



Universidade de Brasília

INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

MARIA APARECIDA DA SILVA LEITE

**CARACTERÍSTICAS FOLIARES EM SEIS ESPÉCIES DO CERRADO DE AMPLA
DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA**

Brasília-DF, 23 de março de 2023

MARIA APARECIDA DA SILVA LEITE

**CARACTERÍSTICAS FOLIARES EM SEIS ESPÉCIES DO CERRADO DE AMPLA
DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA**

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade de Brasília como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Botânica.

Discente: Maria Aparecida da Silva Leite

Orientadora: Dr^a Cristiane Silva Ferreira

Brasília-DF, 23 de março de 2023

Maria Aparecida da Silva Leite

**CARACTERÍSTICAS FOLIARES EM SEIS ESPÉCIES DO CERRADO DE AMPLA
DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA**

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade de Brasília como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Botânica.

Banca examinadora:

Dr^a. Cristiane da Silva Ferreira
Departamento de Botânica, UnB
(Orientadora, Presidente da Banca Examinadora)

Dr^o. Davi Rodrigo Rossato
(Membro Titular da Banca Examinadora)

Dr^a. Christina Cleo Vinson Williams
(Membro Titular da Banca Examinadora)

Dr^a. Micheline Carvalho Silva
(Membro Suplente da Banca Examinadora)

Brasília-DF, 24 de março de 2023

DEDICATÓRIA

À minha mãe, meu primeiro amor e maior exemplo de luta e resistência.

Aos meus amores Nicolly, Mariana e Helder, por não terem soltado minha mão. Obrigada por todo carinho, incentivo e compreensão.

AGRADECIMENTOS

A Deus, que me permitiu ultrapassar tantos obstáculos ao longo desta caminhada e realizar mais este sonho;

À professora Dr^a Cristiane, por toda a dedicação e tempo dispensados em me orientar e ensinar. Agradeço imensamente por acreditar em mim, me apoiar e me incentivar mesmo quando nem eu mesma acreditava que seria capaz de seguir em frente;

Aos professores do PPGBot, por todos os ensinamentos;

À CAPES, pela bolsa de estudos a mim concedida, que permitiu minha permanência no curso. Ao CNPq e a FAPDF pelo apoio financeiro para a execução do Projeto de Pesquisa;

Às companheiras de curso, pelas trocas de experiências e angústias ao longo da caminhada;

À Raiana, pela elaboração do mapa;

Ao meu amigo Elivaldo, por todo o auxílio e ensinamento com a estatística;

Ao meu querido esposo Helder, pelo apoio, carinho, paciência para lidar com minhas ausências e para me ouvir falar sempre de coisas relativas ao meu trabalho de curso;

Às minhas filhas Nicolý e Mariana, por me reenergizarem todos os dias e não me deixarem desistir;

À minha irmã Alice, por acreditar em mim, me apoiar, ter paciência comigo e me ouvir sempre, mesmo eu falando um monte de nomes estranhos;

Aos meus pais (exemplos de sabedoria, garra e coragem) e meus irmãos, pelo apoio, paciência e carinho sempre;

Aos professores da banca, que aceitaram o convite para avaliarem meu trabalho.

“(...) você é o único representante do seu sonho na face da Terra”. (Emicida)

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1. Características morfológicas, fisiológicas e anatômicas das folhas analisadas no presente estudo 18
- Tabela 2. Densidade estomática (número de estômatos por mm²) para as seis espécies nas três áreas de estudo; n = 3. Médias ± desvio padrão. Letras diferentes, na mesma linha, indicam diferenças significativas ($p \leq 0,05$).....30
- Tabela 3. Variáveis morfológicas: comprimento (C) e largura (L) dos estômatos e comprimento do poro estomático para as seis espécies nas três áreas de estudo; n = 3. Médias ± desvio padrão. *Teste Anova; **Teste Kruskal-Wallis. Letras diferentes, na mesma linha, indicam diferenças significativas ($p \leq 0,05$).....41
- Tabela 4. Correlações de Pearson entre as características analisadas. Valores em negrito indicam correlação significativa ($p \leq 0,05$)..... 33

ÍNDICE DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1. Áreas de estudo. (A) Mapa do Brasil indicando as três áreas de coleta das plantas (●); (B) vegetação savânica em Boa Vista, (C) Brasília e (D) Assis. (mapa elaborado por Raiana Rocha, 2022; fotografias, C. S. Ferreira)..... 21
- Figura 2. Temperatura e precipitação média mensal das áreas de estudo. Os dados são médias de registros adquiridos entre os anos de 2017 e 2022, extraídos de estações do Instituto de Meteorologia (Inmet), disponíveis em < <https://bdmep.inmet.gov.br/>>. 23
- Figura 3. Valores médios de (A) Área foliar específica (AFE), (B) Eficiência no Uso da Água (IWUE), (C) Condutância estomática (gs) e (D) Assimilação máxima (Amax) de seis espécies em relação a ocorrência destas em três regiões distintas de Cerrado: Boa Vista (RR), Brasília (DF) e Assis (SP). As barras indicam o desvio padrão, n = 5. Letras diferentes, na mesma espécie, indicam diferenças significativas entre as áreas ($p \leq 0,05$)..... 30

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

Amax	Assimilação máxima
CCA/UFRR	Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Roraima
CEAB	Campo Experimental Água Boa
DF	Distrito Federal
Embrapa	Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
FAA	Formaldeído, ácido acético, etanol
gs	Condutância Estomática
IBGE	Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística
IRGA	<i>Infrared Gas Analyser</i>
IWUE	<i>Water use efficiency</i> (Eficiência no uso da água)
PPBio	Programa de Pesquisa em Biodiversidade
RR	Roraima
AFE	Área Foliar Específica
SP	São Paulo
UnB	Universidade de Brasília

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	13
2. REFERENCIAL TEÓRICO	16
2.1 Características funcionais em plantas.....	16
2.3 Características Foliares.....	18
3. OBJETIVOS	20
Objetivo Geral.....	20
Objetivos específicos	20
4. HIPÓTESE	20
5. MATERIAL E MÉTODOS.....	21
5.1 Descrição das áreas de estudo.....	21
5.2.1 Descrição das espécies.....	24
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth (Fabaceae)	24
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth (Malpighiaceae)	24
<i>Curatella americana</i> L. (Dilleniaceae).....	25
<i>Roupala montana</i> Aubl. (Proteaceae).....	25
<i>Casearia sylvestris</i> Sw (Flacourtiaceae)	25
<i>Xylopia aromática</i> (Lam.) Mart. (Annonaceae).....	26
5.2.2 Assimilação máxima (Amax), Área Foliar Específica (AFE), Condutância Estomática (gs) e Eficiência no uso da água (IWUE).....	27
5.2.3 Anatomia foliar: densidade e morfologia dos estômatos.....	27
5.3 Análises estatísticas.....	28
6. RESULTADOS	29

6.1 Área foliar específica (AFE), Assimilação máxima (A _{max}), Condutância estomática (g _s) e Eficiência no uso da água (IWUE).....	29
6.2 Densidade e morfologia dos estômatos	31
7. DISCUSSÃO	34
Área Foliar Específica (AFE) e parâmetros fotossintéticos	34
Características dos estômatos	35
8. CONCLUSÕES	36
9. REFERÊNCIAS.....	36

RESUMO

A área foliar específica (AFE), a densidade e o tamanho dos estômatos são atributos que afetam as taxas de trocas gasosas nas plantas. Essas características podem variar entre espécies ou até entre indivíduos da mesma espécie ao longo de gradientes biogeográficos ou de recursos e indicam os padrões de adaptação das plantas ao seu ambiente. Neste estudo foram avaliadas as variações nas características da folha, na morfologia dos estômatos e na fotossíntese de seis espécies que ocorrem na região de Boa Vista (RR), Brasília (DF) e Assis (SP) e que abrangem cerca de 24° de latitude. Nesses locais foram amostradas folhas (5 plantas/espécie) de *Bowdichia virgilioides*, *Byrsonima coccolobifolia*, *Curatella americana*, *Roupala montana*, *Casearia sylvestris* e *Xylopia aromatica*, para avaliar a fotossíntese máxima (A_{max}) e condutância estomática (g_s), a área foliar específica (AFE), a eficiência no uso da água (WUE), densidade estomática, largura e comprimento do estômato, largura do poro estomático. A WUE e g_s foram os caracteres que mais variaram ($p > 0.05$) entre os indivíduos de uma mesma espécie que habitavam as áreas geograficamente distantes. O maior número de correlações significativas ($p \leq 0.05$) foi observada entre AFE e as características morfológicas dos estômatos (comprimento e/ou largura dos estômatos, largura do poro estomático), que sugere ajustes no balanço hídrico das espécies em nível local. Na análise ao longo do gradiente foi verificada a existência de correlações positivas entre AFE x densidade estomática ($R^2=0,717$, $p = 0,001$), comprimento x largura do estômato ($R^2=0,874$, $p = 0,000$), comprimento de estômato x comprimento do poro estomático ($R^2=0,636$, $p = 0,005$), A_{max} x g_s ($R^2=0,474$, $p = 0,047$), A_{max} x comprimento do poro ($R^2=0,568$, $p = 0,014$). Os resultados mostraram que embora ocorram variações locais nas características foliares, uma convergência pode ser observada em espécies de ampla distribuição ao longo do gradiente de savana. Em geral, os caracteres morfológicos se mostraram mais plásticos em relação aos caracteres fisiológicos estudados, o que pode ser considerado uma estratégia adaptativa importante para manter o equilíbrio das trocas gasosas e a economia de água por plantas nos diferentes ambientes de savana.

Palavras-chave: Fotossíntese. Condutância estomática. Atributos funcionais.

ABSTRACT

Specific leaf area (SLA), density and size of stomata are attributes that affect gas exchange rates in plants. These characteristics may vary between species or even between individuals of the same species along biogeographic or resource gradients and indicate the patterns of adaptation of plants to their environment. In this study, variations in leaf characteristics, stomata morphology and photosynthesis of six species inhabiting an extensive latitudinal gradient of savannah were evaluated. Plants were measured in the region of Boa Vista (RR), Brasília (DF) and Assis (SP) covering approximately 24° latitude. In these locations, leaves (5 plants/species) of *Bowdichia virgilioides*, *Byrsonima coccolobifolia*, *Curatella americana*, *Roupala montana*, *Casearia sylvestris* and *Xylopia aromatica* were sampled to evaluate maximum photosynthesis (A_{max}) and stomatal conductance (g_s), SLA, efficiency on water use (WUE), stomatal density, stomatal width and length, stomatal pore width. WUE and g_s were the characters that varied the most ($p > 0.05$) among individuals of the same species that inhabited geographically distant areas. The highest number of significant correlations ($p \leq 0.05$) was observed between SLA and the morphological characteristics of the stomata (length and/or width of the stomata, width of the stomatal pore), which suggests adjustments in the water balance of the species at the local level. In the analysis along the gradient, the existence of positive correlations between SLA x stomatal density ($R^2=0.717$, $p = 0.001$), stomatal length x width ($R^2=0.874$, $p = 0.000$), stomatal length x stomatal pore length was verified ($R^2=0.636$, $p=0.005$), A_{max} x g_s ($R^2=0.474$, $p=0.047$), A_{max} x pore length ($R^2=0.568$, $p=0.014$). The results showed that although there are local variations in leaf characteristics, a convergence can be observed in species with a wide distribution along the savannah gradient. In general, the morphological characters were more plastic in relation to the studied physiological characters, which can be considered an important adaptive strategy to maintain the balance of gas exchange and water saving by plants in different savannah environments.

