Parte II

Comunidade de Plantas

FOTO: JANINE FELFILI

FOTO: ALDICIR SCARIOT

Capítulo 6

Biodiversidade, estrutura e conservação de florestas estacionais deciduais no Cerrado.

Aldicir Scariot
Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia
Programa das Nações Unidas para o Desenvolvimento (PNUD)
Brasília, DF

Anderson C. Sevilha
Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia
Brasília, DF

INTRODUÇÃO

Um dos pontos mais controversos relacionado às florestas cuja ocorrência e distribuição estão condicionadas à estacionalidade climática (pluviosidade e(ou) temperatura) é a definição da terminologia adotada para a sua classificação, sendo englobada sob a denominação genérica de Florestas ou Matas Secas as mais variadas fitofisionomias.

Nessa designação estão agrupadas tanto as Florestas Estacionais Deciduais, quanto as Semideciduais, que no Brasil são subdivididas por Veloso (IBGE 1992), em função de sua localização em diferentes faixas altimétricas e geográficas, nas formações Aluvial, das Terras Baixas, Submontana e Montana. Embora utilizada com a finalidade exclusiva de propiciar o mapeamento contínuo de grandes áreas, tais formações parecem apresentar correspondência com as diferenciações encontradas na composição e na estrutura dessas florestas (Fernandes & Bezerra 1990; Rizzini 1997; Fernandes 2000; Ferraz 2002), reflexos do componente histórico e dos processos ecológicos diferenciados que condicionam a dinâmica de cada sistema.

A falta de conhecimento sobre a vegetação das florestas secas nas regiões Neotropicais, apontada por Pennington *et al.* (2000), é resultado da pouca atenção dada a esse tipo de formação (Murphy & Lugo 1986; Janzen 1988). Essa ausência de informações, começa ser modificada para a região dos Cerrados, com o aparecimento de trabalhos de composição, estrutura, dinâmica e processos ecológicos das Florestas Estacionais Deciduais (ver Scariot & Sevilha 2000; Sampaio 2001; Bueno *et al.* 2002, Vieira 2002). Porém, a falta da caracterização do tipo de vegetação e de informações climáticas, principalmente temperatura e pluviosidade, muitas vezes inviabiliza comparações entre as diferentes formações classificadas genericamente como florestas ou matas secas.

CARACTERIZAÇÃO E DISTRIBUIÇÃO DAS FLORESTAS ESTACIONAIS DECIDUAIS

As Florestas Estacionais Deciduais caracterizam-se pelo elevado grau de deciduidade foliar do componente arbóreo e estão distribuídas pelas mais diversas regiões tropicais do planeta, sob a forma de um *continuum* florestal, ou ainda, de fragmentos naturais isolados por outros tipos de vegetação. Essas florestas têm altura e área basal menores que as florestas úmidas e o crescimento ocorre principalmente na estação chuvosa, período em que a camada de folhiço, que se acumulou sobre o solo no período seco, se decompõe. No hemisfério norte, a maioria das espécies é anemocórica e muitas florescem na transição entre as estações seca e úmida, quando as plantas estão despidas de folhas (Bullock 1995). Porém, no hemisfério sul, o florescimento ocorre predominantemente no período de transição da estação chuvosa para a seca e a dispersão dos propágulos, que é principalmente anemocórica, no final da estação seca.

Como o que ocorre em relação à classificação das florestas secas, também não existe consenso na literatura quanto aos descritores e seus valores, que deveriam ser utilizados para determinar a classificação de um tipo de fitofisionomia como decidual, ou não. São consideradas deciduais aquelas florestas onde os indivíduos desprovidos de folhas, durante a estação seca, representam mais de 50%, para IBGE (1992); mais de 60%, para Fernandes (2000); e acima de 90%, para Eiten (1983). Embora empíricos tais valores estão de acordo com aqueles encontrados para a Floresta Estacional Decidual Submontana da bacia do rio Paranã, Goiás. Em oito amostras de 1,0ha, num gradiente de perturbação de florestas intactas até intensamente perturbadas por exploração madeireira, 98,6% dos indivíduos perdem totalmente as folhas na estação seca. A única espécie que as mantém é *Talisia esculenta* (St. Hil.) Radik. Em áreas intactas, o percentual de cobertura do dossel varia de 90%, no período das chuvas, a 35%, na estação seca (Vieira 2002), quando a cobertura do dossel é representada, principalmente, por galhos e troncos.

