do cerrado que são sujeitos às variações de disponibilidade de água ao longo do ano. O solo do cerrado apresenta potencial hídrico maior que -1,5 Mpa a partir de camadas mais profundas que 85,0 cm (Oliveira *et al.* 2005).

A distribuição de raízes finas-médias, em profundidade média de apenas 37 cm nas decíduas pode estar relacionada com a característica de maior eficiência para absorção de água e nutrientes (Fitter, 1991; Freitas *et al.*, 2008). A camada mais superficial do solo no cerrado é onde se encontra a maior disponibilidade de nutrientes em função do acúmulo de matéria orgânica nesse local (Freitas *et al.*, 2008). Um sistema radicular fortemente diferenciado em termos de ocupação do perfil do solo poderia simultaneamente explorar a maior disponibilidade de nutrientes nas camadas mais superficiais e a maior disponibilidade de água nas camadas mais profundas do solo. Por outro lado, as raízes superficiais poderiam absorver rapidamente a água disponibilizada pelas primeiras chuvas na transição do período seco para o chuvoso. Em adição, uma significativa pressão da coluna de água por meio das raízes mais grossas e profundas (Kramer, 1983) poderia também estar envolvida no crescimento inicial das folhas, flores e ramos antes do término da estação seca nas decíduas.

A correlação positiva e significativa entre a altura dos indivíduos e a profundidade máxima das raízes indica uma inter-relação positiva entre a demanda de água da parte aérea e a busca por mais recurso hídrico por meio do sistema radicular. Uma copa mais alta demanda maior tensão na coluna de água no xilema e possibilita maior aquisição do

espaço aéreo, com mais ramos e mais gemas pré-formadas que copas menores nos primeiros anos de vida (Souza *et al.*, 2011). Uma forma de aliviar a tensão no xilema e atender mais ramos e gemas em copas mais altas e livres de folhas seria por meio de um sistema radicular mais profundo com permanente acesso à água e maior biomassa potencializando o estoque de recursos nas raízes. Um sistema radicular de maior porte e mais profundo poderia atender o crescimento sincrônico de folhas e ramos no pico da estação seca. Esse é o caso das decíduas.

As espécies semidecíduas e sempre verdes não mostraram o vigor e nem o desenvolvimento fortemente diferenciado do sistema radicular das decíduas no perfil do solo. Semidecíduas e sempre verdes apresentam um investimento contínuo da parte aérea por meio da emissão de novos ramos e folhas ao longo do ano (Damascos *et al.*, 2005; Borges e Prado, 2014). Por outro lado, a permanência total ou parcial da folhagem nas semidecíduas e sempre verdes mantêm o poder de sucção por meio da transpiração também na estação seca. Com a demanda por água e assimilação de carbono contínua na parte aérea, a transferência de água é facilitada pela própria transpiração e acúmulo de solutos na folhagem, respectivamente. Por outro lado, as semidecíduas com três anos e a menor profundidade máxima do sistema radicular (*Stripnodendron. adstringens*, 82,0 cm) já atingiu camadas do solo do cerrado com valores próximos a -1,5 MPa (Oliveira *et al.*, 2005) nos primeiros anos de desenvolvimento. Portanto, mesmo as SD e SV, com raízes que ultrapassam os 82,0 cm, já apresentam acesso à região do solo com maior disponibilidade de água mesmo durante o período seco.

Para as duas hipóteses apresentadas podemos afirmar que ocorrem diferenças significativas nas raízes para alguns atributos como arquitetura (quantidade de conectores e nós, e distância entre nó inicial e nós finais), na altura dos indivíduos e profundidade máxima e partição de biomassa em diferentes diâmetros das raízes. Ainda, e para a biomassa total entre, pelo menos, dois dos grupos fenológicos foliares. Essas diferenças, além de significativas, ocorreram nos primeiros anos de vida quando a planta ainda está se estabelecendo, após passar por três períodos de estiagem de inverno. Portanto, podemos afirmar que os grupos fenológicos foliares das arbóreas do cerrado certamente configuram grupos funcionais distintos desde o início do ciclo de vida da planta considerando os atributos de raízes.

5. CONCLUSÕES

As decíduas se destacaram dos outros grupos fenológicos na porção aérea, subterrânea e na correlação entre esses compartimentos. Semidecíduas e sempre verdes se diferenciaram somente na porção subterrânea por meio da partição e do total de biomassa das raízes. Os grupos fenológicos foliares puderam ser agrupados com a mesma distribuição de espécies considerando as características do sistema radicular, altura da planta e as inter-relações desses atributos. Portanto, esses grupos fenológicos de arbóreas do cerrado configuram grupos funcionais ao menos desde os primeiros três anos de vida.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao apoio financeiro concedido pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de nível Superior (CAPES) e ao Programa de pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPG-ERN).

Referências

- Almeida CGF, Moreira DLDB, Rodri C. 2009.** Levantamento de Espécies Arbóreas de Matas Ciliares como Subsídio a Implantação de Sistemas Agroflorestas em Áreas de Agricultura Familiar no Vale do Mucuri, Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Agroecologia.** 4. 2. Disponível em: <http://www.aba-agroecologia.org.br/revistas/index.php/rbagroecologia/article/view/8504>.
- Anderson MJ. 2001.** A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral ecology.** 26, 1, 32-46.
- APG IV – The Angiosperm Phylogeny Group. 2016.** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society.** 181. 1-20.
- Ayres M, Ayres JrM, Ayres DL, Santos AS. 2007.** Bioestat Versão 5.0. Belém: Sociedade Civil Mamirauá, Brasil, MCT-CNPq.
- Borges MP, Prado CHBA. 2014.** Relationships between leaf deciduousness and flowering traits of woody species in the Brazilian neotropical savanna. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 209, 1, 73-80. doi: 10.1016/j.flora.2013.10.004.
- Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Scholz FG, Franco AC, Bustamante M. 2004.** Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. **Tree Physiology.** 24, 8, 891-899.
- Cianciaruso MV, Silva IA, Manica LT, Souza JP. 2013.** Leaf habit does not predict leaf functional traits in cerrado woody species. **Basic and Applied Ecology.** 14, 5, 404-412.
- Cavalier J. 1992.** Fine-root biomass and soil properties in a semideciduous and a lower montane rain forest in Panama. **Plant and Soil.** 142, 2, 187-201. doi: 10.1007/BF00010965
- Coutinho LM. 2006.** O conceito de bioma. **Acta Botanica Brasilica.** 20, 1, 13-23. Disponível em: <http://www.scielo.br/pdf/abb/v20n1/02/pdf>.

- Damascos MA, Prado CHBA, Ronquim CC. 2005.** Bud composition, branching patterns and leaf phenology in cerrado woody species. **Annals of Botany.** 96, 1075-1084. doi: 10.1093/aob/mci258.
- do Couto Santos, F. R. 2007.** *Fenologia de espécies arbóreas do dossel e sub-dossel em um fragmento de Mata Atlântica semi-decídua em Caratinga, Minas Gerais, Brasil.* Doctoral dissertation, Universidade Federal de Minas Gerais.
- Paula GAR. 2013.** Perspectiva histórica e estudo de conceitos em ecologia funcional. **Oecologia Australis.** 17, 3. doi: dx.doi.org/10.4257/oeco.2013.1703.02.
- Díaz S, Cabido M. 2001.** Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution.** 16, 11, 646-655. doi: 10.1016/S0169-5347(01)02283-2.
- Eiten G. 1972.** The cerrado vegetation of Brazil. **The Botanical Review.** 38, 2, 201-341.
- Figueiredo PD. 2008.** Fenologia e estratégias reprodutivas das espécies arbóreas em uma área marginal de cerrado, na transição para o semi-árido no nordeste do Maranhão, Brasil. **Revista tropica-ciências agrárias e biológicas.** 2, 2, 8-21.
- Felfili MC, Felfili JM. 2001.** Diversidade alfa e beta no cerrado sensu stricto da Chapada Pratinha, Brasil. *Acta Botanica Brasilica.* 15, 2. doi: dx.doi.org/10.1590/S0102-33062001000200010.
- Fitter AH. 1991.** Characteristics and functions of root systems. Em: *Plant roots: the hidden half.* Marcel Dekker, Inc. New York. 2, 5, 35-46.
- Fitter AH, Stickland TR. 1991.** Architectural analysis of plant root systems 2. Influence of nutrient supply on architecture in contrasting plant species. **New Phytologist.** 118 3, 383-389. doi: 10.1111/j.1469-8137.1991.tb00019.x.
- Freitas TAS, Barroso DG, de Araújo Carneiro JG. 2008.** Dinâmica de raízes de espécies arbóreas: visão da literatura. **Ciência Florestal.** 18, 1, 133-142. doi: 10.5902/19805098.
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001.** PAST-Palaeontological Statistics, ver. 2.17. **Palaeontologia Electronica.** 4, 1, 9. Disponível em: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.