Keywords: Photosynthesis. Stomatal conductance. Functional attributes.

1. INTRODUÇÃO

Savanas são caracterizadas pela presença de árvores e arbustos dispersos na paisagem sobre um estrato graminoso contínuo ou descontínuo sem a formação de um dossel contínuo (Ribeiro e Walter 2008). Estes ecossistemas misturam, em geral, componentes herbáceos e lenhosos e, em certos casos, puramente herbáceos (Oliveira-Filho e Ratter 2002; Sarmiento e Pinillos 2006). Trata-se de um importante componente da vegetação terrestre da América do Sul, que abriga grande diversidade de plantas (Da Silva e Bates 2002). Em território brasileiro, o termo savana, que é usado para se referir às fisionomias de vegetação aberta, comumente é substituído pelo termo “cerrado” (Barbosa e Miranda 2005). Dentro do sistema de classificação proposto por Ribeiro e Walter (2008), as formações savânicas compõem uma das fitofisionomias do bioma Cerrado.

Com uma área territorial de 2.036.448 km² de extensão, o que originalmente equivale a 22% do território nacional, o bioma Cerrado se concentra de forma contínua na região do planalto central, nos Estados de Goiás, Tocantins e no Distrito Federal e em parte da Bahia, Ceará, Maranhão, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Piauí, Rondônia e São Paulo. Também ocorre em porções disjuntas ao norte, no Amapá, Amazonas, Pará e Roraima e ao sul, em pequenas ilhas do Paraná (Ribeiro e Walter 2008). Além das formações savânicas, o bioma também apresenta formações florestais e campestres, sobre as quais estão distribuídas mais de 12.000 espécies de plantas (Ribeiro e Walter 2008; Zappi et al. 2015). A grande diversidade florística coloca a flora do Cerrado como a savana mais rica do mundo, com 35% de espécies endêmicas (Felfili et al. 2005).

As características funcionais e estruturais deste bioma são determinadas por fatores climáticos, como a sazonalidade das chuvas que apresenta duas estações bem definidas: um período úmido, de altas precipitações, e um período seco, de precipitações, praticamente desprezíveis (Ribeiro e Walter 2008). Além disso, as temperaturas médias diárias são altas o ano todo. Essas altas temperaturas elevam a demanda evaporativa e, conseqüentemente, ocasionam a diminuição da água disponível no solo durante a época seca (Sarmiento e Pinillos 2006; Rossatto et al. 2013). Na época úmida, o solo atinge a saturação e mantém uma delgada coluna de água na superfície. A lixiviação que se produz durante a época úmida é responsável pelos solos ácidos e pouco férteis, o que submete a vegetação a um estresse nutritivo permanente. Além disso, em resposta à longa estação seca, a acumulação de quantidades

consideráveis de necromassa inflamável, determina a ação do fogo (Sarmiento e Pinillos 2006).

Desse modo, a baixa fertilidade do solo, a presença do fogo, a sazonalidade pluviométrica e as altas temperaturas funcionam como filtros para a seleção de uma vegetação muito bem adaptada às condições estressantes (Carrijo et al. 2021; Felfili et al. 2005). Árvores do Cerrado possuem mecanismos anatômicos e fisiológicos para manter o equilíbrio de água mesmo em secas prolongadas (Rossatto et al. 2013), além de apresentarem a capacidade de se adaptarem às deficiências nutricionais do solo (Haridasan 2008). As espécies lenhosas típicas dos ambientes savânicos apresentam traços que contribuem para a tolerância ao fogo frequente, como casca grossa, gemas protegidas e uma grande capacidade de rebrota (Rossatto et al. 2009). Essas espécies também tendem a apresentar casca e folhas espessas, baixa estatura e madeira menos densa (Flake et al. 2021). Os órgãos de anatomia foliar ligados à fotossíntese tendem a apresentar atributos característicos de plantas de ambientes sujeitos a temperatura elevada e baixa umidade relativa do ar, como epiderme adaxial com cutícula espessa e um grande investimento em tecidos fotossintéticos (Ferreira *et al.* 2015).

Embora a ocorrência de muitas espécies nativas de ambientes savânicos seja compartilhada por diferentes áreas deste ecossistema, como é o caso das espécies que compõem este estudo, em geral as plantas vasculares de savanas apresentam uma distribuição local e regional muito restrita (Sarmiento e Pinillos 2006), com traços muito bem adaptados às condições ambientais. Por exemplo, o distanciamento geográfico entre as áreas nas diferentes regiões do Brasil apresenta uma variabilidade de fatores que determinam a diversidade florística (Barbosa e Miranda 2005). Neste sentido, levantamentos florísticos já realizados apontam para um distanciamento no que se refere à riqueza de espécies arbóreas e arbustivas em relação à área central do país, os cerrados de São Paulo e as savanas de Roraima (Ratter et al. 2003; Barbosa e Miranda 2005), o que pode explicar que a distribuição da vegetação com diferentes padrões de composição florística é determinada pelas características do meio (Felfili e Silva Júnior 2005).

Para este estudo foram estudadas espécies que habitam estes três locais que, embora contemplem o mesmo tipo fisionômico, diferem entre si quanto às condições climáticas, edáficas e de disponibilidade de água. Enquanto as savanas de Roraima formam um ecótono com a floresta amazônica e sofre as influências das proximidades com este ecossistema florestal, característica parecida com o que ocorre com os fragmentos remanescentes de savanas

de São Paulo, especificamente em Assis, área de ecótono com a Mata Atlântica; na região central do Brasil, o sítio de coleta encontra-se no centro do bioma Cerrado, onde não há grandes variações das características ambientais circundantes (Miranda et al. 2003; Miranda et al. 2003). Por isso é esperado que plantas da mesma espécie encontradas habitando com sucesso estas três áreas tenham desenvolvido adaptações que favoreçam o estabelecimento às diferentes condições em que estão expostas (Ferreira et al. 2009).

Por serem plásticos, muitos caracteres foliares importantes para a manutenção do balanço hídrico e de assimilação de carbono podem diferir entre populações de espécies que colonizam ecossistemas semelhantes ou até entre uma mesma espécie que habita ecossistemas sujeitos a diferentes pressões ambientais (Reich et al. 1999; de Oliveira et al. 2015). Se por um lado a folha é um órgão extremamente variável, por outro, ele está sujeito a condicionantes impostos pela estrutura da planta e pelas características do ambiente (hídricas, edáficas e de luminosidade), capazes de definir seus limites de plasticidade (Reich et al. 1999; Santiago e Wright 2007). Embora muitos trabalhos tenham se dedicado a compreensão variação das características funcionais da folha e a relação com as condições ambientais, demonstrando essas variações entre diferentes ecossistemas ou fisionomias (Reich et al. 1999, 2003; Hoffmann et al. 2005; Santiago e Wright 2007; Rossatto et al. 2013; Ferreira et al. 2015; Liu et al. 2016; Neves et al. 2017; Grazielly et al. 2021), até o momento há uma carência de estudos sobre a variação de características entre espécies tropicais que estão inseridas no mesmo ecossistema, porém distribuídas em um extenso gradiente latitudinal. Informações de atributos foliares como a área da folha, número e tamanho dos estômatos, condutância estomática e taxa fotossintética são características que estão relacionadas, principalmente, à capacidade de fixação de carbono e refletem o desempenho da planta no ambiente (Bucci et al. 2004; Santiago e Wright 2007).

Neste sentido, este trabalho busca fornecer informações sobre as relações entre os atributos anatômicos e fisiológicos de seis espécies nativas do bioma Cerrado. As plantas foram coletadas na área nuclear do bioma Cerrado, no Planalto Central, e nas áreas disjuntas de cerrado na Amazônia e no Sudeste do país, a fim de avaliar a existência ou não de convergência na variação destas características ao longo de um extenso gradiente latitudinal e de disponibilidade de recursos.

2. REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Características funcionais em plantas

As características funcionais influenciam significativamente no estabelecimento, sobrevivência e aptidão da planta no ambiente (Reich et al. 2003; Grazielly et al. 2021). Estão relacionadas ao desempenho das espécies em suas comunidades e compreende características morfológicas, fisiológicas ou fenológicas (Violle et al. 2007; Grazielly et al. 2021). Deste modo, o estudo da variabilidade de características funcionais nos permite compreender melhor as estratégias de sobrevivência, bem como os padrões de distribuição das plantas (Violle et al. 2007; Neves et al. 2017).

A folha, que é o órgão da planta especializado na realização da fotossíntese, pode apresentar grande variação nas suas características, dada às suas respostas às pressões do ambiente (Reich et al. 1999, 2003; Hoffmann et al. 2005; Barros et al. 2012). Essas respostas envolvem alterações na área foliar específica, na densidade e morfologia dos estômatos e no teor de nutrientes das folhas estando relacionadas à funcionalidade, principalmente quanto à captura de recursos pela planta (Liu et al. 2016), pois além de estarem relacionadas à capacidade de fixação de carbono, as características da folha podem refletir sobre como os recursos são alocados para maximizar ganho de carbono em um determinado local (Bucci et al. 2004; Santiago e Wright 2007) e em nível de indivíduo está também relacionada às taxas de crescimento (Liu et al. 2016).

As relações entre a variação das características funcionais da folha e as condições ambientais encontram-se bem documentadas na literatura (Reich et al. 1999, 2003; Hoffmann et al. 2005; Santiago e Wright 2007; Rossatto et al. 2013; Ferreira et al. 2015; Liu et al. 2016; Neves et al. 2017; Grazielly et al. 2021). As folhas de espécies que habitam regiões com déficit hídrico, como no caso das espécies do Cerrado apresentam características xeromorfas, ou seja, adaptações a ambientes com carência de água ou de nutrientes do solo. As xerófitas tendem a apresentar folhas mais espessas, com um maior investimento em camadas de células do mesófilo (Reich et al. 1999; Ferreira et al. 2015). Esta adaptação está relacionada a uma maior eficiência na fotossíntese, uma vez que as células do mesófilo são dotadas de cloroplastos, o que maximiza a captura de recursos com um maior maquinário fotossintético (Sack et al. 2003). Além disso, os tecidos foliares podem apresentar compartimentos para armazenamento de água que podem atuar no controle da transpiração (Sack et al. 2003; Scholz et al. 2014).

No Cerrado, além da sazonalidade das chuvas que submete a vegetação a déficit hídrico sazonal (Miranda et al. 2011; Rossatto et al. 2013), outros condicionantes como a deficiência nutricional dos solos (Haridasan 2008), a alta irradiância e a presença do fogo (Rossatto et al. 2009; Flake et al. 2021) provocam ajustes nas características funcionais das plantas. Além disso, por se tratar de um bioma bastante heterogêneo (Ribeiro e Walter 2008), as diferenças latitudinais na localização geográfica das diferentes áreas que o compõem, podem conduzir a respostas diferentes, tornando possível que plantas de mesma espécie habitem com sucesso, microambientes com diferentes pressões ambientais (Liu et al. 2016; Neves et al. 2017).

Sob diferentes pressões seletivas, sejam elas espaciais ou temporais, as plantas desenvolvem fenótipos cujas estratégias de aquisição de recursos podem ser generalistas, ou seja, com características conservadas, ou podem mostrar plasticidade fenotípica como forma de se adaptar as condições do meio (Reich et al. 1999; Souza et al. 2017; Grazielly et al. 2021). Os ambientes de savana são, segundo Carrijo *et al.* (2021) selecionados para a estratégia conservadora. Nestes ambientes, onde a disponibilidade de recursos é limitada e desigual, as folhas são normalmente de vida longa com baixas concentrações de nutrientes, baixa taxa fotossintética, baixa taxa de respiração e alto investimento em massa seca por área. Contudo, a folha é o órgão da planta que pode apresentar grande índice de plasticidade (Reich et al. 1999; Gaburro et al. 2015) e por isso, bastante variável anatômica, fisiológica e fenologicamente.