Inicialmente, acreditava-se que a distribuição de espécies e a heterogeneidade espacial encontrada em florestas secas eram limitadas exclusivamente pela disponibilidade de água (Mooney *et al.* 1995). Posteriormente, passou-se a considerar também as variáveis ambientais que limitariam essa disponibilidade, tais como topografia e características físicas dos solos (Medina 1995; Mooney *et al.* 1995; Martijena 1998). Revisões sobre a distribuição e estrutura desses sistemas florestais nas Américas Central e do Sul (Murphy & Lugo 1995; Sampaio 1995), África (Menaut *et al.* 1995) e Ásia (Rundel & Boonpragob 1995) indicam que a única característica climática marcante comum a esse tipo de formação é a forte sazonalidade na distribuição de chuvas. Essa sazonalidade, juntamente com as diferenças no volume de precipitação e a duração da estação chuvosa, seriam responsáveis pelas diferenças entre florestas na altura de dossel, biomassa total e produtividade (Mooney *et al.* 1995), assim como na intensidade da queda de folhas, cuja variação interanual dependerá da severidade da estação seca.

No Brasil, as Florestas Estacionais Deciduais distribuem-se tanto pelas formações savânicas de Cerrado e

Caatinga, das regiões Centro-Oeste e Nordeste, quanto pelas formações florestais sempre verdes da floresta Amazônica, na região Norte, e da Atlântica, na região Sul do país (Figura 1), estando, portanto, associadas a diferentes tipos fitofisionômicos e regimes de estacionalidade em volume de precipitação e temperatura (Tabela 1), topografia e características físicas e químicas dos solos.

Na região dos Cerrados, essas florestas estão distribuídas em um eixo nordeste-sudoeste (Figura 1), ligando as Províncias da Caatinga ao Chaco (Prado & Gibbs 1993; Oliveira Filho & Ratter 1995), sendo comuns nos estados da Bahia, Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso e Mato Grosso do Sul, onde os teores de Cálcio e Magnésio são elevados e os de Alumínio, baixos. Exemplos são as florestas sobre afloramentos calcários