- Ivanauskas NM, Rodrigues RR. 2000.** Florística e fitossociologia de remanescentes de floresta estacional decidual em Piracicaba, São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica.** 23, 3, 291-304. Disponível em: <http://www.scielo.br/pdf/rbb/v23n3/a05v23n3>. Acessado em: 22/12/2015.
- Jackson RB, Canadell J, Ehleringer JR, Sala HMO, Schulze ED. 1996.** A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. **Oecologia.** doi: 108, 3, 389-411. Disponível em http://www2.bren.ucsb.edu/~dturney/port/1996_Jackson.pdf. Acessado em 05/07/2014.
- Jackson PC, Meinzer FC, Bustamante M, Goldstein G, Franco A, Rundel PW, Causin F. 1999.** Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. **Tree Physiology.** 19, 11, 717-724. doi: 10.1093/treephys/19.11.717
- Klink CA, Machado RBA. 2005.** Conservação do Cerrado brasileiro. **Megadiversidade.** 1, 1, 147-155.
- Kramer PJ. 1983.** Water relation of plants. Academic Press: Orlando.
- Lima JEFW, da Silva, EM. 2005.** Estimativa da produção hídrica superficial do Cerrado brasileiro. *Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação*. MMA. Brasília, DF. 63-72.
- Lorenzi H. 1992.** Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Nova Odessa: Editora Plantarum 352p.
- Monteiro JAF, Prado CHBA. 2006.** Apparent carboxylation efficiency and relative stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in an evergreen cerrado species during water stress. **Photosynthetica.** 44, 1, 39-45. doi: 10.1007/s11099-005-0156-1
- Oliveira RS. et al. 2005.** Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. **Functional Ecology.** 19, 4, 574-581. 10.1111/j.1365-2435.2005.01003.x.
- Peixoto MDM. 2007.** *Variações sazonais no metabolismo de carbono e relações hídricas em espécies lenhosas do Cerrado de diferentes grupos funcionais*. Dissertação de

Mestrado, Universidade de Brasília, Brasil. Disponível em: <http://repositorio.unb.br/handle/10482/3209>

- Pirani FR, Sanchez M, Pedroni F. 2009.** Fenologia de uma comunidade arbórea em cerrado sentido restrito, Barra do Garças, MT, Brasil. **Acta Botanica Brasilica.** 23, 4, 1096-1109. Disponível em: <http://www.scielo.br/pdf/abb/v23n4/v23n4a19>. Acessado em: 10/01/2015.
- Poorter H, Niklas KJ, Reich PB, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. 2011.** Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytologist.** 193, 1, 30-50. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x.
- Pott A, Pott VJ. 2003.** Plantas Nativas potenciais para sistemas agroflorestais em Mato Grosso do Sul. SEMINÁRIO SISTEMAS AGROFLORESTAIS E DESENVOLVIMENTO SUSTENTÁVEL.
- Prado CHBA, Wenhui Z, Cardoza Rojas MH, Souza GM. 2004** Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. **Brazilian Journal of Plant Physiology.** 16, 1, 7-16, 2004. doi: [dx.doi.org/10.1590/S1677-04202004000100002](https://doi.org/10.1590/S1677-04202004000100002)
- Reatto A, Martins ES. 2005.** Classes de solo em relação aos controles da paisagem no bioma Cerrado. In A. Scariot, JC Sousa-Silva, JM Felfili (Orgs.), *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação* 49–59.
- Reich PB et al. 2003.** The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Science.** 164, 143-164.
- Rodrigues LA, Carvalho DA, Gomes LJ, Botrel RT. 2002.** Espécies vegetais nativas usadas pela população local em Luminárias, MG. Boletim Agropecuário da Universidade Federal de Lavras 52: 1-34.
- Santos FRC. 2007.** *Fenologia de espécies arbóreas do dossel e sub-dossel em um fragmento de Mata Atlântica semi decídua em Caratinga, Minas Gerais, Brasil.* Tese de Doutorado. Universidade Federal de Minas Gerais, Brasil. Disponível em: https://www.ufmg.br/pos/ecologia/images/documentos/teses_dissertacoes/Disser

tacao_de_Mestrado-Fabiana_Rita_do_Couto_Santos.pdf. Acessado em: 10/03/2015.

Santos CHV, Fisch STV. 2013. Fenologia de espécies arbóreas em região urbana, Taubaté, SP. **Revista Sociedade Brasileira de Arborização Urbana.** 8, 3, 01-17. Disponível em: http://www.revsbau.esalq.usp.br/artigos_cientificos/artigo211sn-publicacao.pdf. Acessado em: 10/03/2015.

Souza JP, Prado CHB, Albino ALS, Damascos MA, Souza GM. 2011. Network analysis of tree crowns distinguishes functional groups of Cerrado species. **Plant Ecology**, 212(1), 11-19. doi: 10.1007/s11258-010-9797-7.

Souza JP et al. 2009. Shoot-foliage relationships in deciduous, semideciduous, and evergreen cerrado tree species. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 21(1), 76-86. doi: 10.1590/S1677-04202009000100009.

Zar JH. 1999. *Biostatistical analysis*. 5^a ed. Pearson Education, India.

Tabela 1: Espécies arbóreas da vegetação do Cerrado estudadas que cresceram em condições de campo durante três anos. Grupos fenológicos foliares (GF), decíduas (DE), semidecíduas (SD), sempre verdes (SV). Referências das deciduidades foliares, nomenclatura vernacular e utilização das famílias e espécies também são mostradas de acordo com *The Angiosperm Phenology Group IV* (APG IV, 2016).

	Espécies, autor (es), família	Nome vernacular	Utilização da espécie como:	Referências
	<i>Platypodium elegans</i> Vogel (Fabaceae-Faboideae)	uruvalheira	Equipamento de transporte movido a animais (canga)	do Couto Santos (2007); Almeida <i>et al.</i> (2009); Rodrigues <i>et al.</i> (2002)
DE	<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan (Fabaceae-Mimosoideae)	angico branco	Produto medicinal, na apicultura	do Couto Santos (2007); Almeida <i>et al.</i> (2009); Pott e Pott (2016)
	<i>Lafoensia pacari</i> A.St.-Hil. (Lythraceae)	dedaleiro; didal	Esteio	Ivanuskas e Rodrigues (2000); Borges e Prado (2014); Rodrigues <i>et al.</i> (2002)
	<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville (Fabaceae-Mimosoideae)	barba-timão	Produto medicinal	Souza <i>et al.</i> , (2011); Borges e Prado (2014); Rodrigues <i>et al.</i> (2002)
SD	<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart. (Annonaceae)	pimenta de macaco	Recuperação de áreas degradadas e uso medicinal	Pirani <i>et al.</i> (2009)
	<i>Casearia sylvestris</i> Sw. (Salicaceae)	guaçatonga; erva-lagarto	Uso medicinal e apicultura	Souza <i>et al.</i> , (2011); Borges e Prado (2014); Rodrigues <i>et al.</i> (2002)
	<i>Tibouchina granulosa</i> (Desr.) Cogn. (Melastomataceae)	quaresmeira	Regeneração de áreas degradadas, reflorestamento urbano	Santos e Fisch (2013);
SV	<i>Dipteryx alata</i> Vogel (Fabaceae-Faboideae)	baru	Utilizada como produto medicinal, e alimentício	Pirani <i>et al.</i> (2009); Borges e Prado (2014); Figueiredo (2008); Pott e Pott (2016)
	<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. (Fabaceae-Caesalpinaceae)	copaiba; pau-d'óleo	Utilizada como produto medicinal, recuperação de áreas degradadas e na construção civil	Pirani <i>et al.</i> (2009); Borges e Prado (2014); Almeida <i>et al.</i> (2009); Rodrigues <i>et al.</i> (2002)

Tabela 2: Valores médios±erro padrão da altura de cada indivíduo (cm) mensurada no período seco (agosto de 2014) e no período chuvoso (janeiro de 2015). Também são amostrados os valores médios±erro padrão de biomassa seca total (g) e a profundidade máxima das raízes (cm). Decíduas (DE); semidecíduas; (SD) sempre verdes (SV). Valores médios±erro padrão em negrito são referentes a cada grupo fenológico foliar. Letras diferentes ao lado das médias indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre os grupos fenológicos foliares para a mesma variável após o teste Kruskal-Wallis

	Espécies	Altura (cm) seca	Altura (cm) chuva	Biomassa to- tal das raízes (g)	Profundidade máxima da Raiz (cm)
DE	<i>P. elegans</i>	94,1±26,8	234,8±46,4	186,0±33,5	182,0±11,9
	<i>A. colubrina</i>	189,2±36,7	250,2±53,9	344,1±85,0	174,8±35,8
	<i>L. pacari</i>	219,8±42,2	262,8±14,1	666,0±98,7	169,6±17,4
		168,7±35,9a	246,4±42,2a	398,7±67,6a	175,5±12,9a
SD	<i>S. adstringens</i>	29,0±2,3	60,1±11,3	50,2±18,6	98,0±10,2
	<i>X. aromática</i>	75,4±6,3	99,3±3,9	118,4±28,0	118,2±8,6
	<i>C. sylvestris</i>	116,0±12,8	152,2±16,6	141,2±18,9	123,4±4,8
		74,0±17,5b	103,6±20,0b	103,3±15,8c	113,2±5,3b
SV	<i>T. granulosa</i>	127,2±10,7	136,3±14,4	198,6±39,6	72,6±5,2
	<i>D. alata</i>	78,2±3,9	99,5±4,2	234,4±36,9	147,0±15,2
	<i>C. langsdorffii</i>	64,4±9,2	83,5±2,9	209,9±61,2	154,2±9,2
		91,6±14,2b	116,4±15,1b	214,3±25,5b	124,6±11,4b

Tabela 3: Valores médios±erro padrão de biomassa das raízes (g) de cinco indivíduos de cada espécie arbórea do cerrado distribuídos em três grupos de fenologia foliar. Decíduas (DE), semidecíduas (SD), sempre verdes (SV). As raízes foram distribuídas em três categorias diferentes de diâmetros: menor que 0,30 cm (finas), entre 0,31 cm e 0,40 cm (médias) e superior que 0,41 cm (grossas). Valores em negrito correspondem aos valores médios±erro padrão dos grupos fenológicos foliares. Letras diferentes ao lado das médias em negrito indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) para a mesma variável após o teste Kruskal-Wallis.

	Espécies	Finas (g)	Médias (g)	Grossas (g)
DE	<i>P. elegans</i>	8,4±0,9	4,7±2,1	172,9±31,2
	<i>A. colubrina</i>	35,8±11,3	7,9±6,8	300,4±73,9
	<i>L. pacari</i>	66,1±4,2	23,3±5,8	576,7±90,0
		36,8±7,3a	11,9±3,6a	350,0±58,4a
SD	<i>S. adstringens</i>	1,5±0,3	1,7±0,1	46,9±18,6
	<i>X. aromatica</i>	15,4±2,7	11,3±2,8	91,7±24,9
	<i>C. sylvestris</i>	24,3±3,5	13,5±2,4	103,5±14,7
		13,7±2,8b	8,8±1,8a	80,7±12,5b
SV	<i>T. granulosa</i>	16,2±3,8	7,4±1,3	175,0±35,2
	<i>D. alata</i>	8,0±0,9	5,3±1,2	221,0±35,3
	<i>C. langsdorffii</i>	5,8±3,0	10,8±4,3	193,4±57,1
		10,0±1,9b	7,8±1,5a	196,5±23,9a

Tabela 4: Teste Não Paramétrico Multivariado de Análises de Variâncias (NPMANOVA) foi realizado em variáveis não fortemente correlacionadas ($r < 0,7$) e diferentes significativamente entre os três grupos fenológicos foliares. Arquitetura de raiz (valor médio de nós regulares-NR e distância média entre nós iniciais e nós finais-IF). Altura (cm) dos indivíduos mensurada para o período seco e chuvoso em conjunto com a profundidade máxima das raízes (cm). Biomassa seca (g) de raízes finas e raízes grossas. A última coluna mostra o resultado do teste aplicado simultaneamente a todos os conjuntos de características. Decíduas (DE), semidecíduas (SD), sempre verdes (SV). Valores em negrito representam diferença significativa ($p < 0.05$) entre os grupos fenológicos foliares.