Entende-se por plasticidade, a capacidade de um genótipo expressar um fenótipo distinto em resposta a um fator ambiental (Chambel *et al.* 2005). Nestas condições, a plasticidade pode ser considerada adaptativa se tiver um efeito positivo na aptidão da planta (Souza et al. 2017). Assim, espécies mais plásticas têm maior capacidade de adaptação morfológica, fisiológica e bioquímica, que lhes confere resistência frente aos estressores ambientais (Valladares et al. 2005; Paradizo et al. 2015).

Variáveis fisiológicas relacionadas com a fotossíntese tendem a apresentar maiores índices de plasticidade em árvores tropicais não pioneiras expostas à alta irradiância (Gaburro *et al.* 2015). Desta forma, embora outros órgãos como o caule e a raiz sejam de interesse dos estudos de plasticidade em plantas, as folhas concentram o maior destaque devido ao seu alto nível de plasticidade, que pode ser observado pela grande variação que este órgão pode apresentar. Características foliares como a área foliar específica (AFE), a condutância estomática (g_s) e a taxa fotossintética (A_{max}) são fundamentais às plantas e podem variar entre

espécies ou mesmo entre indivíduos da mesma espécie ao longo de gradientes biogeográficos ou de recursos e indicam os padrões de adaptação das plantas ao ambiente (Wirtz 2003; Santiago e Wright 2007), podendo representar adaptações à heterogeneidade ambiental (Reich *et al.*, 1999).

Ademais, levando em conta que atributos foliares como a Área Foliar Específica (AFE), a densidade e tamanho dos estômatos podem afetar as taxas de trocas gasosas nas plantas (Liu *et al.* 2016; Harrison *et al.* 2020) e que espécies de árvores de cerrado tendem a apresentar soluções morfológicas e fisiológicas para lidar com a seca sazonal (Bucci *et al.* 2004), é esperado que, em espécies que habitam com sucesso um extenso gradiente de recursos, tais características foliares apresentem um nível de plasticidade que permite modificações adaptativas importantes para seu estabelecimento em seus respectivos habitats.

2.3 Características Foliare

Dentre as características morfofisiológicas das folhas, tanto aquelas relacionadas à anatomia dos estômatos quanto a área foliar específica (AFE) e os parâmetros fisiológicos (Assimilação máxima, condutância estomática e eficiência no uso da água), possuem relação direta com o desempenho e a produtividade das plantas no ambiente (Reich *et al.* 1999) e, portanto, são analisadas neste trabalho. (Tabela 1)

Tabela 1. Características morfológicas, fisiológicas e anatômicas das folhas analisadas no presente estudo

Características Foliare		
Morfológica	Fisiológicas	Anatômicas
Área foliar específica (AFE)	Assimilação máxima (A _{max})	Densidade estomática
	Condutância estomática (g _s)	Largura dos estômatos
	Eficiência no uso da H ₂ O (IWUE)	Comprimento dos estômatos
		Comprimento dos poros estomáticos

Os estômatos são fundamentais no processo de regulação do fluxo transpiratório para a atmosfera e o fluxo de CO₂ para o interior da folha (Pearce *et al.* 2006; Harrison *et al.* 2020). Respostas fotossintéticas rápidas melhoram a eficiência da fotossíntese e ajudam na

produtividade da planta (Lawson e Vialet-Chabrand 2019), por isso, a densidade dos estômatos, o grau de abertura do poro estomático e a sua regulação são de extrema importância para a adaptação de espécies em regiões semiáridas ou em ambientes sazonais, onde a escassez de água se torna um fator limitante (Pearce et al. 2006; Rossatto et al. 2009).

A AFE, razão entre a área da folha e sua massa seca, tem sido estudada como indicativo de produtividade importante nos processos de captação de luz pelas folhas (Poorter e De Jong 1999; Wilson et al. 1999). Maiores valores de AFE estariam relacionadas com maiores taxas fotossintéticas por área foliar, com uma melhor captação de recursos (Larcher 2000; Wilson et al. 1999), porém, mais vulneráveis à herbivoria e de vida curta (Wilson et al. 1999). Entretanto, em ambientes pobres em recursos, folhas com menores AFEs funcionariam melhor, já que nesses ambientes a retenção dos recursos é uma prioridade (Wilson et al. 1999). Neste contexto, a regulação da AFE e a alocação de carbono estariam ligadas aos processos de adaptação das plantas à variação de habitats (Wirtz 2003).

Outro importante parâmetro fisiológico foliar é a condutância estomática (gs), pois é através desta regulação, que integra anatomia e fisiologia que é feito o controle das trocas gasosas (CO_2 e H_2O) (Scholz et al. 2014; Lawson e Vialet-Chabrand 2019). Em ambientes de solos mais secos, como nos cerrados, raízes de espécies arbóreas podem penetrar nas camadas mais profundas do solo onde a água é mais abundante (Palhares et al. 2010). Isso permite uma maior condutância estomática e por consequência, maiores taxas de transpiração e fotossíntese (Cavender-Bares e Bazzaz 2000). Assim, a absorção de água pelas raízes, juntamente com um controle estomático eficiente são fundamentais para manter os tecidos foliares hidratados (Palhares et al. 2010). O controle da gs é um mecanismo fundamental na concentração de carbono fotossintético em plantas C_3 , mas requer ajustes estomáticos, uma vez que o aumento dos gradientes de concentração internos também pode aumentar a transpiração. Assim, a densidade e o tamanho dos estômatos podem afetar as taxas de fotossíntese por meio de alterações em gs (Harrison et al 2020).

Deste modo, o controle estomático em plantas do Cerrado está diretamente ligado a disponibilidade de água no ambiente e também se relaciona à eficiência no uso da água e às taxas de transpiração e fotossíntese. O fechamento estomático, observado durante a estação seca (Bucci et al. 2004; Palhares et al. 2010) pode apresentar variações entre indivíduos da mesma espécie habitando diferentes fitofisionomias de cerrado durante essa estação. Fenômeno que

indica que as plantas do cerrado não apresentam uma homogeneidade nas respostas fotossintéticas (Palhares et al. 2010).

3. OBJETIVOS

Objetivo Geral

O objetivo geral deste trabalho foi obter e comparar as características foliares de seis espécies lenhosas do cerrado, coletadas em três áreas localizadas ao longo de um extenso gradiente latitudinal e de disponibilidade de recursos, no Brasil Central e áreas de savana disjuntas do bioma Cerrado na região da Amazônia e no Sudeste do país.

Objetivos específicos

Examinar se existe variação nos valores de área foliar específica, nos parâmetros fotossintéticos (assimilação de CO₂ e condutância estomática) e na eficiência no uso da água entre as plantas das seis espécies estudadas, coletadas nas três áreas de savana ao longo de uma ampla faixa geográfica e de disponibilidade de recursos.

Determinar a densidade estomática e as medidas de comprimento e largura dos estômatos e o comprimento do poro estomático para todos os indivíduos das seis espécies estudadas e verificar a existência de correlações entre os parâmetros avaliados, em nível de espécie e para o conjunto das seis espécies, em cada área e ao longo do gradiente latitudinal.

Avaliar se existe variação nos caracteres analisados para uma mesma espécie distribuída ao longo da ampla faixa geográfica e de disponibilidade de recursos.

4. HIPÓTESE

As características funcionais das plantas estão relacionadas às pressões ambientais e neste sentido, diferentes condições latitudinais e de disponibilidade de recursos, podem provocar diferentes níveis de ajustes nas características foliares em plantas de mesma espécie ao longo do gradiente latitudinal analisado. Assim, esperávamos encontrar significativas diferenças na variação dos caracteres morfológicos e fisiológicos de indivíduos de mesma espécie que habitam as três áreas de estudo e ainda compreender como os filtros ambientais

determinam as variações dessas características no conjunto das espécies avaliadas em cada um dos sítios analisados.

5. MATERIAL E MÉTODOS

5.1 Descrição das áreas de estudo

O estudo foi realizado com espécies que ocorrem simultaneamente em três regiões geográficas do Brasil, compreendendo a região central do Cerrado, no Distrito Federal (DF), e porções disjuntas do bioma nos estados de Roraima (RR) e São Paulo (SP) (Figura 1). As expedições de coleta foram realizadas nos anos de 2008 e 2009 logo após o respectivo período chuvoso em cada uma das áreas, o mês de julho de 2008 em Boa Vista, fevereiro de 2009 em Assis e março de 2009 em Brasília.

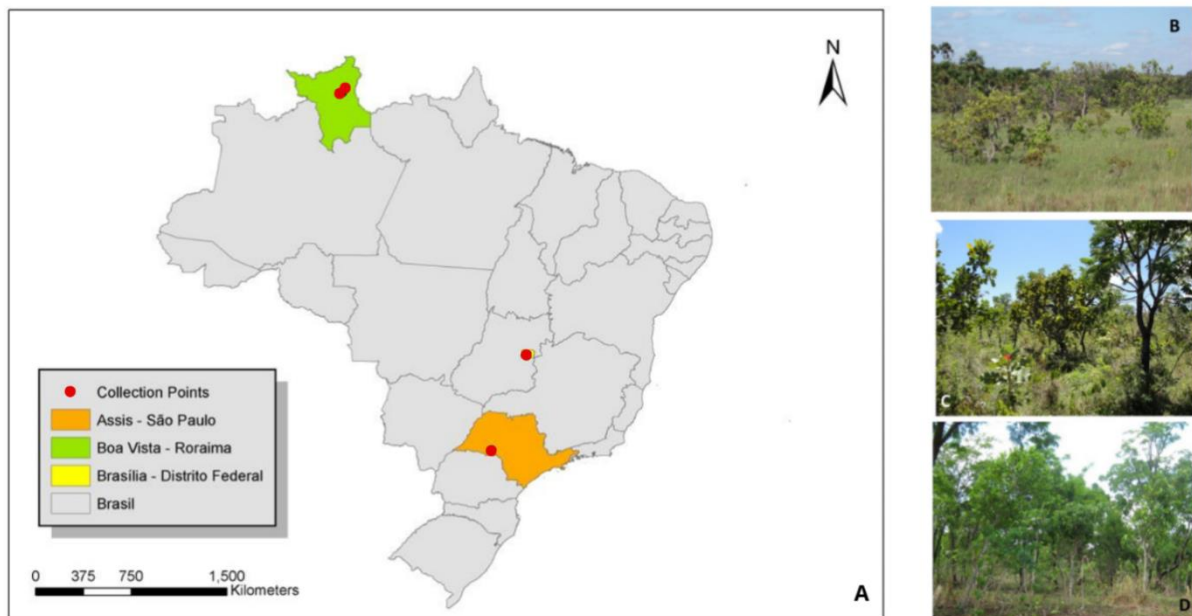


Figura 1. Áreas de estudo. (A) Mapa do Brasil indicando as três áreas de coleta das plantas (●); (B) vegetação savânica em Boa Vista, (C) Brasília e (D) Assis. (mapa elaborado por Raiana Rocha, 2022; fotografias, C. S. Ferreira).