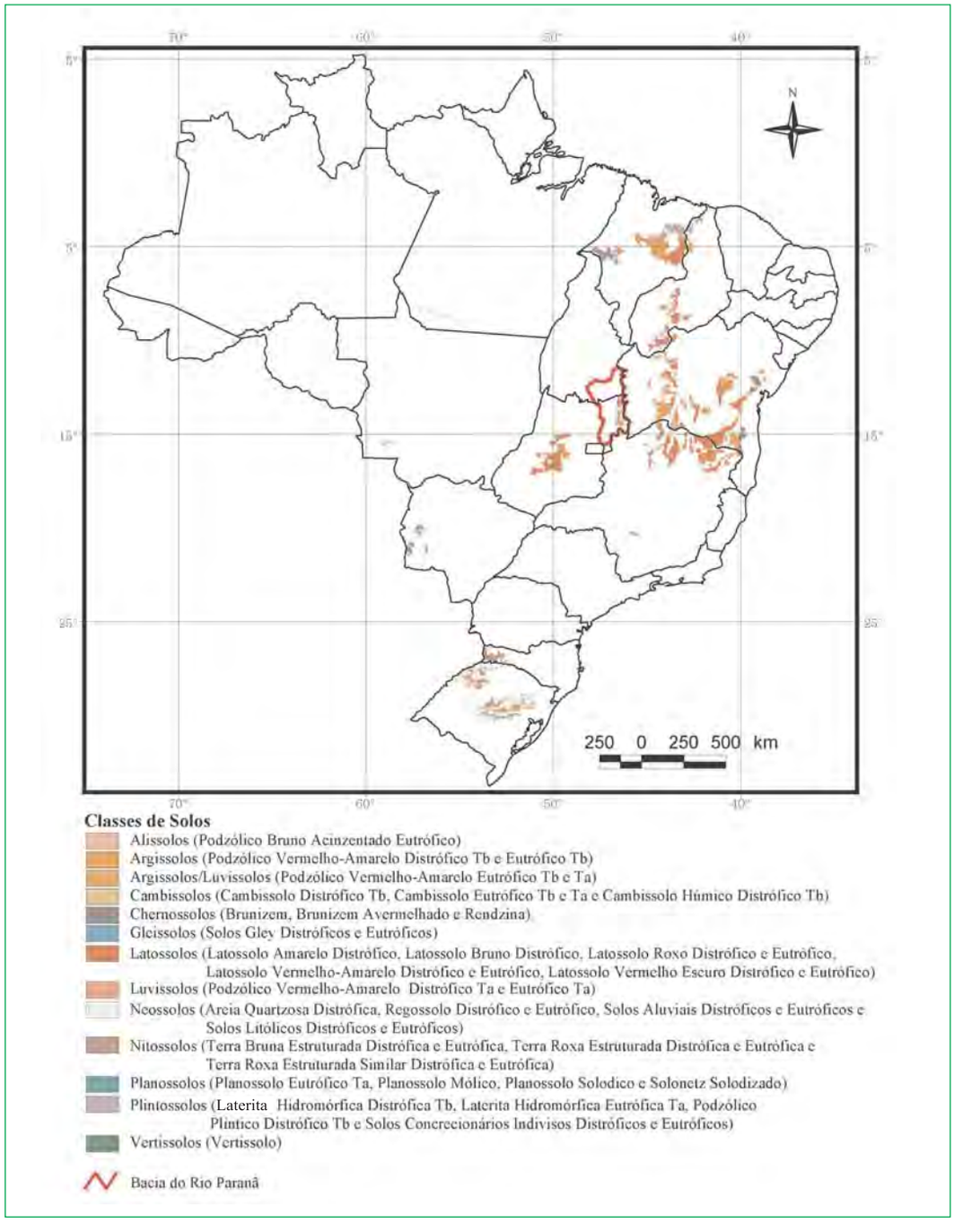


Figura 1
Localização geográfica da bacia do rio Paraná (GO e TO) e distribuição das Florestas Estacionais Deciduais no Brasil (IBGE 1983) e suas respectivas classes de solos de ocorrência (EMBRAPA 1981) na escala de 1:5.000.000, segundo o novo Sistema Brasileiro de Classificação de Solos (EMBRAPA 1999).

(Ratter *et al*. 1973, 1988), em solos profundos, geralmente Nitossolos (Podzólicos Vermelho Escuro eutróficos (IBGE 1995; Scariot & Sevilha 2000) e Terra-Roxa Estrutural similar eutrófica (Brasil 1982), em solos litólicos que contenham traços ou influência calcária, sobre depósitos aluviais ricos em nutrientes, tais como na região do pantanal mato-grossense (Ratter *et al.* 1988) e da bacia do rio Paranã (GO), e sobre solos originários do derramamento basáltico do sul do Goiás e Triângulo Mineiro (Oliveira-Filho *et al.* 1998).

Dessa forma, um importante fator determinante da ocorrência das Florestas Estacionais Deciduais do Brasil, seria o solo relativamente mais fértil em minerais (Ratter *et al.* 1973; Prado & Gibbs 1993; Oliveira Filho & Ratter 1995), onde a capacidade competitiva das populações desses sistemas florestais, parece ser maior. No entanto, quando confrontados os mapas de distribuição das Florestas Estacionais Deciduais do Brasil (IBGE 1983) com o de solos, confeccionados sobre o antigo Sistema Brasileiro de Classificação de Solos (EMBRAPA 1981), observa-se que essa formação florestal distribui-se, por pelo menos, 40 classes de solos diferentes, o equivalente a 13 classes do novo sistema (EMBRAPA 1999), inclusive os distróficos, e não apenas sobre aqueles relativamente mais férteis (Figura 1). Embora a escala de abordagem de ambos os mapeamentos seja muito ampla (1:5.000.000), a falta de estudos detalhados acerca da distribuição e da caracterização dos fatores abióticos determinantes da ocorrência dessas formações ficam evidentes quando são apontadas, por exemplo, as ocorrências dessas florestas sobre Neossolos Quartzarênicos (areias quartzosas distróficas), que, para James A. Ratter (comunicação pessoal), só seriam possíveis se os teores de cálcio fossem elevados, como aqueles encontrados na região do Jaíba, MG (Alexandre F. da Silva, comunicação pessoal).

O CASO DA BACIA DO RIO PARANÃ

Localização e ambiente físico

Na bacia do rio Paranã ocorre um dos mais significativos encraves de Florestas Estacionais Deciduais do Brasil. Essa bacia, com 59.403 km^2, é uma depressão entre os relevos do Planalto

Tabela 1. Distribuição do volume de precipitação e da temperatura média por Estado de ocorrência das Florestas Estacionais Deciduais no Brasil.