	Quantidade de NR e distância entre IF	Altura e profundidade	Biomassa de raízes finas e grossas	Todos conjuntos de características
	p	p	p	p
DE e SD	0,0602	0,0002	0,0002	0,0002
DE e SV	0,2046	0,0006	0,0334	0,0014
SD e SV	0,5625	0,0285	0,0006	0,0019

Fig. 1: Valores médios±erro padrão do total de conectores (A), nós totais (B), nós regulares (C), nós finais (D) e distância média entre conectores iniciais e finais (E) em raízes grossas de cinco indivíduos para cada grupo fenológico foliar. Decíduas (DE), semidecíduas (SD) e sempre verdes (SV). As diferenças significativas ($p < 0.05$) de valores médios para a mesma variável entre os grupos fenológicos foliares após o teste de Kruskal-Wallis são indicadas por letras acima de cada coluna em cada painel.

Fig. 2: (A) distribuição de biomassa seca média±erro padrão das raízes finas-médias (diâmetro < 0.40 cm) em relação ao perfil do solo (cm). (B) distribuição de biomassa seca de raízes grossas em relação ao perfil do solo (cm). Decíduas (DE), semidecíduas (SD) e sempre verdes (SV). As diferenças significativas ($p < 0.05$) entre os grupos fenológicos foliares para a mesma variável após o teste de Kruskal-Wallis são indicadas por letras abaixo de cada barra. Letras diferentes abaixo de cada barra indicam diferença significativa ($p > 0.05$) entre grupos fenológicos foliares para a mesma variável.

Fig. 3: Média dos valores de altura (cm) mensurada no período chuvoso em função da média dos valores de profundidade máxima do sistema radicular (cm). (A) apenas as decíduas apresentaram correlação significativa ($p < 0.05$). Decíduas ■. Semi decíduas ▲. Sempre verdes ●. Cada símbolo é referente ao valor médio de quinze indivíduos distribuídos em cada grupo fenológico foliar. As equações de ajustamento, valor de R^2 e o valor de p estão na região superior direita de cada painel.

Fig. 4: Diferença na distribuição do sistema radicular de indivíduos arbóreos do cerrado representantes dos grupos fenológicos foliares decíduas, semidecíduas e sempre verdes. (A) indivíduo da espécie *Lafoensia pacari* representante do grupo das decíduas; (B) *Casearia sylvestris* representante do grupo das semidecíduas; (C) *Copaifera langsdorffii* representante do grupo das sempre verdes. Cada segmento azul da fita métrica é referente a dez centímetros.

Fig. 1:

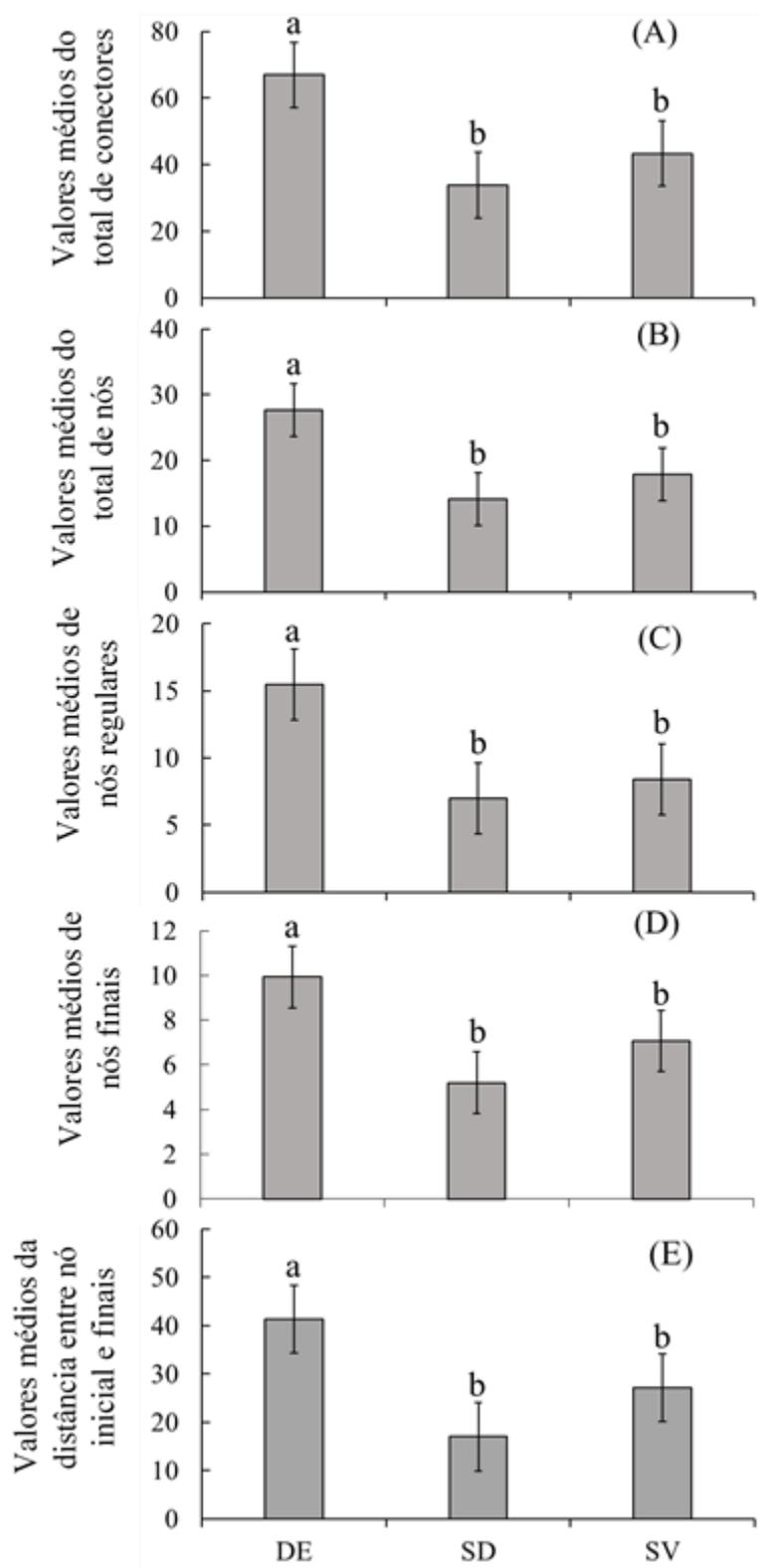


Fig. 2:

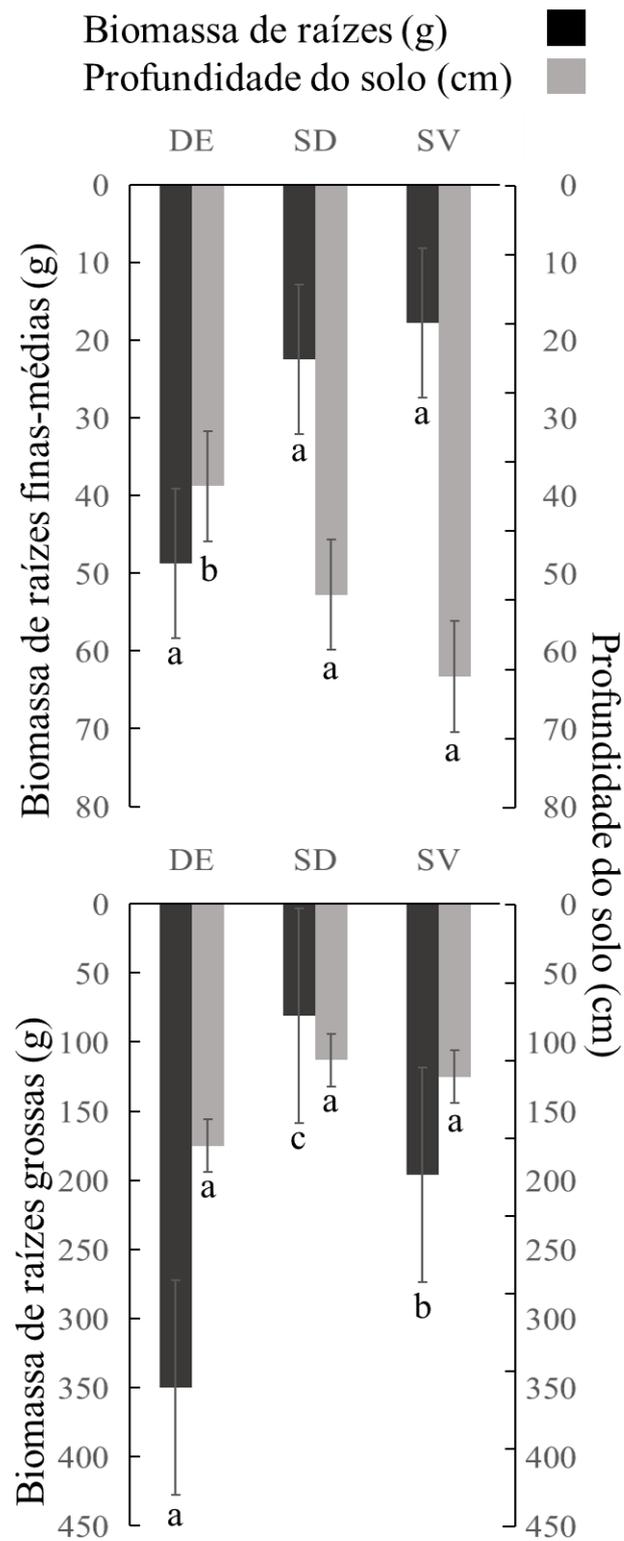


Fig. 3:

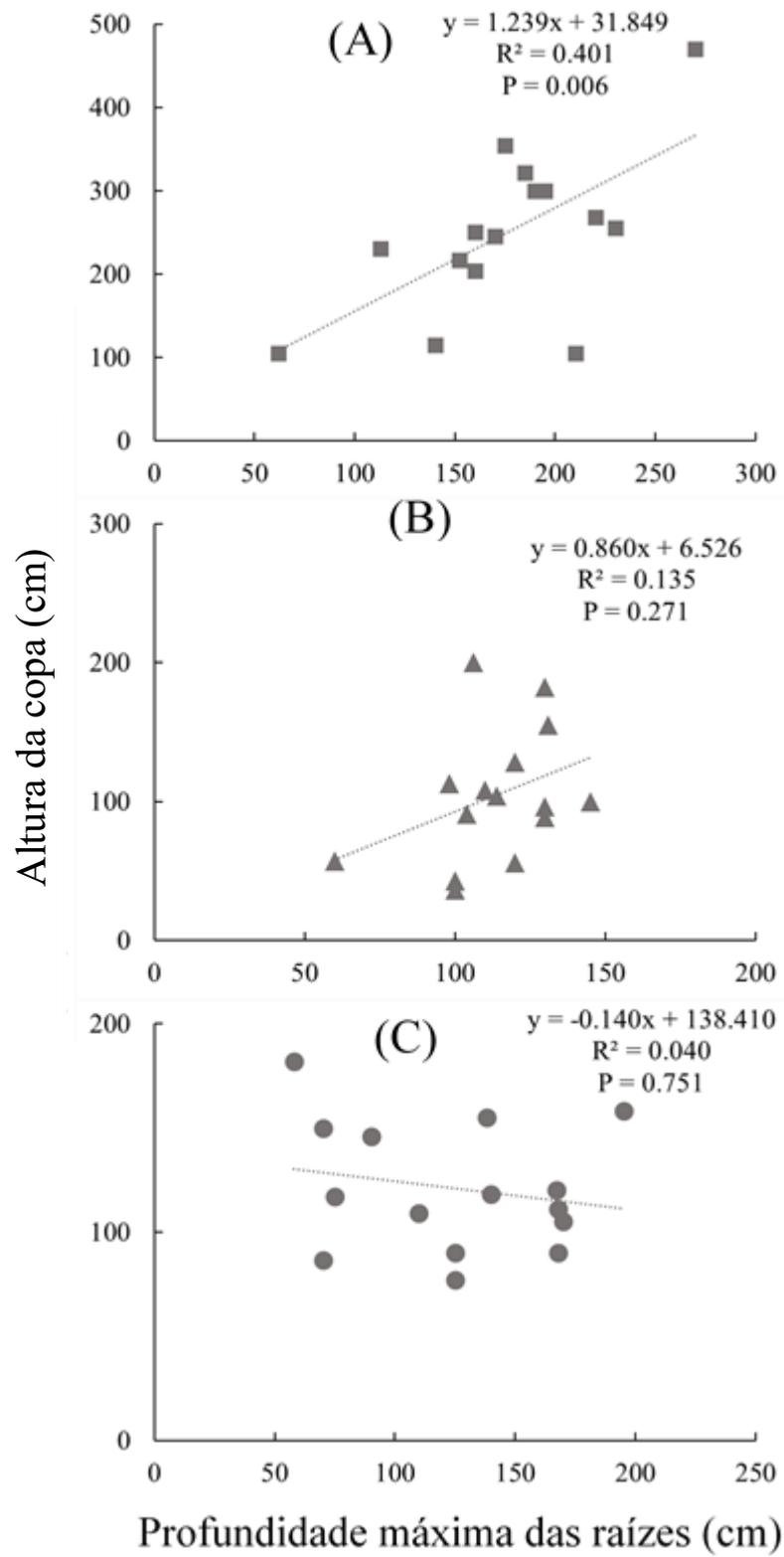
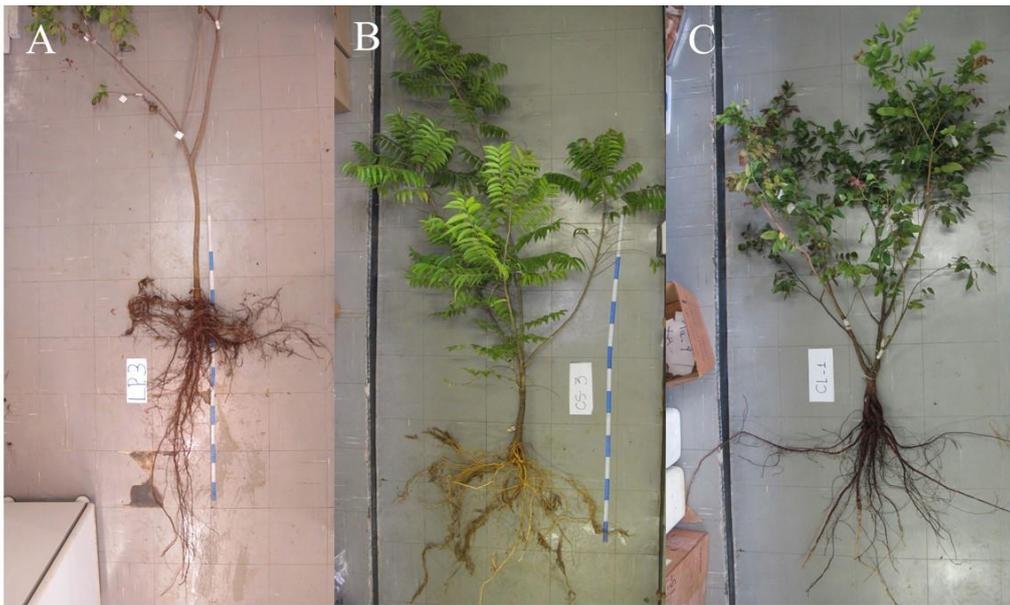


Fig. 4:



Capítulo 2: Características físicas da copa, caule e raízes de arbóreas do cerrado nos primeiros anos de vida *

*Artigo a ser submetido no periódico *Annals of Botany* com o título: “Características físicas da copa, caule e raízes de arbóreas do cerrado nos primeiros anos de vida”.

Artigo original

Características físicas da copa, caule e raízes de arbóreas do cerrado nos primeiros anos de vida

Ricardo R. R. da Silva^{1*}, Carlos H. B. A. Prado¹

¹Departamento de Botânica, Universidade Federal de São Carlos, rodovia Washington Luiz km 235, cep 13565-905, São Carlos, São Paulo, Brasil

**Para correspondência: nationalbio2@gmail.com*

- **Contexto e Objetivos** Características da copa já permitiram identificar grupos funcionais coincidentes com grupos fenológicos foliares em arbóreas adultas do cerrado. No entanto, essas características e outras associadas às raízes e grupos funcionais não foram estudadas desde os primeiros anos de vida. O objetivo desse trabalho foi o de identificar atributos na copa, na raiz e suas inter-relações em arbóreas decíduas (DE), semidecíduas (SD) e sempre verdes (SV) do cerrado desde os primeiros anos de vida crescendo em condições de campo. Por meio dessas características e suas inter-relações foi possível testar a existência de grupos funcionais, a distribuição das espécies nesses grupos e a coincidência dos grupos funcionais com grupos fenológicos foliares
- **Métodos** Utilizamos cinco indivíduos em cada uma de nove espécies arbóreas distribuídas em DE, SD e SV com 3 anos de idade crescidas em canteiros sob condições de campo. Foram determinadas a arquitetura da copa, o comprimento e o número de folhas por ramo, a área da secção transversal do caule na altura do colo e a biomassa nos compartimentos aéreo e subterrâneo. Os grupos fenológicos foliares foram comparados por meio da média dos valores obtidos utilizando o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis ($p < 0,05$). Para a comparação dos grupos por meio de uma análise multivariada não paramétrica (NPMANOVA) utilizamos os resultados em 5 categorias: arquitetura da copa, relação ramo-folha, biomassa total e compartimentada, relação ramo-folha, e todos os valores em conjunto.

- **Resultados principais** Valores médios maiores ($p < 0,05$) relacionados à aquisição e manutenção do espaço aéreo foram encontrados nas DE: biomassa aérea, comprimento dos ramos, número de folhas por cm de ramo, razão entre a área da secção transversal do caule/biomassa aérea. As DE também apresentaram o maior valor de biomassa subterrânea e de biomassa total da planta. Diferenças significativas entre DE-SV, SD-SV e DE-SD ocorreram em 10, 11, e 14 dos 20 parâmetros avaliados, respectivamente. Os 3 grupos fenológicos apresentaram diferenças significativas na porção aérea (quantidade total de folhas por ramo) em toda a planta (biomassa do compartimento heterotrófico) e na razão entre a área transversal do caule/biomassa aérea. Por meio da NPMANOVA os três grupos se diferenciaram ($p < 0,05$) para os resultados agrupados por biomassa, nas relações ramo-folhagem e área-biomassa e em todos os resultados considerados em conjunto.
- **Conclusões** DE, SD e SV formam grupos funcionais de arbóreas, pois se diferenciaram significativamente por meio de características isoladas, agrupadas em categorias ou quando todas as características estudadas foram utilizadas simultaneamente. A deciduidade foliar é apenas uma de várias características de cada um dos grupos. Cada grupo fenológico foliar apresenta uma síndrome, uma competência e uma estratégia adaptativa para a obtenção, uso e estoque de recursos desde os primeiros anos de vida.

Palavras chave: decíduas, fenologia foliar, grupos funcionais, semidecíduas, sempre verdes.

1. INTRODUÇÃO

A periodicidade climática impõe diferentes fenologias foliares em arbóreas do cerrado (Damascos *et al.* 2005; Borges e Prado, 2014). Esses grupos fenológicos apresentam também características próprias na arquitetura da copa (Souza *et al.*, 2009 b, Souza *et al.* 2011). Um grupo de espécies que apresenta características comuns e responde de maneira similar aos estresses ambientais pode ser classificado como grupo funcional. Assim, não é apenas a presença de determinada característica que define um grupo funcional, mas as inter-relações entre os conjuntos de características e suas inter-relações que resultam em respostas similares aos estresses ambientais (Reich *et al.*, 2003).