Na região da Amazônia, a coleta das plantas ocorreu no município de Boa Vista em duas áreas de parcelas permanentes do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio), o Campo Experimental Água Boa – CEAB ($02^{\circ}39'48''\text{N}$, $60^{\circ}52'04''\text{W}$), pertencente à Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa Roraima), situado à margem esquerda da BR-174, km 25, sentido Boa Vista-Manaus, e o Campo Experimental Monte Cristo/Campus

Cauamé (02°56'47"N, 60°43'02"W), localizado no Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Roraima (CCA/UFRR), na BR 174, sentido Boa Vista- Venezuela.

De acordo com a classificação de Koppen-Geiger, o clima da região é do tipo Am (tropical úmido), com média anual de pluviosidade de 1,700 mm (Alvares et al. 2013). Na maioria dos meses a pluviosidade é muito pronunciada, sendo que a estação seca se estende entre os meses de dezembro a março (Figura 2). Os solos das savanas de Roraima podem ser de diferentes tipos, em áreas mais ao norte predominam os latossolos associados a afloramentos lateríticos, nas áreas ao sul há solos dos tipos ferralssolos, podzolicos e lateríticos. De modo geral, os solos variam de arenosos a argilosos, são fortemente ácidos, com pH raramente superior a 5 e pobre em nutrientes, especialmente magnésio e fósforo (Miranda et al. 2003).

Na área correspondente à região central do bioma Cerrado, as coletas foram realizadas na Reserva Ecológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - IBGE (15° 57.237' S, 47° 54.955' W), na cidade de Brasília. O clima da região é do tipo Aw (tropical) com média anual de pluviosidade de 1,600 mm (Alvares et al. 2013) marcados pela sazonalidade bem definida, com uma estação seca ocorrendo entre os meses de abril a setembro e a estação chuvosa de outubro a março (Ribeiro e Walter 2008) (Figura 2). A classe de solo predominante são os Latossolos (Ribeiro e Walter 2008), sendo que em suas formações originais a maioria são latossolos distróficos com alta saturação de Alumínio (Haridasan 2008).

Ao sul do estado de São Paulo, o estudo foi conduzido na Estação Ecológica de Assis (22° 33' S e 50° 22' W), na fronteira com o Estado do Paraná. Situada em uma zona de transição entre os climas Cwa e Cfa (subtropical com verão quente e inverno seco), este fragmento forma um ecótono com a mata atlântica onde a pluviosidade média anual é de 1,600 mm (Alvares et al. 2013). Na região as chuvas são concentradas no verão e no inverno podem ocorrer geadas severas (Brando e Durigan 2004) (Figura 2). Os solos da Estação Ecológica de Assis são arenosos e álicos. As principais classes de solos são os Latossolos distróficos e Gleissolo (Juhász et al. 2006).

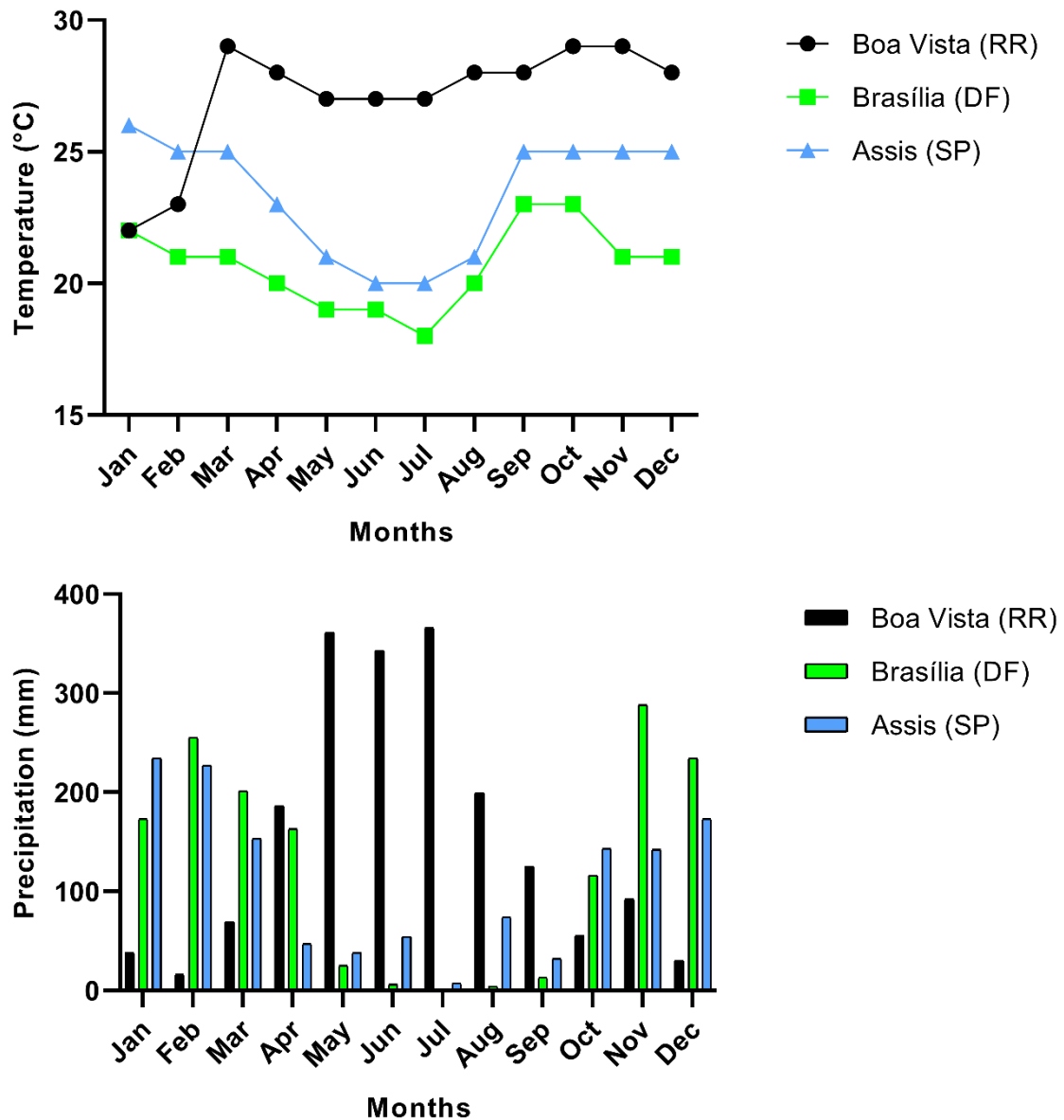


Figura 2. Temperatura e precipitação média mensal das áreas de estudo. Os dados são médias de registros adquiridos entre os anos de 2017 e 2022, extraídos de estações do Instituto de Meteorologia (Inmet), disponíveis em < <https://bdmep.inmet.gov.br/>>.

5.2 Espécies estudadas, identificação das plantas e obtenção dos dados no campo

As espécies avaliadas foram aquelas frequentes e comuns nas três regiões geográficas estudadas, pertencentes a diferentes famílias botânicas. Para o estudo, cinco plantas foram marcadas para obtenção dos dados fisiológicos no campo e, dessas, três tiveram as folhas coletadas para análise anatômica no laboratório. Todas as folhas avaliadas estavam totalmente

expandidas, localizadas na segunda ou terceira posição a partir do ápice do ramo, expostas ao sol e sem sinais de danos (predação). A escolha das espécies foi baseada nas listagens de inventários florísticos para as áreas amostradas, disponíveis na literatura (Durigan et al. 1999; Sanaiotti et al. 2002; Barbosa e Fearnside 2004; Barbosa e Miranda 2005; Haridasan 2005) e a partir de visitas ao campo, para identificação das espécies *in situ*. Quando necessário, foi feita a confecção de exsicatas para a posterior confirmação da identidade da espécie junto ao Herbário da UnB.

5.2.1 Descrição das espécies

Bowdichia virgilioides Kunth (Fabaceae)

A sucupira, como é popularmente conhecida, ocorre como arvoreta a árvore decídua. As árvores maiores atingem até 15 m de altura e 60 cm de DAP. O tronco é reto ou contorcido, o fuste mede até 5 m de comprimento, com ramificação dicotômica e uma casca que chega a medir até 15 mm de espessura, de superfície externa dura e rugosa, áspera e fendilhada, com sulcos superficiais de cor cinzento-escuro a parda. As folhas são compostas e pinadas, de inserção alterna, com folíolos medindo de 6 a 10 cm de comprimento. Apresenta inflorescências em panículas e flores de coloração azul-escuro ou violeta. O fruto é um legume simples, seco, olispérmico, indeiscente e monocarpelar. A superfície desse fruto é glabra e de coloração castanho-clara, com tons escuros sob os núcleos seminíferos, discretamente reticulada e com asas estreitas na ponta superior, medindo de 3,3 a 7,1 cm de comprimento por 1,1 a 1,4 cm de largura, com 1 a 8 sementes. A semente é obovada, ovada ou oblonga e comprimida lateralmente, de superfície glabra, brilhante e lisa. A coloração varia entre castanho-escuro, tons avermelhados e ferrugíneos (Carvalho 2006).

Byrsonima coccolobifolia Kunth (Malpighiaceae)

Possui nome popular de murici-rosa. É uma espécie amplamente distribuída tanto nas áreas de Cerrado quanto nas manchas savânicas da Amazônia (Ratter et al, 2003). É uma arbórea, decídua atingindo de 3-4 m de altura e 25 cm de diâmetro sem exsudação ao se destacar a folha, ritidoma acinzentado com fissuras e cristas descontínuas, com aspecto quadriculado. Apresenta folhas pouco pilosas e rosadas quando jovens, tornando-se glabras posteriormente, com nervuras rosadas em algumas plantas. Suas flores são de coloração rosa pálido e seus frutos

amarelos, quando maduros. Possui o epíteto *coccolobifolia* por possuir folhas semelhantes à da *Coccoloba*. Os frutos são do tipo núcúlio, globosos, laranjados (CNCFlora 2022).

Curatella americana L. (Dilleniaceae)

Ocorre na forma de arbustos ou árvores pequenas a médias, até 12 m de altura. O tronco é curto, com ritidoma, e assim como os ramos, tortuosos, muitas vezes atrofiados; casca espessa, cinza-marrom. Folhas alternas, simples, pecioladas, com 7-24 nervuras laterais não proeminentes, venação retipinada composta, dentadas-onduladas, cartácea a sub-coriácea, escabrosa de ambos os lados, verde claro, levemente discolor, com tricomas estrelados, elíptica ou ovada-elíptica, ápice obtuso ou arredondado ou arredondado-emarginado, base arredondada, obtusa ou atenuada, margem inteira, ondulada, inermes, estípulas ausentes; pecíolo geralmente alado ou parcialmente alado, 1-2 cm de comprimento, ranhurado. Inflorescência paniculada, geralmente ramiflora, tomentosa. Flores bissexuais, pediceladas; 1 flor por bráctea lanceolada, pilosa; botões florais esverdeados a amarelados. O fruto é uma cápsula globosa, pilosa, deiscente ao longo das suturas ventral e lateral em 4 valvas, vermelho por dentro; cada um com 1 a 2 sementes lisas, obovadas, pretas, cobertas por um arilo estriado, branco, envolvendo quase totalmente a semente na maturidade (Muniz 2020).