Região	Estado	Precipitação (mm)		Temperatura média
		Mínima	Máxima	°C
Nordeste	Bahia	< 750 – 1.250	< 1250 – 2.000	< 19 – 27
	Piauí	< 750 – 1.250	1.250 – 2.000	22 – 27
	Maranhão	750 – 2.000	1.251 – 2.000	24 – 27
Centro-Oeste	Goiás	750 – 2.000	1.251 – 2.000	20 – 23
	Tocantins	750 – 2.000	1.251 – 2.000	20 – 27
	Mato Grosso	750 – 1.250	1.251 – 2.000	22 – 23
	Mato Grosso do Sul	750 – 1.250	< 1.250 – 2.000	22 – 27
Norte	Pará	2.001 – 2.750	2.001 – 3.000	22 – 27
Sudeste	Minas Gerais	750 – 2.000	< 1.250 – 2.000	< 19 – 27
Sul	Santa Catarina	1251 – 2.000	1.251 – 3.000	< 19
	Rio Grande do Sul	1251 – 2.000	1.251 – 3.000	< 19

Dados obtidos a partir da comparação dos mapas de vegetação (IBGE 1983) com os de precipitação (IBGE 1978a) e temperatura (IBGE 1978b).

do Divisor São Francisco-Tocantins e do Planalto Central Goiano e se estende do nordeste do Estado de Goiás ao sudeste do Estado do Tocantins, por 33 municípios. Ela está inserida na bacia hidrográfica do rio Tocantins e situa-se no centro do território nacional, na confluência da divisão política regional do Brasil, entre as regiões Norte, Centro-Oeste, Nordeste e Sudeste (Figura 1).

Nela estão contidas as áreas de importância biológica extremamente alta "Vale e Serra do Paranã, Grande Sertão Goiás-Bahia e Cavernas de São Domingos e Florestas Semidecíduas do Sudeste do Tocantins" e, a área "Sul do Tocantins – Região Conceição/Manuel Alves", cujas informações biológicas são insuficientes (Brasil 2002).

A bacia do rio Paranã está em uma zona de transição, entre os domínios dos climas úmidos da região amazônica e os domínios dos climas semi-áridos da região da Caatinga, sendo seu clima classificado, segundo Köppen, em AW (Clima Tropical, com duas estações bem definidas), com variações para o CWa (Clima Tropical de altitude) (IBGE 1995).

As variações altitudinais entre os planaltos acima de 1.000m e as depressões abaixo de 500m presentes ao longo da bacia, resultam em diferenciações climáticas relacionadas às médias anuais de pluviosidade e temperatura registradas na região. Sobre os relevos mais altos das serras e dos planaltos residuais, o volume de chuva é superior a 1.500mm/ano, enquanto, que nas zonas de depressão, não ultrapassa 1.300mm/ano. A distribuição das chuvas, ao longo do ano, caracteriza-se por se concentrar num período de 5 meses entre as estações da primavera e do verão. A temperatura nas regiões serranas chega a ser, em média, 5 ^{0}C inferior às médias de 21 ^{0}C registradas nas regiões de depressões (IBGE 1995).

A bacia do rio Paranã apresenta uma composição com unidades litoestratigráficas que refletem processos diversos ao longo de diferentes ciclos, como o Transamazônico, Uruaçuano e Brasiliano. Predominam os terrenos que correspondem ao Complexo Goiano e ao Grupo Bambuí-Paraopebas, intercalados por uma vasta ocorrência do Grupo Araí, na parte central da região (Fernandes *et al.* 1982).

Dentre os grandes Domínios Geomorfológicos presentes na bacia do rio Paranã, são reconhecidas as Depressões Pediplanadas, os Planaltos em Estruturas Sedimentares Concordantes e os Planaltos em Estruturas Sedimentares Dobradas. As zonas de depressões totalizam 3.470.621ha (63%) da região, e caracterizam-se por vãos interplanálticos, balizados por saliências destacadas pela erosão e feições resultantes de processos de dissolução (Mauro *et al.* 1982).

Correspondendo ao Domínio das Depressões Pediplanadas, das Regiões Geomorfológicas da bacia do rio Paranã, destaca-se a Depressão do Tocantins, que se estende de norte a sul da bacia, entre o Planalto Divisor São Francisco-Tocantins a leste, e o Planalto Central Goiano, a oeste. As altitudes nessa depressão variam de 300 a 800m, sendo que as altitudes maiores correspondem ao contato com o Complexo Montanhoso Veadeiros-Araí, próximo de Teresina de Goiás e Cavalcante, e as mais baixas ao longo dos rios Paranã e tributários (Mauro *et al.* 1982).