O domínio cerrado é um mosaico vegetacional que abrange cerca de 24% do território brasileiro (2 milhões de km²) (Lima e Silva, 2005; Klink e Machado, 2005). Existem vários tipos de fisionomias no cerrado e uma delas é o cerrado *stricto sensu* que ocupa quase 75% de todo o domínio (Felfili e Felfili, 2001). De maneira geral, o cerrado apresenta um período de seca que varia entre 5 e 6 meses e a precipitação média anual é de 1.200 a 1800 mm ano⁻¹ (Jackson *et al.*, 1999; Reatto e Martins, 2005).

As espécies arbóreas no cerrado podem ser classificadas como decíduas (DE) semidecíduas (SD) e sempre verdes, SV (Souza *et al.*, 2009 a; 2009 b; Bulhão e Figueiredo, 2002; Damascos *et al.*, 2005; Lenza e Klink, 2006; Silvério e Lenza, 2010; Souza *et al.*, 2011; Borges e Prado, 2014;). DE perdem a folhagem no pico do período seco e permanecem sem folhas por aproximadamente seis semanas. Próximo ao fim do período seco as decíduas expandem sincronicamente suas folhas pré-formadas (Damascos *et al.*, 2005; Lenza e Klink, 2006). Já as espécies semidecíduas apresentam grau de deciduidade de acordo com a duração e intensidade do período seco e mantêm cerca de 30 a 50% de sua folhagem durante esse período (Lenza e Klink, 2006; Borges e Prado, 2014). As espécies sempre verdes mantêm a mesma área da folhagem produzindo novas folhas durante todo o ano. Diferentemente das decíduas, a produção foliar das sempre verdes é realizada por meio de neoformação, ou seja, não apresentam gemas com folhas pré-formadas (Damascos *et al.*, 2005).

Avaliar a arquitetura da copa de espécies arbóreas de maneira íntegra pode revelar o padrão de aquisição do espaço aéreo e o tipo de transporte de água e nutrientes por seus vasos condutores (Fisher e Honda, 1979; Souza *et al.*, 2009 b; Souza *et al.*, 2011). Por meio do estudo da arquitetura também é possível obter informações sobre componentes

estruturais (conectores e nós) e a topologia (as regras de conexão dos componentes básicos) da copa (Turcotte *et al.*, 1998; Souza *et al.*, 2011).

Árvores decíduas já bem estabelecidas no ambiente apresentam poucos conectores e nós devido ao número reduzido de ordens de ramos que produzem durante o ano (Damascos *et al.*, 2005; e Souza *et al.*, 2011). De maneira contrastante, as árvores semidecíduas e sempre verdes adultas podem mostrar um elevado número de conectores e nós (Souza *et al.*, 2011). Porém, a utilização de características isoladas de arbóreas do cerrado pode falhar na identificação de grupos funcionais (Cianciaruso *et al.*, 2013). Por outro lado, as inter-relações das características podem identificar mais facilmente esses grupos (Borges e Prado 2014). As correlações resultam em síndromes que por sua vez determinam estratégias adaptativas dos grupos funcionais frente aos estresses ambientais (Reich *et al.*, 2003).

Em resposta à sazonalidade do cerrado, indivíduos de espécies distribuídas em cada grupo fenológico foliar podem apresentar diferenças estruturais não só na copa, mas também nas raízes. Essas diferenças podem ser capturadas a partir da análise de populações de órgãos ou mesmo na partição da biomassa na copa e nas raízes. Outros atributos como as relações ramo-folhagem e a secção transversal na altura do colo da planta podem indicar diferenças significativas entre os grupos fenológicos foliares desde seus primeiros anos de vida.

Assim, esse trabalho teve como objetivo principal a obtenção de características e suas inter-relações na copa e na raiz de indivíduos arbóreos do cerrado em seus primeiros anos de vida. Essas características e suas inter-relações podem indicar similaridades que agrupam as espécies decíduas, semidecíduas e sempre verdes independente da proximidade filogenética. Dessa forma, o grau de deciduidade foliar seria apenas mais uma característica comum frente a sazonalidade hídrica no cerrado.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo e clima

A área utilizada foi o jardim experimental do Departamento de Botânica da Universidade Federal de São Carlos, localizado na cidade de São Carlos-SP (22°00'-22°30' S e 47°30'-48°00' W e altitude de 850 m acima do nível do mar). As chuvas nessa área ocorrem entre os meses de outubro a março e o período seco entre abril e setembro (Prado *et al.*, 2004; Monteiro e Prado, 2006). O jardim experimental é localizado em uma região onde havia originalmente cerrado. Dessa forma, o solo apresenta as mesmas características desse domínio (Reatto e Martins, 2005): distróficos, profundos, acidificados e arenoso.

Foram utilizados dois tipos de canteiros que apresentavam um solo arenoso friável. Um dos canteiros apresentava comprimento de 15,0 m por 1,5 m de largura e outros três canteiros tinham dimensões de 2,0 m de comprimento por 1,5 m de largura. Esses canteiros não apresentavam obstáculos na profundidade e eram delimitados lateralmente por uma parede de tijolos com 30 cm de profundidade. O maior canteiro foi utilizado para o plantio de seis espécies onde as mudas de uma mesma espécie foram plantadas em blocos de cinco indivíduos por espécie. Cada indivíduo e cada bloco de espécie eram equidistantes com espaçamento de 0,5 m. Em cada um dos outros três canteiros foram plantadas outras três espécies, uma espécie por canteiro, com distância de 0,5 m entre os indivíduos.

Espécies arbóreas e deciduidade foliar

As mudas das espécies arbóreas utilizadas foram obtidas com 3 meses de idade no viveiro comercial Camará, localizado na cidade de Ibaté- SP (21°57'17" S e 47°59'48" O e 839 m acima do nível do mar). Essas espécies pertenciam a seis famílias diferentes distribuídas em três grupos fenológicos foliares que apresentam importância econômica, cultural e na recuperação de áreas degradadas.

As espécies *Platypodium elegans* Vogel, *Lafoensia pacari* A. St.- Hil. tem seus ramos e caules utilizados como equipamentos agrícolas. As espécies *Anadenanthera*

colubrina (Vell.) Brenan, *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville e *Casearia sylvestris* Sw. têm aplicação como produtos medicinais e como equipamento de suporte na apicultura. Ainda, a espécie *Dipteryx alata* Vogel é utilizada, principalmente, para a extração de sua castanha que é muito utilizada para consumo humano. Para áreas de regeneração e reflorestamento são empregadas as espécies *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart., *Tibouchina granulosa* (Desr.) Cogn. E *Copaifera langsdorffii* Desf (Rodrigues *et al.*, 2002; Pott e Pott, 2016).

A distribuição das espécies em grupos fenológicos foliares foi realizada por meio de revisão bibliográfica (Tabela 1). A nomenclatura de cada espécie seguiu as normas do *Angiosperm Phylogeny Group IV* (APG IV, 2009). Foram utilizadas três espécies para cada grupo fenológico foliar e cinco indivíduos para cada uma das espécies, totalizando quinze indivíduos por grupo. Os indivíduos apresentavam três anos de idade no início do presente estudo.

Avaliação da rede por meio de análise de conectores e nós

A arquitetura da copa de cada indivíduo das arbóreas do cerrado foi representada por meio de uma rede com dois componentes básicos, o conector e o nó (Souza *et al.* 2011). Foram avaliados todos os ramos de todos os quarenta e cinco indivíduos sem danos à copa. A origem de cada ramificação da copa foi considerada como um nó da rede. Portanto, a localização de um nó foi a base de um ramo que se desenvolveu a partir de uma gema do ramo parental durante o período de crescimento. Nessa região nodal um ou mais ramos podem ser emitidos a partir de gemas sobre o ramo parental. O meristema apical, geralmente localizado na periferia da copa, pode continuar o crescimento do ramo em extensão. Os conectores da rede da porção aérea são considerados o tronco e os ramos que são conectados pelos nós. A partir da superfície do solo até a periferia da copa todos os nós e conectores foram registrados em cada indivíduo de cada espécie.

Os diferentes nós foram classificados como nó regular (NR) que apresenta três conectores, nó de emissão (NE) com quatro ou mais conectores, nó inicial (NI) que é o primeiro nó da rede e nó final (NF) localizado na porção distal dos ramos. Os nós de emissão apresentam um conector que deu origem ao nó e três ou mais conectores emitidos por esse nó. O nó final foi o nó localizado na extremidade dos ramos.

O critério de avaliação da distância entre cada nó foi a mesma utilizada por Souza *et al.* (2011) que consiste em contagem do número de conectores encontrados entre os diferentes tipos de nós em determinada rede. Sendo assim, a distância entre o nó inicial e o final foi o resultado do número de conectores existentes entre esses nós, e a distância foi designada como IF.

Comprimento dos ramos, biomassa de ramos, folhas e raízes

O comprimento de cada ramo da copa foi determinado a partir da inserção do ramo até a inserção da última folha no mesmo ramo ao final da estação de crescimento após 3 anos. Dessa maneira, obtivemos o comprimento de cada ramo com o auxílio de uma fita métrica graduada em centímetros. Assim, obtivemos o total no comprimento de cada ramo ao final de três anos de crescimento independentemente da idade de cada ramo.

Para obtenção da biomassa seca cada indivíduo foi retirado do canteiro com o auxílio de um jato de água em baixa intensidade direcionado para as raízes. Em laboratório cada ramo de cada indivíduo foi separado de suas folhas. Dessa maneira, obtivemos a biomassa seca de cada eixo de ramo (ramo sem folhas) e folhas separadamente. O sistema radicular foi separado de cada indivíduo para a determinação da respectiva biomassa seca. Ramos, folhas e raízes foram armazenados em pacotes de papel e secos em estufa a 60 °C (Cornelissen *et al.*, 2003) até a massa constante.

Determinação da área da secção transversal do caule no colo da planta e relação entre folha e ramo.

Para determinação da área de seção transversal do caule na altura do colo de cada arbórea do cerrado foram realizadas medidas de dois raios, um maior e um menor na seção destacada (cm). Assim, foi possível estimar a área total da seção transversal do caule na altura do colo de cada planta (AC) por meio da seguinte fórmula relativa à área da elipse:

$$A = \text{raiomaior} * \text{raiomenor} * \pi$$

Onde A é a área total da secção do caule na altura do colo da planta, raio maior é o maior raio mensurado na secção transversal do caule, raio menor é o menor raio mensurado na secção transversal do caule e o valor de π foi adotado como 3,1416. Dessa forma, foi possível averiguar a relação entre AC (cm²) com número de folhas, biomassa (g) seca da porção aérea e subterrânea, biomassa de folhas e biomassa total das plantas.