Roupala montana Aubl. (Proteaceae)

A Carne de vaca ou carvalho-do cerrado é um arbusto ou árvore semidecídua que pode atingir até 12 m de altura e 32 cm de DAP. O tronco é tortuoso, o fuste mede até 7,50 m de comprimento, com ramificação cimosas. Os ramos jovens são glabros ou com pilosidade ferrugínea. A casca mede até 15 mm de espessura, com ritidoma áspero a fendilhado. Folhas são alternas, compostas ou simples; o limbo largo-elíptico a lanceolado, de margem inteira, serrada ou denteada; ápice agudo-acuminado; base decorrente no pecíolo; nervação plana. Esta planta apresenta grande plasticidade foliar, podendo apresentar, num mesmo indivíduo, folhas simples e compostas, imparipinadas e paripinadas, de bordos lisos e/ou serrilhados, com ou sem pelos. A inflorescência é um tirso solitário ou geminado, axilar e terminal, com 20 a 100 flores monoclamídeas, actinomorfas, cremes, recurvas na antese. O fruto é um folículo com 2,7 cm a 3,8 cm de comprimento por 1 cm a 1,5 cm de largura, oval, de elíptico a obovado, compresso, oblíquo, estipitado, com 1 a 2 sementes aladas de cor castanha (Carvalho 2008).

Casearia sylvestris Sw (Flacourtiaceae)

Popularmente conhecida como guaçatonga ou cafezeiro-do-mato, se apresenta na forma de subarbusto, arbusto, arvoreta a árvore perenifólia, podendo atingir dimensões próximas de 20 m de altura e 40 cm de DAP (diâmetro à altura do peito, medido a 1,30 m do solo), na idade adulta. O tronco é reto a tortuoso com engalhamento abundante, ritidoma cinza-escuro, fissurada, com separação em pequenas escamas. A copa é baixa, densifoliada, fastigiada a arredondada, com folhagem verde-escuro. Os ramos apresentam extremidade glabra a pubescente, com lenticelas esparsas a numerosas. As folhas são simples, oblongas, elípticas ou ovado-oblongas. A base foliar é atenuada, simétrica a assimétrica e a lâmina foliar mede de 4 a 14 cm de comprimento por 1 a 4 cm de largura, de consistência membranácea a papirácea. Inflorescências são reunidas em pequenas umbelas congestas e curto-pedunculadas, com 20 a 40 pequenas flores brancas, verde-esbranquiçadas, verde-amareladas ou creme, pouco vistosas e escondidas no meio das folhas. O fruto é uma cápsula ovóide de cerca de 5 mm de diâmetro, vermelha, com cálice persistente e contém de 1 a 7 sementes (Carvalho 2006).

Xylopia aromática (Lam.) Mart. (Annonaceae)

De nome popular Pimenta-de-macaco, a *X. aromática* é uma espécie arbustiva a arbórea, semidecídua, heliófita, de ampla distribuição no Cerrado (Lorenzi 1992). Atinge a altura de 1,50 m a 10 m e 40 cm de DAP. O tronco é reto, com o fuste até 5 m de comprimento e ramificação monopodial. A copa é aberta e piramidal, com os ramos e as folhas pendentes. Os ramos jovens são densamente áureos a ferrugíneo-tomentosos. A casca mede até 10 mm de espessura, com ritidoma áspero e de coloração acinzentada. As folhas são simples, com a lâmina foliar lanceolada a elíptica, de consistência cartácea a subcoriácea; o ápice é acuminado; a base é obtusa a cordada e a face adaxial é esparsamente tomentosa, enquanto a face abaxial é densamente tomentosa; apresentam nervura principal proeminente, de coloração castanho-lanosa; os pecíolos são densamente áureos a ferrugíneo tomentosos. As gemas foliares são axilares e pouco notáveis; a gema apical é nua, solitária, lanceolada, geralmente falcada e seríceo-áurea, com ápice pardo. Inflorescências são formadas por fascículos com 2 a 4 flores ou flores solitárias; o pedúnculo da inflorescência é muito curto e a bractéola é triangular ovalada e tomentosa, com o ápice agudo. As flores são brancas, com três pétalas livres e carnosas; sendo que a base das pétalas é vermelho-escuro, com sépalas brancas na face interna e vermelhas na face externa. O fruto é um carpódio de até 5 cm de comprimento. Quando maduros, os frutos da pimenta-de-macaco abrem-se completamente em duas partes, expondo a

polpa fina ou arilo, que é vermelho. Em cada fruto, ocorrem de 3 a 6 sementes. Sementes são negras, brilhantes e levemente enrugadas, obovoides a elipsoides (Carvalho 2010).

5.2.2 Assimilação máxima (A_{max}), Área Foliar Específica (AFE), Condutância Estomática (g_s) e Eficiência no uso da água (IWUE)

Os dados de assimilação máxima (A_{max}), área foliar específica (AFE), condutância estomática (g_s) e eficiência no uso da água (IWUE) foram obtidos de cinco plantas por espécie (n = 5), em cada local de coleta (RR, DF e SP). De cada planta, foram amostradas três folhas maduras, como descrito no item 5.2, acima.

Para determinar a A_{max} (μmol.m⁻².s⁻¹) e a g_s (mol.m⁻².s⁻¹), foi utilizado um analisador de gás por infravermelho (IRGA, LcPro, Analytical Development Co., Hoddesdon, U.K.). As medidas foram tomadas sob uma densidade de fluxo de fótons entre 1200-1300 μmol m⁻² s⁻¹, obtido com o auxílio de uma fonte de luz composta por leds. A temperatura foi mantida constante em 28° C, e as análises foram realizadas sempre no período das 8:00 e 11:30 da manhã. A eficiência no uso da água (μmol.mol⁻¹) foi calculada dividindo-se a assimilação máxima pela condutância estomática (A_{max}/g_s).

Para a determinação da AFE (m².Kg⁻¹), de cada uma das cinco plantas, duas folhas foram amostradas. Dois discos por folha foram coletados utilizando um furador com diâmetro conhecido e cuja dimensão variou de acordo com o tamanho da folha nas diferentes espécies. Os discos foram secos em estufa e depois pesados em balança de precisão (0.0001g) para o cálculo da área específica foliar, dividindo-se a área do disco pela massa seca obtida (Cornelissen et al. 2003).

5.2.3 Anatomia foliar: densidade e morfologia dos estômatos

Para as análises anatômicas foram amostradas três plantas por espécie (n = 3) em cada local de coleta (Boa Vista, Brasília ou Assis). De cada planta, cinco folhas foram coletadas (15 folhas/espécie) seguindo os critérios descritos acima, no item 5.2 da metodologia. No campo, as folhas coletadas foram armazenadas em bolsas térmicas, mantidas refrigeradas e transportadas para o laboratório da Embrapa em RR, Fisiologia do Estresse na UnB ou da Estação Ecológica de Assis, em SP. No laboratório, foram obtidas secções do ápice, nervura central (região mediana) e base das folhas que, em seguida, foram fixadas em FAA 50%

(formaldeído, ácido acético e álcool etílico 50%, 1:1:18 v/v) por 24 h (Johansen 1940) e armazenadas em etanol 70% para o transporte até o laboratório de Fisiologia do Estresse na UnB, quando as coletas ocorreram fora do DF. Para visualização dos estômatos em microscópio óptico, as secções das folhas tiveram as epidermes dissociadas em solução de Jeffrey (Johansen 1940) e foi feita a montagem das lâminas por meio das técnicas usuais de anatomia foliar (Johansen 1940), onde as mesmas foram coradas com azul de astra e fucsina básica, desidratadas em série alcoólica crescente e dispostas entre lâmina e lamínula. Para estimar a densidade estomática (número de estômatos por mm^2), 20 campos foram escolhidos aleatoriamente, em cada planta para a contagem dos estômatos, que totalizaram 60 campos observados por espécie em cada área de estudo. As medidas de comprimento e largura das células guardas e do comprimento do poro estomático foram tomadas de dois estômatos em cada um dos 20 campos/planta, totalizando 120 estômatos por espécie medidos em cada área de estudo. Foi utilizado um microscópio óptico (Leica DM 750, MicrosystemsLtd., Switzerland), com câmera digital (Leica ICC50 HD, Microsystems Ltd., Switzerland) acoplada. Para os dados de biometria, as imagens dos estômatos, obtidas com a objetiva de 40x, foram medidas com o auxílio do software Leica LAZ EZ versão 2.0.0.

5.3 Análises estatísticas

Os dados da AFE ($\text{m}^2.\text{Kg}^{-1}$), dos parâmetros fotossintéticos Amax ($\mu\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), gs ($\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e IWUE ($\mu\text{mol}.\text{mol}^{-1}$), e anatômicos: comprimento do estômato (mm), largura do estômato (mm) e comprimento do poro estomático (mm) das seis espécies nativas do bioma Cerrado (*B. virgilioides*, *B. coccolobifolia*, *C. americana*, *C. sylvestris*, *R. montana* e *X. aromatica*) foram submetidos ao teste de normalidade de Shapiro-Wilk e homogeneidade de variância a um nível de significância de 5% ($p \leq 0,05$). Além disso, foram gerados gráficos Boxplot para visualização da cauda da distribuição e de possíveis dados discrepantes (outliers).

Os dados das espécies onde a distribuição violou a suposição de normalidade ($p \leq 0,05$) em ao menos uma das áreas amostradas (Boa Vista-RR, Brasília-DF ou Assis-SP) passaram por transformação a partir da técnica do logaritmo natural com base na tendência de assimetria positiva (Field 2009; Hair Jr *et al.* 2009). Assim, transformou-se os dados das espécies nos seguintes parâmetros: *C. sylvestris*_AFE ($\text{m}^2.\text{Kg}^{-1}$); *B. virgilioides*_ Amax ($\mu\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e IWUE ($\mu\text{mol}.\text{mol}^{-1}$); *B. coccolobifolia*_gs ($\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e IWUE ($\mu\text{mol}.\text{mol}^{-1}$) e *C. sylvestris*_gs ($\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Nos parâmetros relacionados à anatomia, *B. virgilioides*_largura do estômato

(mm) e densidade estomática (número de estômatos por mm²) e *R. montana* _comprimento do poro estomático.

Os dados de AFE (m².Kg⁻¹) e gs (mol.m⁻².s⁻¹) da espécie *C. sylvestris* e de Amax (μmol.m⁻².s⁻¹) e gs (mol.m⁻².s⁻¹) das espécies *B. virgilioides* e *B. coccolobifolia*, foram analisados, por meio do teste não paramétrico Kruskal-Wallis devido a persistência na violação da normalidade, mesmo após transformação logarítmica dos dados ($p \leq 0,05$). Aos dados das demais espécies com parâmetros normalmente distribuídos ($p > 0,05$), aplicou-se a análise de variância ANOVA. A comparação por pares foi realizada a partir do teste post hoc de Tukey, quando a homogeneidade da variância foi assumida ou Games Howell nos casos em que observou-se violação da homogeneidade da variância (Hair Jr et al. 2009). O nível de significância considerado foi de 0,05% ($p \leq 0,05$). As análises foram realizadas com o uso do software R. Ainda foram verificadas correlações significativas ($p \leq 0,05$) entre as características por meio da análise de correlações de Pearson, no software Minitab 19.

6. RESULTADOS

6.1 Área foliar específica (AFE), Assimilação máxima (Amax), Condutância estomática (gs) e Eficiência no uso da água (IWUE)

Os representantes das espécies coletados em Boa Vista e Brasília não diferiram ($p > 0,5$) em relação à AFE (Figura 3A), enquanto aqueles coletados em Assis, em geral, apresentaram valores elevados de AFE e que se mostraram significativos ($p < 0,5$) nas espécies *C. americana* e *C. sylvestris* (Figura 3A).