Nessa região de tensão ecológica entre grandes biomas em contato geográfico (Cerrado, Caatinga e Floresta Tropical Úmida), reflexo do contato de

domínios climáticos, ocorrem solos com altas taxas de fertilidade onde são encontradas as Florestas Estacionais Deciduais. Dentre esses, destacam-se os Nitossolos (Podzólicos Vermelho-Escuros eutróficos (IBGE 1995) e a Terra-Roxa Estruturada Similar eutrófica (Krejci *et al.* 1982). Estes solos se localizam, principalmente, em áreas de precipitação média anual entre 800 e 1.100 mm, sobre relevo plano a suavemente ondulado, com predominância das áreas aplainadas (Krejci *et al.* 1982), onde a declividade varia de 0-3% (IBGE 1995). Estes ainda podem apresentar uma fase rochosa composta pelos afloramentos calcários amplamente distribuídos pela região. São destacadas as ocorrências nos municípios de Iaciara, São Domingos e Campos Belos (Krejci *et al.* 1982).

Dentro das classes de solos identificados pelo antigo sistema de classificação de solos do Brasil, o Podzólico Vermelho-Escuro eutrófico difere da Terra-Roxa Estruturada pelo material de origem. A primeira classe está relacionada a litologias calcárias com possíveis influências de material coluvionar (IBGE 1995), enquanto que a segunda, desenvolvida a partir de rochas calcárias e ardósias do Grupo Bambuí, tem altos teores de cálcio e magnésio, caracterizando-o como um dos solos mais férteis da região (Krejci *et al.* 1982).

A ocupação da paisagem

Geograficamente, a bacia do rio Paranã engloba a divisão administrativa da microrregião do Vão do Paranã, tida como a última área disponível para expansão da fronteira agrícola no Estado de Goiás, sendo já ocupada desde o século 18, com a criação de gado em apoio à atividade aurífera. Posteriormente, a região foi negligenciada para atividades econômicas convencionais, o que contribuiu para a relativa preservação dos recursos naturais (Luíz 1998) e manutenção de parte das últimas reservas florestais nativas de Goiás (IBGE 1995). Atualmente são raras as áreas intactas, e quase sempre estão localizadas em locais de difícil acesso, geralmente sobre afloramentos de rochas calcárias.

A ocupação intensa a partir dos anos 70, e principalmente nos anos 80, resultado da imigração do sul e sudeste do País, culminou com intensa extração madeireira para suprir os mercados paulista, goiano e paranaense (IBGE 1995) e para subsidiar a implantação de pastagens. As condições naturais favoráveis e terras disponíveis, sem uso agropecuário e, portanto, de baixo valor econômico, resultaram na remoção quase que total da cobertura vegetal para implementação de fazendas de gado de corte. A extração de madeiras foi conduzida sem critérios técnicos e de maneira espontânea e empírica, executada por empreiteiros ou pelo próprio fazendeiro, procurando o máximo rendimento econômico, sem preocupação de reposição do estoque ou a manutenção sustentada da atividade (IBGE 1995).

A escassez de árvores de espécies de interesse econômico com diâmetros comerciais reduziu as taxas de exploração das décadas de 1980 e 1990, sendo que a maioria das serrarias, paulatinamente, deixou de operar na última década (IBGE, 1995). Parte significativa da vegetação já foi removida, porém ainda hoje ocorre a extração comercial de madeira, tanto das formações florestais, utilizadas para serrarias e produção de carvão, quanto das savânicas, utilizadas principalmente

para carvão (IBGE, 1995). Em 1999, por exemplo, foi registrada a retirada de 36.377 toneladas de madeira para produção de carvão, 189.160 m^3 para produção de lenha e 21.769 m^3 para produção de tora (IBGE, 2000).

As espécies mais utilizadas são *Myracrodruon urundeuva* Fr. All. (aroeira), *Schinopsis brasiliensis* Engl. (braúna) e *Tabebuia impetiginosa* (Mart.) Standl. (ipê-roxo), para confecção de cercas e currais, *Cedrela fissilis* Vell. (cedro), *Machaerium scleroxylon* Tull. (pau-ferro), *Enterolobium contortsiliquum* (Vell.) Morong (tamboril), *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* (H.) Lee. & L. (jatobá), *Aspidosperma* spp. (perobas) e *Amburana cearensis* (Fr. All.) A. C. Smith (cerejeira), dentre outras, para atender a construção civil e a indústria de móveis da região. Outras espécies são utilizadas indiscriminadamente para a produção de carvão vegetal.