As relações folha-ramo foram determinadas por meio da razão entre a biomassa seca de folha pela biomassa seca do eixo do ramo (FE), parte aérea pela subterrânea (AS) e folhas pela porção heterotrófica de toda a planta (FH).

Análises estatísticas

Aplicamos o teste de Shapiro-Wilk (Zar, 1999) para verificar a normalidade dos dados. Em seguida, aplicamos o teste não paramétrico Kruskal-Wallis admitindo diferenças significativas para valores de $p < 0,05$. Utilizamos o programa estatístico Biostat 5.0 (Ayres *et al.*, 2007) para a aplicação de ambos os testes. Os resultados obtidos para a arquitetura da copa, comprimento dos ramos, biomassa heterotrófica e autotrófica, relações ramo-folha, área da secção transversal do caule no colo da planta foram apresentados como média \pm erro padrão. O teste de correlação de Spearman (r_s) foi aplicado para características que foram diferentes significativamente por meio do software Excel (Microsoft Office 2013) para identificarmos conjuntos de características fortemente correlatas.

Conjuntos de características diferentes significativamente ($p < 0,05$) pelo teste de Kruskal-Wallis e não fortemente correlacionados ($r > 0,3$) foram submetidos a uma análise de variância multivariada não paramétrica (NPMANOVA) para identificar quais conjuntos de características poderiam identificar grupos distintos de espécies. O teste NPMANOVA permite a comparação de dois ou mais grupos de objetos que apresentam uma ou n variáveis. Esse teste captura a significância da diferença e a similaridade entre objetos avaliando as distâncias e permutando pares de valores em uma matriz de dados (Anderson, 2001). A avaliação das distâncias e a permuta foi realizada por meio do teste de Bray-Curtis que aplicou 9.999 permutas. Para a aplicação do teste NPMANOVA e de Bray-Curtis foi utilizado o software estatístico Past 2.17 (Hammer *et al.*, 2001).

3. RESULTADOS

A quantidade de nós e conectores totais foram similares entre os três grupos fenológicos foliares (Tabela 2). No entanto, houve diferença significativa ($p < 0,05$) para a distância entre o nó inicial e o final entre as sempre verdes em comparação com as decíduas e semidecíduas (Tabela 2).

O comprimento dos ramos (cm) foi maior para as decíduas em relação às semidecíduas e sempre verdes (Tabela 3). Não apenas o comprimento dos ramos, mas também a quantidade total de folhas por ramo foi maior nas decíduas em relação às sempre verdes. Por outro lado, as semidecíduas apresentaram quase três vezes mais a quantidade de folhas por ramo em comparação com as sempre verdes e uma vez mais que as decíduas (Tabela 3). Portanto, a quantidade total de folhas por ramo foi a única variável capaz de separar os três grupos fenológicos foliares significativamente na Tabela 3.

Em adição, a biomassa aérea, subterrânea, e a biomassa da porção heterotrófica (raízes, caule e ramos) e autotrófica da (folhas) ou mesmo a biomassa total foram maiores para as decíduas em relação às sempre verdes ou semidecíduas (Tabela 4). Assim, todas as variáveis de biomassa apresentadas na Tabela 4 mostraram valores médios significativamente ($p < 0,05$) favoráveis às decíduas. Espécies desse grupo apresentaram biomassa seca da parte aérea em média cinco vezes maior em comparação com as SD e quase quatro vezes comparado com as sempre verdes (Tabela 4). Ainda, a biomassa da parte subterrânea das decíduas foi quase quatro vezes maior que em semidecíduas e quase duas vezes em comparação com as sempre verdes (Tabela 4). A diferença da porção heterotrófica de toda a planta entre as decíduas e semidecíduas foi cerca de cinco vezes a favor das decíduas. Não houve diferença significativa ($p > 0,05$) entre as semidecíduas e as sempre verdes quanto à biomassa seca da parte aérea, subterrânea e biomassa de folhas (Tabela 4). Por outro lado, os três grupos fenológicos foliares foram significativamente diferentes em relação à porção heterotrófica e a biomassa total (Tabela 4).

As relações ramo-folha mostraram que as SD apresentaram maiores valores para a razão entre biomassa seca de folhas por eixo do ramo (FE) e de folha pela porção heterotrófica de toda a planta (FH). Contudo, a razão entre a porção aérea e subterrânea não mostrou diferenças entre os grupos fenológicos foliares (Tabela 5). As SD se diferenciaram significativamente das decíduas e sempre verdes para a área da seção transversal do caule na altura do colo da planta (AC), para a razão entre número de folhas

por AC e na razão biomassa aérea por AC (Tabela 6). Por outro lado, a biomassa total por AC mostrou valores significativamente diferentes entre decíduas e sempre verdes (Tabela 6). De forma contrastante, a razão entre densidade de folhas e biomassa aérea por AC mostraram, respectivamente, total similaridade e diferença entre os grupos fenológicos foliares (Tabela 6).

O teste de correlação de Sперman (r_s) mostrou que as decíduas apresentam maior compromisso entre o comprimento dos ramos em função da biomassa da porção subterrânea e dos nós emissores. Semidecíduas e sempre verdes não apresentaram correlações fortes entre os conjuntos de características (Tabela 7).

Dois conjuntos de características apresentaram distribuição das espécies em três grupos distintos, biomassa e relações área transversal-biomassa (Tabela 8). Ainda, os três grupos não são apenas distintos, mas também coincidentes com os grupos fenológicos foliares das espécies arbóreas estudadas (Tabela 8).

4. DISCUSSÃO

Durante o período chuvoso a arquitetura das decíduas não diferiu em quantidade de componentes estruturais (conectores e nós) em relação aos outros dois grupos fenológicos foliares (Tabela 2). Esses resultados contradizem os encontrados por Souza *et al.* (2011) que apresentaram espécies arbóreas decíduas do cerrado com arquitetura da copa menos extensa (com menores quantidade de conectores e nós) em relação às semidecíduas e sempre verdes. Essa diferença pode estar relacionada com a plasticidade das espécies apresentando ajustes para responder de forma diferenciada em cada fase do ciclo de vida da planta (Reich *et al.*, 2003).

Em cada gema localizada nos ramos parentais de espécies decíduas do cerrado a quantidade de folhas é definida (Damascos *et al.*, 2005). Durante o período de crescimento as folhas expandem em forma de pulso com os ramos. A maior alocação de biomassa em estruturas heterotróficas altera a relação ramo-folhagem. As espécies decíduas destinam grande quantidade de reserva de carboidratos dos seus ramos e caules para a folha na forma de um *flush* (Souza *et al.*, 2015). Como o caule e os ramos ainda estão em formação, essas espécies podem alongar mais o comprimento dos ramos a fim de armazenar carboidratos nessa fase do ciclo de vida.

As decíduas, além de apresentarem maiores valores de componentes básicos da arquitetura e medidas lineares (comprimento de ramo, quantidade de folhas) também mostraram maior biomassa. A perda total das folhas impõe a necessidade de estoque de carbono para produzir novas folhas e ramos ao fim do período seco. Esse estoque é encontrado na porção de material heterotrófico (ramos, caule e raízes). Por outro lado, a produção contínua de folhas das sempre verdes requer maior investimento na construção da folhagem (Souza, BC *et al.*, 2015) e não em armazenamento em porções estruturais. De maneira geral, espécies que coabitam em regiões onde a disponibilidade hídrica é sazonal, ou seja, quando ocorre um período seco bem definido, tendem a apresentar maior alocação de biomassa no sistema radicular (Jackson *et al.*, 1999; Tomlinson *et al.*, 2014). No entanto, a porção subterrânea apresentou menor alocação de biomassa que a aérea (Tabelas 4 e 5).

As características de biomassa e comprimento dos ramos alteram as relações ramo-folha. A relação indica que as espécies DE apresentam uma maior alocação de biomassa em órgãos heterotróficos. Essas características podem estar relacionadas com sua necessidade de maior porção heterotrófica para armazenar carboidratos a fim de atender a floração e o *flush* de folhas simultâneos no final da estação seca. Em adição, como as DE necessitam de acesso permanente a água o investimento em um sistema radicular maior (com maior quantidade de conectores e nós e maior biomassa) pode proporcionar a sustentação de sua produção foliar e floração em *flush* no pico da estação seca.

O maior valor médio da área da seção transversal do caule na altura do colo das espécies decíduas pode ser reflexo da necessidade em prover rapidamente água e nutrientes para folhas e ramos pré-formados. A razão entre o número de folhas e a área da seção transversal do caule na altura do colo indica que uma maior quantidade de folhas deve ser atendida por um caule com maior área de seção transversal. Tais relações entre a biomassa pela área da seção transversal do caule apoiam a ideia que além da diferença de características isoladas também há diferenças nas inter-relações de características que podem proporcionar às espécies melhores respostas à sazonalidade.

As espécies semidecíduas apresentaram ora apresentavam valores médios ora maiores e ora inferiores em relação às decíduas e as sempre verdes. Esse padrão de variação indica uma estratégia diferenciada. Mesmo com esse padrão de variação das

semidecíduas foi possível identificar três grupos diferentes (decíduas, semidecíduas e sempre verdes). Essas diferenças significativas ocorreram nos primeiros anos de vida quando a planta ainda está se estabelecendo após passar por três períodos de estiagem de inverno. Portanto, podemos afirmar que os grupos fenológicos foliares das arbóreas do cerrado certamente configuram grupos funcionais distintos desde o início do ciclo de vida da planta considerando os atributos estudados.

5. CONCLUSÕES

Decíduas, semidecíduas e sempre verdes formam grupos funcionais de arbóreas, pois se diferenciaram significativamente por meio de características isoladas, agrupadas em categorias ou quando todas as características estudadas foram utilizadas simultaneamente. A deciduidade foliar é apenas uma de várias características de cada um dos grupos. Cada grupo fenológico foliar apresenta uma síndrome, uma competência e uma estratégia adaptativa para a obtenção, uso e estoque de recursos desde os primeiros anos de vida.