Com exceção de *C. sylvestris*, os valores de IWUE foram maiores nas plantas coletadas em Assis (Figura 3B). Sendo que as espécies *B. virgilioides*, *R. montana* e *X. aromatica* não diferiram ($p > 0,5$) daqueles das plantas coletadas em Boa Vista. As plantas coletadas em Brasília tiveram as maiores variações na IWUE. Entre as plantas coletadas neste local, os representantes da espécie *B. coccolobifolia* apresentaram valores significativamente maiores ($p < 0,5$), enquanto *R. montana* e *X. aromatica* os menores valores de IWUE ($p > 0,5$), quando comparadas às plantas de mesma espécie coletadas nas outras duas regiões (Figura 3B). Essas espécies também apresentaram os maiores valores significativos ($p < 0,5$) de condutância estomática (gs) (Figura 3C). Das seis espécies estudadas, apenas *C. americana* e *C. sylvestris*

não diferiram ($p > 0,5$) em relação aos valores de IWUE obtidos nas três regiões avaliadas (Figura 3B).

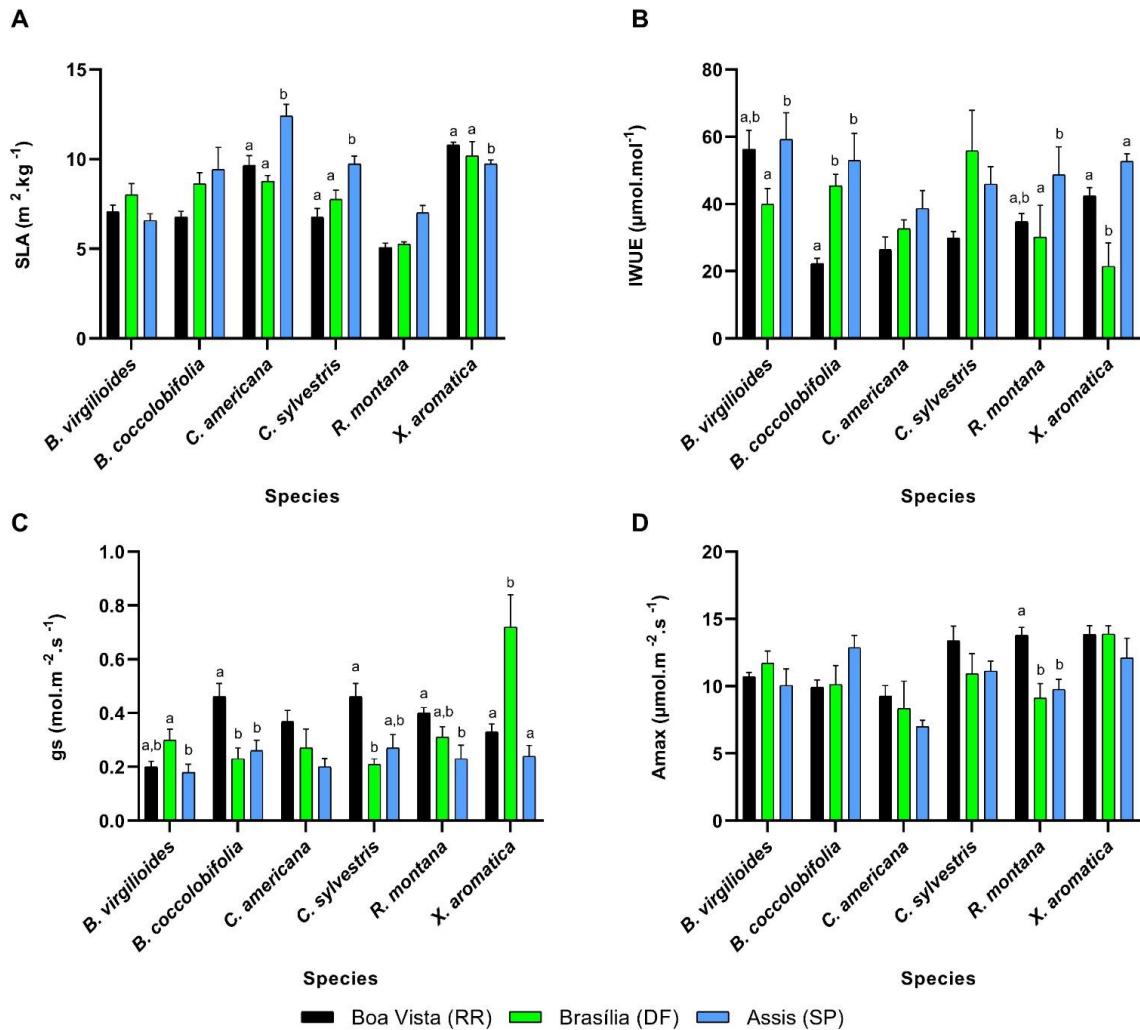


Figura 3. Valores médios de (A) Área foliar específica (AFE), (B) Eficiência no Uso da Água (IWUE), (C) Condutância estomática (g_s) e (D) Assimilação máxima (A_{max}) de seis espécies em relação a ocorrência destas em três regiões distintas de Cerrado: Boa Vista (RR), Brasília (DF) e Assis (SP). As barras indicam o desvio padrão, $n = 5$. Letras diferentes, na mesma espécie, indicam diferenças significativas entre as áreas ($p \leq 0,05$).

A g_s foi o parâmetro com maior variação ($p < 0,5$) entre as plantas de mesma espécie coletadas nas diferentes regiões geográficas. Contudo, em geral, as plantas da região de Assis apresentaram os menores valores de g_s (Figura 3C). Por outro lado, entre os parâmetros

avaliados a Amax foi o que mostrou menor variação. Diferenças ($p < 0,5$) foram observadas apenas nas plantas de *R. montana* coletadas em Boa Vista, em relação àsquelas de Brasília e Assis (Figura 3D).

6.2 Densidade e morfologia dos estômatos

As análises de densidade estomática (número de estômatos por mm^2) mostraram diferenças significativas entre indivíduos da mesma espécie ocorrendo nas três áreas de estudo em três das seis espécies analisadas: *B. coccolobifolia*, *R. montana* e *C. americana*. Em *B. coccolobifolia* as diferenças ocorreram entre as médias observadas para os indivíduos das áreas de Boa Vista e Brasília. Para *R. montana* as diferenças ocorrem entre Boa Vista e Assis e entre Brasília e Assis. Os valores para *C. americana* variaram significativamente entre Boa Vista e Assis e entre Brasília e Assis. As espécies que apresentaram maiores médias de densidade estomática foram *X. aromatica* e *C. sylvestris* e as menores médias foram observadas para a espécie *B. coccolobifolia*. (Tabela 2)

Tabela 2. Densidade estomática (número de estômatos por mm^2) para as seis espécies nas três áreas de estudo; $n = 3$. Médias \pm desvio padrão. Letras diferentes, na mesma linha, indicam diferenças significativas ($p \leq 0,05$).

Espécies	Áreas de estudo			p Valor
	Boa Vista	Brasília	Assis	
<i>Bowdichia virgilioides</i>	25,33 \pm 1,53	21,00 \pm 1,73	24,33 \pm 3,06	$p > 0,05$
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	10,67 \pm 1,53a	14,67 \pm 0,58b	11,67 \pm 1,53a,b	$p < 0,05$
<i>Curatella americana</i>	21,00 \pm 1,00a	27,67 \pm 0,58b	26,33 \pm 2,52b	$p < 0,05$
<i>Roupala montana</i>	18,33 \pm 3,51a	21,67 \pm 1,53a	27,67 \pm 1,53b	$p < 0,05$
<i>Casearia sylvestris</i>	41,00 \pm 2,65	32,00 \pm 8,54	37,67 \pm 13,32	$p > 0,05$
<i>Xylopia aromatica</i>	39,67 \pm 5,51	37,33 \pm 3,06	43,33 \pm 7,02	$p > 0,05$

A largura dos estômatos diferiu significativamente apenas na espécie *C. americana*, entre as médias dos indivíduos de Boa Vista e Brasília e entre Brasília e Assis. Enquanto a variável comprimento do estômato não mostrou diferença significativa entre os indivíduos dos três locais, para nenhuma das espécies amostradas (Tabela 3, apêndice A).

A variável comprimento do poro estomático apresentou diferença significativa entre os indivíduos das espécies *B. coccolobifolia*, *C. americana* e *R. montana* coletados nas distintas

áreas. Para *B. coccolobifolia*, ocorreu diferença entre as médias de Boa Vista em comparação à Assis. *C. americana* apresentou diferença significativa entre os indivíduos de Boa Vista e Assis e para *R. montana* a diferença foi verificada entre os indivíduos de Brasília e Assis (Tabela 3, apêndice A).

A análise das correlações de Pearson (Tabela 4) mostraram poucas correlações em nível local entre as características analisadas, mas quando se analisa ao longo de todo o gradiente latitudinal estudado, ou seja, considerando as três áreas de estudo, aumenta o número de correlações existentes.

Em níveis locais, o número de correlações significativas foi mais reduzido, sendo mais comum entre as características estomáticas. A densidade dos estômatos se correlacionou negativamente com a largura e/ou com o comprimento dos estômatos nas três áreas de estudo (Tabela 4). Características morfológicas e anatômicas se encontram mais correlacionadas em todas as três localidades, enquanto que para as características fisiológicas só foi observado em plantas da região de Boa Vista ($gs \times IWUE$) e para plantas da região de Assis, quando A_{max} e $IWUE$ se correlaciona positiva e significativamente ($p \leq 0,05$) com o comprimento do poro estomático (Tabela 4).

Na análise das espécies ao longo do gradiente, foi observada forte correlação ($p \leq 0,5$) entre a AFE e todos os parâmetros dos estômatos medidos. Com exceção do parâmetro de densidade estomática, a AFE se correlacionou negativamente com o tamanho (largura e comprimento) dos estômatos e o comprimento do poro estomático (Tabela 4). Embora correlações positivas significativas ($p \leq 0,5$) entre o comprimento do poro e a A_{max} tenham sido evidenciadas apenas para a região de Assis, uma tendência de correlação foi observada nas demais áreas, sendo significativa ($p \leq 0,5$) quando a relação entre esses parâmetros foi avaliada levando em conta as seis espécies ao longo do gradiente latitudinal. Além de A_{max} , o comprimento do poro estomático correlacionou positivamente com a gs , que apresentou correlação negativa com a $IWUE$. O comprimento dos estômatos correlacionou positivamente com a largura do estômatos e comprimento do poro estomático (Tabela 4).

Tabela 2. Correlações de Pearson entre as características analisadas. Valores em negrito indicam correlação significativa ($p \leq 0,05$).