Atualmente, cerca de 45% do total das propriedades existentes na bacia do rio Paranã têm entre 10 e 100ha (IBGE 2000), estabelecidas, principalmente, nos municípios de relevo mais acidentado, enquanto que as grandes fazendas, com tamanhos superiores a 500ha, estão nas áreas de terras planas e de elevada fertilidade natural, especialmente no Vão do Paranã.

A pecuária é a principal atividade econômica e a maior fonte de impacto negativo no meio ambiente, representada por mais de 1.300.000 cabeças de gado. Essa atividade responde por 69,4% da economia de todos os estabelecimentos agropecuários presentes na bacia do Paranã, enquanto que as áreas de produção mista (lavoura e pecuária), respondem por 15,47% e as lavouras temporárias por 11,59%. As demais atividades econômicas desenvolvidas no campo são representadas por lavouras permanentes (1,64%), silvicultura e exploração florestal (1,14%), produção de carvão vegetal (0,52%), horticultura e produtos de viveiro (0,21%), pesca e aqüicultura (0,01%) (IBGE, 2000).

Além da pecuária, a construção de hidrelétricas, representa um forte impacto, tanto para a fauna quanto para a flora das áreas de influência direta e indireta, por modificar definitivamente a dinâmica das bacias onde são instaladas. A interrupção do fluxo natural dos organismos, provocado pelas barragens, pode ainda reduzir o tamanho das populações de animais e plantas e provocar extinções locais. Com isso, a crescente ocupação de áreas naturais na região do vale do Paranã, desvinculada do prévio conhecimento do potencial do ambiente, resultou em uma paisagem antropizada, onde estão imersos os fragmentos de Florestas Estacionais Deciduais e de Cerrado, principalmente.

Composição, diversidade e estrutura das Florestas Estacionais Deciduais Submontanas

Na região da bacia do rio Paranã, a vegetação é constituída, basicamente, por duas classes de formações, as florestais e as savânicas. Além destas, áreas de tensão ecológica estão amplamente distribuídas ao longo do contato entre essas formações, principalmente entre as Florestas Estacionais Deciduais e Semideciduais e as formações savânicas de Cerrado e Caatinga. Áreas de formações secundárias em diferentes estádios de regeneração estão também amplamente distribuídas por essa bacia, resultado do abandono ou mau uso da terra.

Nessa região, encontram-se dispersas as maiores disjunções das formações de Floresta Estacional Decidual Submontana do país (IBGE 1992). Originariamente, essas florestas predominavam nas áreas de afloramento calcário e nas áreas planas de solos eutróficos que cobrem grandes extensões da bacia. As áreas de afloramentos calcários estão mais preservadas devido à dificuldade na extração de madeira, enquanto que a ocupação desordenada das áreas planas resultou na fragmentação e na redução do tamanho das populações de espécies arbóreas de interesse madeireiro e outras associadas, que somente são encontradas em alguns fragmentos, pouco ou nada explorados, que remanescem em meio às pastagens (Scariot & Sevilha 2000).

Segundo Oliveira Filho & Ratter (1995) a maioria das espécies das florestas do Brasil Central parecem ajustar-se a dois padrões de distribuição: (1) espécies de floresta com diferentes níveis de caducifolia, que dependem essencialmente da ocorrência de manchas de solos férteis dentro do domínio do Cerrado e tendem a distribuir-se, principalmente, dentro de um arco nordeste-sudoeste, conectando a Caatinga às fronteiras do Chaco. Pennington *et al.* (2000), sugerem a existência de uma antiga formação contínua das florestas secas do Brasil Central, que hoje, fragmentada, teriam formado corredores interligando estes biomas; (2) grande parte das espécies dependente da alta umidade no solo, que se distribuem das Florestas Pluviais Amazônica à Atlântica, cruzando a região dos cerrados no arco noroeste-sudeste pela rede dendrítica de florestas associadas a sistemas ripários.