Agradecimentos

Agradecemos ao apoio financeiro concedido pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de nível Superior (CAPES) e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPG-ERN).

Literatura Citada

- Anderson MJ. 2001.** A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral ecology.** 26. 1. 32-46.
- APG IV – The Angiosperm Phylogeny Group. 2016.** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society.* 181. 1-20.
- Ayres M, Ayres JrM, Ayres DL, Santos AS. 2007.** Bioestat Versão 5.0. Belém: Sociedade Civil Mamirauá, Brasil, MCT-CNPq.
- Borges MP, Prado CHBA. 2014.** Relationships between leaf deciduousness and flowering traits of woody species in the Brazilian neotropical savanna. **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants.** 209. 1. 73-80. doi: 10.1016/j.flora.2013.10.004.
- Bulhão CF, Figueiredo PS. 2002.** Fenologia de leguminosas arbóreas em uma área de cerrado marginal no nordeste do Maranhão. **Revista Brasileira de Botânica.** 25. 3. 361-369.
- Cianciaruso MV, Silva IA, Manica LT, Souza JP. 2013.** Leaf habit does not predict leaf functional traits in cerrado woody species. **Basic and Applied Ecology.** 14. 5. 404-412.
- Cornelissen JHC et al.. 2003.** A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany.** 51. 4. 335-380.
- Damascos MA, Prado CHBA, Ronquim CC. 2005.** Bud composition, branching patterns and leaf phenology in cerrado woody species. **Annals of Botany.** 96. 1075-1084.
- Felfili MC, Felfili JM. 2001.** Diversidade alfa e beta no cerrado sensu stricto da Chapada Pratinha, Brasil. **Acta Botanica Brasilica.** 15. 2. doi: dx.doi.org/10.1590/S0102-33062001000200010.

- Fisher JB, Honda H. 1979.** Branch geometry and effective leaf area: a study of Terminalia-branching pattern. 1. Theoretical trees. **American Journal of Botany.** 66. 633-644.
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001.** PAST-Palaeontological Statistics, ver. 2.17. **Palaeontologia Electronica.** 4. 1. 9. Disponível em: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
- Ivanauskas NM, Rodrigues RR. 2000.** Florística e fitossociologia de remanescentes de floresta estacional decidual em Piracicaba, São Paulo, Brasil. **Revista brasileira de Botânica.** 23, 3, 291-304. Disponível em: <http://www.scielo.br/pdf/rbb/v23n3/a05v23n3>. Acessado em: 22/12/2015.
- Jackson PC et al.. 1999.** Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. **Tree Physiology** 19. 717–724. Disponível em: <http://treephys.oxfordjournals.org/content/19/11/717.short>.
- Klink CA, Machado RBA. 2005.** Conservação do Cerrado brasileiro. **Megadiversidade.** 1. 1. 147-155.
- Lenza E, Klink CA. 2006.** Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. **Rev bras Bot.** 29. 627-638. 2006.
- Lima JEFW, Silva, EM. 2005.** Estimativa da produção hídrica superficial do Cerrado brasileiro. Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação. MMA. Brasília, DF. 63-72.
- Monteiro JAF, Prado CHBA. 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 RS, Bezerra L, Davidson EA, Pinto F, Klink CA, Nepstad DC, Moreira A. 2005.** Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. **Functional Ecology.** 19. 4. 574-581.

- Pirani FR, Sanchez M, Pedroni F. 2009.** Fenologia de uma comunidade arbórea em cerrado sentido restrito, Barra do Garças, MT, Brasil. **Acta Botanica Brasilica.** 23, 4, 1096-1109. Disponível em: <http://www.scielo.br/pdf/abb/v23n4/v23n4a19>. Acessado em: 10/01/2015.
- Pott A, Pott VJ. 2003.** Plantas Nativas potenciais para sistemas agroflorestais em Mato Grosso do Sul. SEMINÁRIO SISTEMAS AGROFLORESTAIS E DESENVOLVIMENTO SUSTENTÁVEL.
- Prado CHBDA, Wenhui Z, Cardoza Rojas MH, Souza GM. 2004.** Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. **Brazilian Journal of Plant Physiology.** 16. 1. 7-16. http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S1677-04202004000100002&script=sci_arttext&tlng=es. Acessado em: 10/09/2014.
- Reatto A, Martins ES. 2005.** Classes de solo em relação aos controles da paisagem no bioma Cerrado. In A. Scariot, JC Sousa-Silva, JM Felfili (Orgs.), *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação* 49–59.
- Reich PB et al.. 2003.** The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Science.** 164, 143-164.
- Rodrigues LA, Carvalho DA, Gomes LJ, Botrel RT. 2002.** Espécies vegetais nativas usadas pela população local em Luminárias, MG. **Boletim Agropecuário.** 52. 1-34.
- Silvério DV, Lenza E. 2010.** Phenology of woody species in a typical cerrado in the Bacaba Municipal Park, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brazil. **Biota Neotropica.** 10. 3. 205-216.
- Souza BC, Oliveira RS, Araújo FS, Lima ALA, RODAL MJN. 2015.** Divergências funcionais e estratégias de resistência à seca entre espécies decíduas e sempre verdes tropicais. **Rodriguésia-Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro.** 66. 1. 021-032. doi: 10.1590/2175-7860201566102.

- Souza JP Prado CHBA, Albino ALS, Damascos MA. 2011.** Network analysis of tree crowns distinguishes functional groups of Cerrado species. **Plant Ecology**. doi: 10.1007/s11258-010-9797-7, 2010.
- Souza JP, Prado CHBA, Albino ALS, Damascos MA. 2009 b.** Shoot-foliage relationships in deciduous, semideciduous, and evergreen cerrado tree species. **Brazil Journal Plant Physiology**. 21.75-86.
- Souza JP, Prado CHBA, Damascos MA, Albino ALS. 2009 a.** Influence of shoot inclination on irradiance and morphophysiological leaf traits along shoots in cerrado trees with distinct leaf deciduousness. **Brazilian Journal of Plant Physiology**. 21. 4. 281-289. <https://dx.doi.org/10.1590/S1677-04202009000400004>
- Tomlinson KW, Poorter L, Bongers F, Borghetti F, Jacobs L, van Langevelde F. 2014.** Relative growth rate variation of evergreen and deciduous savanna tree species is driven by different traits. **Annals of Botany**. 114. 2. 315-324.
- Turcotte DL, Pelletier JD, Newman WI. 1998.** Networks with side branching in biology. **Journal Theoretical Biology**. 193. 4. 577-592.
- Zar JH. 1999.** Biostatistical Analysis. 5^a ed. Pearson Education, India.

Tabela 1: Espécies arbóreas da vegetação do Cerrado estudadas que cresceram em canteiros sob condições de campo durante três anos. Grupos fenológicos foliares (GF), decíduas (DE), semidecíduas (SD), sempre verdes (SV). Referências das decíduas foliares também são mostradas. Foi utilizado o sistema de classificação *The Angiosperm Phylogeny Group IV* (APG IV, 2016) para a identificação das espécies e famílias.

GF	Espécies, autor (es), família	Referências
	<i>Platypodium elegans</i> Vogel (Fabaceae-Faboideae)	Santos (2007)
DE	<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan (Fabaceae-Mimosoideae)	Santos (2007)
	<i>Lafoensia pacari</i> A.St.-Hil. (Lythraceae)	Ivanuskas e Rodrigues (2000); Borges e Prado (2014)
SD	<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville (Fabaceae-Mimosoideae)	Araujo e Haridasan (2007); Souza <i>et al.</i> , (2011); Borges e Prado (2014)
	<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart. (Annonaceae)	Pirani <i>et al.</i> (2009)
	<i>Casearia sylvestris</i> Sw. (Salicaceae)	Souza <i>et al.</i> , (2011); Borges e Prado (2014)
SV	<i>Tibouchina granulosa</i> (Desr.) Cogn. (Melastomataceae)	Santos e Fisch (2013)
	<i>Dipteryx alata</i> Vogel (Fabaceae-Faboideae)	Pirani <i>et al.</i> (2009); Borges e Prado (2014); Figueiredo (2008)
	<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. (Fabaceae-Caesalpinaceae)	Pirani <i>et al.</i> (2009); Borges e Prado (2014)

Tabela 2: Valores médios±erro padrão do total de nós (NO), conectores (CO) e distância entre nó inicial e final (IF) de cinco indivíduos de cada espécie arbórea do cerrado distribuídas entre decíduas (DE), semidecíduas (SD) e sempre verdes (SV). Letras diferentes após as médias em negrito indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre os grupos fenológicos foliares para a mesma variável após o teste Kruskal-Wallis.

	Espécies	NO	CO	IF
DE	<i>Platypodium elegans</i>	6,6±2,8	13,6±5,3	5,6±2,8
	<i>Anadenanthera colubrina</i>	24,8±7,1	46,8±13,0	47,6±17,6
	<i>Lafoensia pacari</i>	122,8±22,5	263,0±49,0	209,8±46,4
		51,4±15,4a	107,8±33,2a	87,7±28,1b
SD	<i>Stryphnodendron adstringens</i>	1,0±0,3	3,0±0,6	0,2±0,2
	<i>Xylopia aromatica</i>	27,4±5,3	55,8±10,7	55,4±14,9
	<i>Casearia sylvestris</i>	91,8±14,4	193,0±29,2	147,6±36,1
		40,1±11,1a	83,9±23,1a	67,7±20,4b
SV	<i>Tibouchina granulosa</i>	86,6±19,9	196,0±43,5	227,6±55,3
	<i>Dipteryx alata</i>	3,8±1,1	8,6±2,1	2,8±1,1
	<i>Copaifera langsdorffii</i>	61,4±9,6	108,2±17,9	114,2±19,5
		50,6±12,0a	104,3±26,1a	114,9±31,8a

Tabela 3: Valores médios±erro padrão do comprimento do ramo (cm), quantidade total de folhas por ramo (folha cm⁻¹) de cinco indivíduos de espécies arbóreas do cerrado com três anos de idade distribuídas entre decíduas (DE), semidecíduas (SD) e sempre verdes (SV). Letras diferentes após as médias em negrito indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre os grupos fenológicos foliares.