Boa Vista-RR	AFE	Amax	gs	IWUE	Larg. Estôm.	Compr. Estôm.	Compr. Poro
Amax ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	-0,165						
gs ($\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	-0,207	0,05					
IWUE ($\mu\text{mol.mol}^{-1}$)	0,061	0,244	-0,937				
Larg. Estômato (mm)	-0,32	-0,252	0,599	-0,515			
Compr. Estômato (mm)	-0,57	-0,118	0,417	-0,27	0,934		
Compr. Poro (mm)	-0,565	0,489	0,221	0,042	0,561	0,711	
Dens. Estômatos	0,862	-0,029	-0,382	0,23	-0,724	-0,878	-0,779

Brasília-DF	AFE	Amax	gs	IWUE	Larg. Estôm.	Compr. Estôm.	Compr. Poro
Amax ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	0,601						
gs ($\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	0,538	0,76					
IWUE ($\mu\text{mol.mol}^{-1}$)	-0,185	-0,229	-0,769				
Larg. Estômato (mm)	-0,183	-0,185	-0,503	0,543			
Compr. Estômato (mm)	-0,118	0,15	-0,054	0,193	0,866		
Compr. Poro (mm)	-0,385	0,368	-0,095	0,436	0,432	0,568	
Dens. Estômatos	0,546	0,358	0,671	-0,5	-0,833	-0,64	-0,497

Assis-SP	AFE	Amax	gs	IWUE	Larg. Estôm.	Compr. Estôm.	Compr. Poro
Amax ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	-0,678						
gs ($\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	-0,067	0,336					
IWUE ($\mu\text{mol.mol}^{-1}$)	-0,539	0,646	-0,215				
Larg. Estômato (mm)	-0,866	0,415	0,083	0,148			
Compr. Estômato (mm)	-0,932	0,714	0,146	0,564	0,875		
Compr. Poro (mm)	-0,635	0,843	0,187	0,907	0,231	0,65	
Dens. Estômatos	0,692	-0,411	-0,194	-0,368	-0,801	-0,88	-0,409

Três áreas	AFE	Amax	gs	IWUE	Larg. Estôm.	Compr. Estôm.	Compr. Poro
Amax ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	-0,199						
gs ($\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	0,035	0,474					
IWUE ($\mu\text{mol.mol}^{-1}$)	0,041	0,009	-0,718				
Larg. Estômato (mm)	-0,461	0,006	-0,067	0,037			
Compr. Estômato (mm)	-0,507	0,235	0,065	0,136	0,874		
Compr. Poro (mm)	-0,527	0,568	0,073	0,271	0,399	0,636	
Dens. Estômatos	0,717	-0,085	0,052	-0,04	-0,763	-0,779	-0,578

7. DISCUSSÃO

Área Foliar Específica (AFE) e parâmetros fotossintéticos

Dada a grande plasticidade foliar, era esperado que este órgão apresentasse grande variação em suas características, em função dos diferentes ambientes e da disponibilidade de recursos nestes, uma vez que, em condições adversas as folhas podem variar entre os indivíduos da mesma espécie (Rossatto e Kolb 2013; Rossatto et al. 2013). No presente estudo, 50% das espécies, *C. americana*, *C. sylvestris* e *R. montana*, mostraram alterações significativas nos valores de AFE, sendo que os maiores valores se referem as plantas coletadas em Assis. A AFE está relacionada aos processos de captação de luz pelas folhas (Poorter e De Jong 1999) e de adaptação das plantas aos diferentes habitats (Wirtz 2003). Uma vez que os solos de Assis são nutricionalmente mais ricos que duas outras áreas estudadas (Haridasan 2008, Souza et al. 2015), além de fatores ligados ao clima, a disponibilidade de nutrientes pode ter um maior efeito no investimento em área ou massa foliar das espécies avaliadas.

A AFE refere-se à distribuição de carbono por área foliar que está associado ao ganho de carbono e perda de água de planta. Valores mais altos de AFE estão relacionados com maiores taxas fotossintéticas nas plantas (Larcher 2000; Wilson et al. 1999), o que não foi observado neste estudo, mesmo quando estes parâmetros foram avaliados levando em conta o conjunto das plantas coletadas ao longo do gradiente latitudinal e de disponibilidade de recursos (Boa Vista, Brasília e Assis). Neste caso, foi observado que os valores de A_{max} das espécies estavam positivamente e mais fortemente correlacionados com o comprimento do poro estomático. O desempenho e a produtividade das plantas no ambiente, em geral está relacionado com a estrutura e funcionamento das folhas (Reich et al. 1999). Neste sentido, além da AFE, as características dos estômatos têm relevante papel no entendimento do balanço hídrico e trocas de gases pelas plantas (Rossatto et al. 2009).

A eficiência no uso da água (IWUE), aqui determinada como a razão entre a assimilação máxima da fotossíntese e a condutância estomática ($IWUE = A_{max}/g_s$), foi uma característica que mostrou bastante variação para as espécies habitando as três diferentes áreas. Exceto pelas espécies *C. americana* e *C. sylvestris*, que não apresentaram variações significativas, os indivíduos das demais espécies coletadas em Assis apresentaram os maiores valores de IWUE. Estes resultados indicam que as plantas dessa região possuem mecanismos para otimizar o uso da água, por meio do controle da condutância. Assim, um maior controle das perdas de água

para o ambiente, por meio de ajustes estomáticos eficientes são essenciais para manter as taxas de fotossíntese e transpiração das plantas (Harrison et al. 2020). A regulação da condutância estomática (g_s) integra anatomia e fisiologia no controle das trocas gasosas (CO_2 e H_2O) (Scholz et al. 2014), por isso já era esperado uma variação dessa característica.

Características dos estômatos

No presente estudo, as características morfológicas dos estômatos apresentaram pouca variação entre os indivíduos da mesma espécie nos diferentes locais de coleta. Das seis espécies analisadas, três apresentaram características conservadas, não diferindo entre os diferentes sítios de pesquisa. *B. virgilioides*, *C. sylvestris* e *X. aromatica* apresentaram um fenótipo generalista, sem variações das características foliares. As espécies que apresentaram variações nos valores médios de densidade estomática entre indivíduos ocorrendo nas três áreas analisadas têm uma relação inversa entre as medidas relacionadas ao tamanho e a densidade dos estômatos, ou seja, onde as menores médias de densidade foram observadas, as folhas apresentaram estômatos maiores e o inverso também foi observado (tabelas 3 e 4). Por influenciar na regulação das trocas gasosas, por meio da abertura e fechamento dos estômatos (Raven 2014), a densidade estomática é considerada uma característica funcional e anatômica importante (Franks et al. 2009), e a correlação negativa entre o tamanho e a densidade dos estômatos constatada neste estudo já foi verificada em outras espécies (Franks et al. 2009). Uma maior densidade de estômatos pequenos pode proporcionar um maior controle na abertura estomática em situações onde haja oferta de água, e um fechamento mais rápido em caso de déficit hídrico (Raven 2014) sendo, portanto, uma característica funcional importante em ambientes sujeitos a déficit hídrico sazonal. Estes ajustes estomáticos parecem estar sendo fundamentais no estabelecimento destas espécies nestes ambientes, pois é possível observar certa estabilidade nas taxas de fotossíntese e na eficiência no uso da água, fatores preponderantes para o sucesso das plantas mesmo diante das diferentes condições ambientais em que se encontram.

As plantas analisadas de *B. coccolobifolia*, *C. americana* e *R. montana* ocorrentes em Boa Vista apresentaram os menores valores médios de densidade estomática, ao mesmo tempo, essas mesmas espécies nesta área tem os maiores valores de comprimento do poro estomático. O contrário ocorre para as outras duas áreas de estudo, ou seja, onde a densidade é maior e os estômatos menores. O que pode estar relacionado com a disponibilidade hídrica desses

ambientes. A área nuclear do Cerrado, em Brasília, onde se registra um maior período seco anual, e por consequência uma maior demanda evaporativa, as trocas gasosas são dificultadas pelo déficit hídrico, o que pode explicar o fato das espécies dessa região apresentarem as maiores médias de densidade estomática.

8. CONCLUSÕES

As características foliares que mais variaram ao longo do gradiente latitudinal foram as relacionadas à morfologia e densidade dos estômatos. Em condições de déficit hídrico, como comumente ocorrem as plantas típicas do Cerrado, o ajuste estomático é um mecanismo fundamental para controlar as trocas gasosas com o ambiente e otimizar o uso da água. Sabe-se que estômatos menores oferecem respostas mais rápidas e assim proporcionam maior economia de água, evitando perdas por transpiração.

Os caracteres relacionados à fisiologia das plantas se mostraram mais conservados, em relação ao tamanho e/ou densidade dos estômatos. Embora tenham sido observadas poucas correlações entre os parâmetros avaliados nas espécies em nível local, foi observada uma convergência significativa de algumas características ao longo do gradiente latitudinal, especialmente em relação à área foliar e a morfologia e densidade dos estômatos, que se mostraram positivamente relacionados à assimilação de carbono.

9. REFERÊNCIAS

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, et al (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Zeitschrift* 22:711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>

Barbosa RI, Miranda IS (2005) Fitofisionomias e diversidade vegetal das Savanas se Roraima. *Savanas Roraima Etnoecologia, biodiversidade e potencialidades agrossilvipastoris* 61–78

Barbosa RI, Fearnside PM (2004). Wood density of trees in open savannas of the Brazilian Amazon. [Forest Ecology and Management 199 \(1\): 115-123.](#)

Barros F de V., Goulart MF, Sá Telles SB, et al (2012) Phenotypic plasticity to light of two

congeneric trees from contrasting habitats: Brazilian Atlantic Forest versus cerrado (savanna). *Plant Biol* 14:208–215. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2011.00474.x>

Brando PM, Durigan G (2004). Changes in cerrado vegetation after disturbance by frost (São Paulo State, Brazil). *Plant Ecology* 175: 205-215.

Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, et al (2004) Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: From leaf to whole plant. *Tree Physiol* 24:891–899. <https://doi.org/10.1093/treephys/24.8.891>

Carrizo JN, Maracahipes L, Scalon MC, et al (2021) Functional traits as indicators of ecological strategies of savanna woody species under contrasting substrate conditions. *Flora Morphol Distrib Funct Ecol Plants* 284:. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151925>

Carvalho PER (2006). *Espécies arbóreas brasileiras*. Brasília, DF : Embrapa Informação Tecnológica ; Colombo, PR : Embrapa Florestas.

Carvalho PER (2008). *Espécies arbóreas brasileiras*. Brasília, DF : Embrapa Informação Tecnológica ; Colombo, PR : Embrapa Florestas.

Carvalho PER (2010). *Espécies arbóreas brasileiras*. Brasília, DF : Embrapa Informação Tecnológica ; Colombo, PR : Embrapa Florestas.

CNCFlora. *Byrsonima coccolobifolia* in Lista Vermelha da flora brasileira versão 2012.2 Centro Nacional de Conservação da Flora. Disponível em <http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Byrsonima_coccolobifolia>. Acesso em 23 julho 2022.

Cavender-Bares J, Bazzaz FA (2000) Changes in drought response strategies with ontogeny in *quercus rubra*: Implications for scaling from seedlings to mature trees. *Oecologia* 124:8–18. <https://doi.org/10.1007/PL00008865>

Chambel MR, Climent J, Alia R, Valladares F (2005) Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. *Investig Agrar Sist y Recur For* 14:334. <https://doi.org/10.5424/srf/2005143-00924>

Cornelissen J. H. C. (1999). A triangular relationship between leaf size and seed size among woody species: allometry, ontogeny, ecology and taxonomy. *Oecologia* 118:248–255

Da Silva JMC, Bates JM (2002) Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: A tropical savanna hotspot. *Bioscience* 52:225–233. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0225:bpacit\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0225:bpacit]2.0.co;2)

de Oliveira AS, Ferreira CS, Graciano-Ribeiro D, Franco AC (2015) Anatomical and morphological modifications in response to flooding by six Cerrado tree species. *Acta Bot Brasilica* 29:478–488. <https://doi.org/10.1590/0102-33062014abb0035>

Durigan G, Bacic MC, Franco GADC, et al. (1999). Inventário florístico do cerrado na Estação Ecológica de Assis, SP. *Hoehnea* 26: 149-172

Felfili JM, Silva Junior MC da (2005). Diversidade alfa e beta no cerrado *sensu strictu*, Distrito Federal, Goiás, Minas Gerais e Bahia. *Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação* 140-154

Felfili JM, Sousa-Silva JC, Scariot A (2005). Biodiversidade, ecologia e conservação do Cerrado: avanços no conhecimento. *Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação* 27- 44

Ferreira CS, do Carmo WS, Graciano-Ribeiro D, et al (2015) Anatomia da lâmina foliar de onze Espécies lenhosas dominantes nas savanas de Roraima. *Acta Amaz* 45:337–346. <https://doi.org/10.1590/1809-4392201500363>

Ferreira CS, Piedade MTF, Franco AC, et al (2009) Adaptive strategies to tolerate prolonged flooding in seedlings of floodplain and upland populations of *Himatanthus sucuuba*, a Central Amazon tree. *Aquat. Bot.* 90, 246–252. doi: 10.1016/j.aquabot.2008.10.006

Field A (2009) *Descobrimos a estatística usando o SPSS [recurso eletrônico]*. 2. Ed. Porto Alegre : Artmed, 2009.