Em aspectos florísticos e fisionômicos, as Florestas Estacionais Deciduais estão mais associadas com as Caatingas arbóreas (Ratter *et al.* 1988; Fernandes & Bezerra 1990), com espécies tidas como típicas dessa formação, tais como *M. urundeuva, S. brasiliensis, Cavanillesia arborea* K Schum., *A. cearensis, T. impetiginosa*, dentre outras. Contudo, essas florestas podem apresentar semelhança também com outros tipos vegetacionais adjacentes, dada a interpenetração de espécies dessas outras formações. Tal fato torna as Florestas Estacionais Deciduais particularmente singulares (Pedrali 1997; Brina 1998), uma vez que estas congregam uma associação de espécies que é única para cada região.

Da mesma forma, florística e estruturalmente, o componente arbóreo das Florestas Estacionais Deciduais de áreas planas e de afloramentos calcários de uma mesma região, como é o caso da bacia do rio Paranã, pode formar associações distintas. Nos levantamentos florísticos realizados nessa região com base em amostragens fitossociológicas de 11 fragmentos (três em afloramentos calcários e oito em áreas planas, sendo que destes, três estão em áreas intactas e cinco em áreas com diferentes níveis de exploração) (Scariot & Sevilha 2000; Silva & Scariot 2003, 2004a, b), complementadas por caminhadas aleatórias, foram encontradas 128 espécies arbóreas, de 90 gêneros e 41 famílias. A família mais representativa foi Leguminosae (subfamílias Mimosoideae - 11 gêneros e 14 espécies, Faboideae - 10 gêneros e 18 espécies - e Caesalpinoideae - 7 gêneros e 8 espécies) que contribuiu com 31% do total de gêneros e de espécies de árvores amostradas. Em vários estudos realizados no Brasil, essa família tem se destacado como a mais importante dentre as diferentes fisionomias (Prance 1990; Lima & Guedes-Bruni 1994), sendo ainda considerada como a mais

importante nas florestas neotropicais (Richards 1952; Gentry 1990).

Embora algumas áreas sobre afloramento calcário possam ter em um hectare um número maior de espécies arbóreas do que o encontrado em um hectare sobre áreas planas (Tabela 2), no total, áreas de afloramento calcário possuem menor riqueza de espécies que áreas planas. Das 128 espécies amostradas, 51 (40%) foram comuns às florestas de áreas de planaltos e de afloramentos calcários, enquanto que 57 (44,5%) foram amostradas exclusivamente nas áreas planas e 20 (15,5%) nas áreas sobre afloramento calcário.

Em áreas de floresta intacta, a densidade média de árvores estimadas com diâmetro acima de 5cm é de 650 indivíduos.ha^{-1} nas áreas planas e, de 770 indivíduos.ha^{-1} nas áreas de afloramento calcário (Tabela 2). Embora as florestas sobre afloramentos calcários tenham valores médios de densidade superiores aos das áreas planas, os valores de área basal são mais próximos aos amostrados nas áreas mais perturbadas de floresta sobre relevo plano, o que denota o menor porte dos indivíduos que compõem as associações sobre esses afloramentos calcários.

Os valores de diversidade estimados estão, em geral, próximos entre si, mas abaixo daqueles estimados para outras florestas tropicais. Já os valores de equitabilidade não indicam dominância de espécies nos fragmentos amostrados. Das 102 espécies amostradas nos inventários, 31 perfazem as 10 espécies mais importantes em valor de importância (VI) para cada levantamento e somam, pelo menos, 60% do total do VI estimado para cada localidade (Tabela 3).

Tabela 2. Estrutura da comunidade de árvores de Floresta Estacional Decidual Submontana de fragmentos intactos (i) e explorados (e) em planaltos (p) e afloramentos calcários (ac) no município de São Domingos, Vale do Paranã (GO), em áreas amostradas nas fazendas São Domingos (SD), Flor do Ermo (FE), Traçadal (FT), Olho d'Água (OA), Manguinha (FM), Cruzeiro do Sul (CS), São Vicente (SV), Canadá (FC) e São José (SJ).