	Espécies	Comprimento do ramo (cm)	Quantidade total de folhas por ramo
DE	<i>Platypodium elegans</i>	15,6±3,8	12,2±3,9
	<i>Anadenanthera colubrina</i>	29,7±4,8	11,1±1,7
	<i>Lafoensia pacari</i>	19,5±1,1	6,0±0,2
		20,6±1,1a	7,0±0,3b
SD	<i>Stryphnodendron adstringens</i>	21,3±8,6	2,5±0,6
	<i>Xylopia aromatica</i>	21,6±2,0	9,9±0,8
	<i>Casearia sylvestris</i>	13,5±0,7	9,7±0,3
		14,9±0,7b	9,6±0,3a
SV	<i>Tibouchina granulosa</i>	9,7±1,2	4,0±0,2
	<i>Dipteryx alata</i>	8,8±4,1	3,0±0,7
	<i>Copaifera langsdorffii</i>	20,3±1,4	3,2±0,1
		15,5±1,0b	3,5±0,1c

Tabela 4: Valores médios±erro padrão de biomassa seca (g) da porção aérea, subterrânea, da porção heterotrófica total, das folhas e biomassa total de espécies arbóreas do cerrado distribuídas entre os grupos de decíduas (DE), semidecíduas (SD) e sempre verdes (SV). Valores em negrito são referentes a cada grupo fenológico foliar. Letras diferentes após as médias em negrito indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre os grupos fenológicos foliares para a mesma variável após o teste Kruskal-Wallis.

	Espécies	Parte aérea	Parte subterrânea	Porção heterotrófica	Biomassa das folhas	Biomassa total
DE	<i>Platypodium elegans</i>	297,9±93,3	186,0±33,5	432,6±97,5	51,4±24,8	483,9±116,2
	<i>Anadenanthera colubrina</i>	1147,9±654,7	344,1±85,0	1239,7±584,4	252,4±119,1	1492,1±702,1
	<i>Lafoensia pacari</i>	1498,0±523,2	666,0±98,7	1836,8±530,1	327,2±82,9	2164,0±611,9
		981,3±293,0a	398,7±67,6a	1169,7±289,6a	210,3±55,1a	1380,0±343,4a
SD	<i>Stryphnodendron adstringens</i>	34,1±5,9	50,2±18,6	63,9±21,3	20,3±5,5	84,4±21,3
	<i>Xylopia aromatica</i>	232,0±75,0	118,4±28,0	250,0±67,0	100,4±35,6	350,4±102,6
	<i>Casearia sylvestris</i>	268,0±65,4	141,2±19,0	330,5±57,6	78,6±26,5	409,1±80,5
		178,0±41,2b	103,3±15,8b	214,8±40,9c	66,4±16,5b	281,3±55,6c
SV	<i>Tibouchina granulosa</i>	403,4±92,0	198,6±39,6	485,2±106,9	116,8±25,5	602,0±130,2
	<i>Dipteryx alata</i>	134,1±20,8	234,4±36,9	333,5±50,8	35,0±5,4	368,5±56,2
	<i>Copaifera langsdorffii</i>	220,1±77,3	209,9±61,2	352,7±106,5	77,4±30,7	430,1±136,5
		252,5±48,1b	214,3±25,5b	390,5±52,3b	76,4±15,3b	466,9±66,2b

Tabela 5: Valores médios±erro padrão das razões da biomassa seca (g g^{-1}). Folha/eixo do ramo (FE), parte aérea/subterrânea (AS) e folhas/porção heterotrófica de toda a planta (FH) em cinco indivíduos de cada espécie arbórea com três anos de idade distribuída entre os três grupos fenológicos foliares decíduas (DE), semidecíduas (SD) e sempre verdes (SV). Letras diferentes após as médias em negrito indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre os grupos fenológicos foliares para a mesma variável após o teste Kruskal-Wallis.

	Espécies	FE	AS	FH
DE	<i>Platypodium elegans</i>	0,22±0,07	1,56±0,33	0,12±0,04
	<i>Anadenanthera colubrina</i>	0,34±0,05	2,81±1,32	0,19±0,03
	<i>Lafoensia pacari</i>	0,41±0,14	2,07±0,50	0,19±0,02
		0,32±0,05b	2,14±0,47a	0,17±0,02b
SD	<i>Stryphnodendron adstringens</i>	1,72±0,50	1,04±0,36	0,42±0,12
	<i>Xylopia aromatica</i>	0,71±0,07	1,82±0,20	0,36±0,04
	<i>Casearia sylvestris</i>	0,40±0,10	1,86±0,29	0,23±0,06
		0,94±0,22a	1,57±0,19a	0,34±0,05a
SV	<i>Tibouchina granulosa</i>	0,44±0,06	1,99±0,19	0,25±0,02
	<i>Dipteryx alata</i>	0,36±0,03	0,57±0,04	0,11±0,00
	<i>Copaifera langsdorffii</i>	0,48±0,09	1,00±0,12	0,19±0,04
		0,43±0,04b	1,19±0,17a	0,18±0,02b

Tabela 6: Valores médios±erro padrão da área da secção transversal do caule na altura do colo da planta- AC (cm²). Valores médios±erro padrão das relações área transversal do caule da planta pelo número de folhas- FC (folha cm²), biomassa aérea- BAC (g cm²), biomassa de folha- BFC (g cm²) e biomassa total da planta-BTC (g cm²) em cinco indivíduos de cada espécie arbórea com três anos de idade distribuída entre os três grupos fenológicos foliares das decíduas (DE), semidecíduas (SD) e sempre verdes (SV). Letras diferentes após as médias em negrito indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre os grupos fenológicos foliares para a mesma variável após o teste Kruskal-Wallis.

	Espécies	AC	FC	BAC	BFC	BTC
DE	<i>Platypodium elegans</i>	39,7±6,9	1,61±0,57	7,12±1,17	1,27±0,45	12,23±1,39
	<i>Anadenanthera colubrina</i>	96,5±42,6	2,42±0,21	9,40±1,67	2,27±0,37	14,19±1,77
	<i>Lafoensia pacari</i>	136,4±29,0	6,31±0,23	9,99±1,71	2,35±0,17	15,38±1,83
		90,9±19,2a	3,45±0,58b	8,84±0,89a	1,96±0,23b	13,94±0,96a
SD	<i>Stryphnodendron adstringens</i>	7,8±2,3	2,04±0,51	5,53±1,38	3,54±1,11	11,60±1,85
	<i>Xylopia aromatica</i>	31,9±6,5	13,04±6,36	8,82±4,14	3,81±1,95	13,25±5,74
	<i>Casearia sylvestris</i>	38,5±5,0	22,84±3,55	6,68±0,85	1,82±0,44	10,46±0,94
		26,1±4,4b	12,64±3,20a	7,01±1,42b	3,06±0,74a	11,77±1,91a
SV	<i>Tibouchina granulosa</i>	132,5±56,8	3,81±0,74	3,97±0,56	1,20±0,21	6,07±0,93
	<i>Dipteryx alata</i>	36,4±4,3	0,35±0,05	3,64±0,36	0,96±0,09	10,12±1,03
	<i>Copaifera langsdorffii</i>	53,5±10,4	2,04±0,55	3,94±0,92	1,39±0,43	7,81±1,64
		74,2±21,1a	2,07±0,47b	3,85±0,35c	1,18±0,16b	8,00±0,80b

Tabela 7: Tabela do coeficiente de correlação de Spearman entre pares de valores dos parâmetros obtidos em cinco indivíduos de três espécies arbóreas do cerrado em cada um dos seguintes grupos fenológicos foliares: decíduas (DE), semidecíduas (SD) e sempre verdes (SV). NR = nós regulares; NE = nós emissores; AT = aérea da seção transversal do caule na altura do colo da planta; CR = comprimento de ramo; BA = biomassa da porção aérea; BS = biomassa da porção subterrânea.

	Decíduas	Semidecíduas	Sempre verdes
NR-NE	0,01	< 0,01	0,01
NR-AT	< 0,01	0,17	0,17
NR-CR	0,08	0,12	0,19
NR-BA	< 0,01	0,19	0,01
NR-BS	0,03	0,29	0,25
NE-AT	0,01	0,28	0,00
NE-CR	0,84	0,43	0,19
NE-BA	0,05	0,20	0,01
NE-BS	< 0,01	0,14	0,25
CR-AT	0,14	0,27	-0,38
CR-BA	0,51	0,07	0,17
CR-BS	0,67	0,26	0,18
BA-AT	< 0,01	0,01	0,05
BS-BA	< 0,01	0,02	0,02

Tabela 8: Teste Não Paramétrico Multivariado de Análises de Variâncias realizado em nós e conectores totais, e distância entre nó inicial e final (arquitetura); comprimento dos ramos e número de folhas (medidas lineares); biomassa (biomassa compartimentada e total); relações área-biomassa (razão entre área transversal do caule na altura do colo da planta pelo número de folhas, pela biomassa da porção subterrânea, pela biomassa da porção aérea). Por fim, foram analisados todos os conjuntos de características. Testes realizados em cinco indivíduos de cada espécie distribuída em cada grupo fenológico foliar de decíduas (DE), semidecíduas (SD) e sempre verdes (SV). Valores em negrito representam diferença significativa ($p \leq 0.05$) entre os grupos.

	Arquitetura	Medidas lineares	Biomassa	Relações área-biomassa	Todos conjuntos de características
DE-SD	0,521	0,746	< 0,001	0,006	0,007
DE-SV	0,761	0,216	< 0,001	< 0,001	0,017
SD-SV	0,494	0,085	0,033	< 0,001	0,05

Considerações finais

A pesquisa desenvolvida e apresentada nessa dissertação como manuscritos possibilitou a distinção entre diferentes fenologias foliares que resultou na identificação de grupos funcionais. Por meio da investigação de inter-relações de conjuntos de características em diferentes níveis de organização das plantas foram encontradas síndromes intrínsecas a cada grupo funcional. Essas inter-relações conferem aptidões específicas que possibilitam a superação de estresses impostos por ambientes sazonais como presenciado no cerrado *stricto senso* e em outras savanas. Dessa maneira, fica claro que espécies com diferentes aptidões coabitando uma mesma região favorece o fortalecimento de comunidades do cerrado por meio da resiliência e resistência dos indivíduos.