Flake SW, Abreu RCR, Durigan G, Hoffmann WA (2021) Savannas are not old fields: Functional trajectories of forest expansion in a fire-suppressed Brazilian savanna are driven by habitat generalists. *Funct Ecol* 1–13. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13818>

Franks PJ, Drake PL, Beerling DJ (2009) Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: An analysis using *Eucalyptus globulus*. *Plant, Cell Environ* 32:1737–1748. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.002031.x>

Gaburro TA, Zanetti LV, Gama VN, et al (2015) Physiological variables related to photosynthesis are more plastic than the morphological and biochemistry in non-pioneer tropical trees under contrasting irradiance. *Rev Bras Bot* 38:39–49. <https://doi.org/10.1007/s40415-014-0113-y>

Grazielly M, Sousa S, Paula S, et al (2021) Drought responses and phenotypic plasticity of *Maprounea guianensis* populations in humid and dry tropical forests The wide distribution of *Maprounea guianensis* populations in contrasting environments (dry and humid forests) to seasonal rainfall , drough

Hair Jr JF, Black WC, Babin BJ, et al (2009) *Análise Multivariada de dados*. 6. ed. Porto Alegre : Bookman, 2009.

Haridasan M (2008) Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. *Brazilian J Plant Physiol* 20:183–195. <https://doi.org/10.1590/s1677-04202008000300003>

Haridasan M (2005). Competição por nutrientes em espécies arbóreas do cerrado. *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação*. 167-178

Harrison EL, Arce Cubas L, Gray JE, Hepworth C (2020) The influence of stomatal morphology and distribution on photosynthetic gas exchange. *Plant J* 101:768–779. <https://doi.org/10.1111/tpj.14560>

Hoffmann WA, Franco AC, Moreira MZ, Haridasan M (2005) Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Funct Ecol* 19:932–940. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01045.x>

Johansen DA (1940). *Plant Microtechnique*. Tata-MacGraw-Hill, Bombay. 523p.

Juhász CEP, Cursi PR, Cooper M, et al (2006). Dinâmica físico-hídrica de uma topossequência de solos sob savana florestada (cerradão) em Assis, SP. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 30:401-412.

Larcher, W. 2006. *Ecofisiologia Vegetal*. São Paulo, RIMA, 550p.

Lawson T, Vialet-Chabrand S (2019) Speedy stomata, photosynthesis and plant water use efficiency. *New Phytol* 221:93–98. <https://doi.org/10.1111/nph.15330>

Liu X, Swenson NG, Lin D, et al (2016) Linking individual-level functional traits to tree growth in a subtropical forest. *Ecology* 97:2396–2405. <https://doi.org/10.1002/ecy.1445>

Miranda IS, Absy ML, Rebêlo GH (2003) Community structure of woody plants of Roraima savannahs, Brazil. *Plant Ecol* 164:109–123. <https://doi.org/10.1023/A:1021298328048>

Miranda L d. AP de, Vitória AP, Funch LS (2011) Leaf phenology and water potential of five arboreal species in gallery and montane forests in the Chapada Diamantina; Bahia; Brazil. *Environ Exp Bot* 70:143–150. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.08.011>

Muniz F.H. 2020. *Curatella in Flora do Brasil 2020*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available at: <<https://floradobrasil2020.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB7337>>. Accessed on: 23 Jul. 2022

Neves SPS, de Miranda L d'Afonseca P, Rossatto DR, Funch LS (2017) The roles of rainfall, soil properties, and species traits in flowering phenology along a savanna-seasonally dry tropical forest gradient. *Rev Bras Bot* 40:665–679. <https://doi.org/10.1007/s40415-017-0368-1>

Oliveira-Filho AT, Ratter JA (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna* 91-120

Palhares D, Franco a C, Zaidan LP (2010) Respostas fotossintéticas de plantas do cerrado nas estações seca e chuvosa. *Rev Bras Biociências* 8:213–220

Paradizo IC, Becacici Macieira BP, Novo Gama V, et al (2015) A plasticidade fenotípica como indicador de arbóreas não pioneiras mais tolerantes à elevada irradiância. *Pesqui Florest Bras* 35:359. <https://doi.org/10.4336/2015.pfb.35.84.927>

- Pearce DW, Millard S, Bray DF, Rood SB (2006) Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment. *Tree Physiol* 26:211–218. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.2.211>
- Poorter H, De Jong R (1999) A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytol* 143:163–176. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00428.x>
- Ratter JA, Bridgewater S, Ribeiro JF (2003) Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: Comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh J Bot* 60:57–109. <https://doi.org/10.1017/s0960428603000064>
- Raven JA (2014) Speedy small stomata'. *J Exp Bot* 65:1415–1424. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru032>
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, et al (1999) Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology* 80:1955–1969. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1955:GOLTRA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1955:GOLTRA]2.0.CO;2)
- Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, et al (2003) The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. *Int J Plant Sci* 164:. <https://doi.org/10.1086/374368>
- Ribeiro JF, Walter BMT (2008) As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. *Cerrado Ecol. e flora* 152–212
- Rossatto DR, Hoffmann WA, de Carvalho Ramos Silva L, et al (2013) Seasonal variation in leaf traits between congeneric savanna and forest trees in Central Brazil: Implications for forest expansion into savanna. *Trees - Struct Funct* 27:1139–1150. <https://doi.org/10.1007/s00468-013-0864-2>
- Rossatto DR, Hoffmann WA, Franco AC (2009) Características estomáticas de pares congêneros de cerrado e mata de galeria crescendo numa região transicional no Brasil central. *Acta Bot Brasilica* 23:499–508. <https://doi.org/10.1590/s0102-33062009000200021>
- Rossatto DR, Kolb RM (2013) Leaf anatomical traits are correlated with tree dominance in a neotropical deciduous forest. *New Zeal J Bot* 51:242–251. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2013.795904>
- Sack L, Cowan PD, Jaikumar N, Holbrook NM (2003) A ' hidrologia ' das folhas : coordenação de estrutura e função em espécies lenhosas temperadas. 1343–1356
- Sanaïotti T M, Martinelli LA, Victoria RL, et al (2002). Past vegetation changes in Amazon savannas determined using carbon isotopes of soil organic matter. *Biotropica* 34: 2-16.
- Santiago LS, Wright SJ (2007) Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Funct Ecol* 21:19–27. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01218.x>
- Sarmiento G, Pinillos M (2006) O caso das savanas tropicais da América do Sul: quando a sustentabilidade econômica e ecológica não é suficiente. *Dimens humanas da Biodiversidade*

O desafio novas relações Soc no século XXI 215–237

Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G (2014) Strong hydraulic segmentation and leaf senescence due to dehydration may trigger die-back in *Nothofagus dombeyi* under severe droughts: a comparison with the co-occurring *Austrocedrus chilensis*. *Trees - Struct Funct* 28:1475–1487. <https://doi.org/10.1007/s00468-014-1050-x>

Souza JP, Melo NMJ, Halfeld AD, Reis JN (2017) Shading effects on leaf life span and functional traits in the widespread species *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong. *Acta Sci - Biol Sci* 39:113–122. <https://doi.org/10.4025/actascibiolsci.v39i1.33400>

Valladares F, Arrieta S, Aranda I, et al (2005) Shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental Mediterranean sites. *Tree Physiol* 25:1041–1052. <https://doi.org/10.1093/treephys/25.8.1041>

Violle C, Navas M-L, Vile D, et al (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>

Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG (1999) Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytol* 143:155–162. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00427.x>

Wirtz KW (2003) Adaptive significance of C partitioning and regulation of specific leaf area in *Betula pendula*. *Tree Physiol* 23:181–190. <https://doi.org/10.1093/treephys/23.3.181>

Zappi DC, Ranzato Filardi FL, Leitman P, et al (2015) Growing knowledge: An overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguesia* 66:1085–1113. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566411>

APÊNDICE A

Tabela 3. Variáveis morfológicas: comprimento (C) e largura (L) dos estômatos e comprimento do poro estomático para as seis espécies nas três áreas de estudo; n = 3. Médias \pm desvio padrão. *Teste Anova; **Teste Kruskal-Wallis. Letras diferentes, na mesma linha, indicam diferenças significativas ($p \leq 0,05$).

Espécies e variáveis anatômicas (mm)	Áreas de estudo			p Valor
	Boa Vista	Brasília	Assis	
<i>Bowdichia virgilioides</i>				
Estômato (C)**	0,024 \pm 0,0020	0,021 \pm 0,0008	0,026 \pm 0,0013	p > 0,05
Estômato (L)**	0,014 \pm 0,0004	0,017 \pm 0,0021	0,014 \pm 0,0019	p > 0,05
Poros estomático (C)**	0,012 \pm 0,0007	0,012 \pm 0,0008	0,014 \pm 0,0021	p > 0,05
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>				
Estômato (C)**	0,036 \pm 0,0011	0,032 \pm 0,0009	0,035 \pm 0,0009	p > 0,05
Estômato (L)*	0,028 \pm 0,0024	0,027 \pm 0,0033	0,027 \pm 0,0010	p > 0,05
Poros estomático (C)**	0,015 \pm 0,0005a	0,013 \pm 0,0001a	0,013 \pm 0,0007b	p < 0,05
<i>Curatella americana</i>				
Estômato (C)**	0,023 \pm 0,0010	0,021 \pm 0,0004	0,025 \pm 0,0027	p > 0,05
Estômato (L)**	0,016 \pm 0,0001a	0,017 \pm 0,0009b	0,016 \pm 0,0004a	p < 0,05
Poros estomático (C)**	0,015 \pm 0,0010a	0,014 \pm 0,0003a	0,012 \pm 0,0001b	p < 0,05
<i>Roupala montana</i>				
Estômato (C)**	0,026 \pm 0,0016	0,023 \pm 0,0003	0,028 \pm 0,0044	p > 0,05
Estômato (L)**	0,016 \pm 0,0023	0,016 \pm 0,0005	0,023 \pm 0,0043	p > 0,05
Poros estomático (C)**	0,013 \pm 0,0007a	0,013 \pm 0,0002a	0,011 \pm 0,0001b	p < 0,05
<i>Casearia sylvestris</i>				
Estômato (C)**	0,017 \pm 0,0003	0,017 \pm 0,0005	0,017 \pm 0,0003	p > 0,05
Estômato (L)**	0,013 \pm 0,0006	0,014 \pm 0,0007	0,013 \pm 0,0009	p > 0,05
Poros estomático (C)**	0,005 \pm 0,0001	0,005 \pm 0,0003	0,005 \pm 0,0007	p > 0,05
<i>Xylopia aromatica</i>				
Estômato (C)**	0,021 \pm 0,0014	0,023 \pm 0,0028	0,022 \pm 0,0008	p > 0,05
Estômato (L)**	0,015 \pm 0,0033	0,013 \pm 0,0006	0,012 \pm 0,0005	p > 0,05
Poros estomático (C)*	0,012 \pm 0,0034	0,011 \pm 0,0011	0,013 \pm 0,0028	p > 0,05