Fragmentos	Densidade.ha^{-1}	Área Basal.ha^{-1}	Riqueza (S)	H'	J
SDp_i	591	23,18	44	2,99	0,79
FEp_i	674	24,54	48	3,04	0,78
FTp_i	688	28,34	48	2,99	0,77
OAp_e	659	18,19	50	2,99	0,77
FMp_e	470	9,21	46	2,99	0,78
CSp_e	296	10,12	33	2,62	0,75
SDp_e	776	19,69	42	2,75	0,74
FEp_e	476	20,44	39	2,92	0,80
SVac_i	860	18,60	51	3,18	0,81
FCac_i	924	9,90	48	2,99	0,77
SJac_i	536	8,40	36	2,99	0,83

Diferenciações na composição e na estrutura entre as formações florestais deciduais em áreas planas e de afloramentos calcários são encontradas quando as amostras originadas dos estudos fitossociológicos são classificadas por TWINSPAN (Two-way indicator species analysis, Hill 1979, Figura 2). Esta análise resultou em basicamente dois grupos distintos que separaram as amostras das áreas planas daquelas sobre afloramentos calcários, com elevado autovalor (0,469), o que indica uma forte divisão (Gauch 1982). Das 102 espécies amostradas nos levantamentos fitossociológicos, 29 foram apontadas como de ocorrência preferencial nos afloramentos calcários, dentre as quais se destacaram, pelos elevados valores de densidade e freqüência: *Acacia glomerosa* Benth., *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart.,

Tabela 3. Rol e posição das 10 espécies arbóreas mais importantes em valor de importância (VI) amostradas em fragmentos de Floresta Estacional Decidual Submontana, São Domingos, Vale do Paranã, GO, em áreas amostradas nas fazendas São Domingos (SD), Flor do Ermo (FE), Traçadal (FT), Olho d'Água (OA), Manguinha (FM), Cruzeiro do Sul (CS), São Vicente (SV), Canadá (FC) e São José (SJ).

Espécie	Áreas planas								Afloramento calcário		
	Intactas				Exploradas				Intactas		
	SD	FE	FT	OA	FM	CS	SD	FE	FC	SJ	SV
Acacia glomerosa	-	-	39	43	-	32	-	-	46	-	9
Anadenanthera colubrina	38	40	9	-	-	10	4	7	12	23	18
Aspidosperma pyrifolium	9	10	18	-	5	7	10	-	34	2	35
Aspidosperma subincanum	5	9	7	6	6	6	7	6	18	-	11
Astronium fraxinifolium	18	11	11	-	4	-	-	8	7	-	13
Bauhinia brevipes	8	2	5	4	1	9	6	5	-	-	37
Cabralea canjerana	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	-
Cavanillesia arborea	6	6	2	5	-	2	2	4	36	-	6
Cedrela fissilis	10	15	17	7	-	-	-	-	-	-	39
Chorisia pubiflora	-	31	10	-	-	-	-	10	13	21	8
Combretum duarteanum	3	7	22	-	-	1	-	-	4	7	4
Combretum sp.	4	4	1	1	-	-	1	1	-	-	-
Commiphora leptophloeos	-	-	-	-	-	-	-	-	6	4	20
Dilodendron bipinnatum	22	21	44	-	8	5	-	-	3	13	2
Eugenia sp.	28	12	24	-	3	-	9	-	-	-	-
Ficus pertusa	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-
Jacaranda brasiliana	-	-	-	-	-	-	-	-	5	11	28
Lonchocarpus montanus	13	8	8	-	-	-	-	9	16	-	-
Luehea divaricata	-	-	-	35	39	-	-	-	14	8	5
Luetzelburgia sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	17	3	22
Machaerium brasiliense	21	30	13	9	10	-	-	-	-	-	-
Machaerium scleroxylon	12	19	28	27	23	-	25	27	10	-	16
Machaerium stipitatum	26	22	25	8	-	-	5	-	48	-	42
Myracrodruon urundeuva	1	1	3	3	7	4	8	3	1	5	7
Pseudobombax longiflorum	-	-	-	-	-	-	31	-	9	32	24
Pseudobombax tomentosum	16	13	14	12	12	16	18	18	2	6	1
Spondias mombin	7	5	6	10	-	-	-	-	-	-	40
Sterculia striata	32	24	-	-	-	8	-	-	17	31	33
Tabebuia impetiginosa	2	3	4	2	2	3	3	2	8	1	3
Tabebuia roseo-alba	27	28	27	50	15	15	-	24	23	-	10
Talisia esculenta	23	14	20	-	9	-	-	-	-	-	-

Cecropia saxatilis Snethlage, *Commiphora leptophloeos* (Mart.) Gillet, *Cordia glabrata* (Mart.) DC., *Ficus insipida* Willd., *Ficus pertusa* L. f., *Jacaranda brasiliana* (Lam.) Pers., *Luehea divaricata* Mart., *Piranhea securinega* A. Radcliffe-Smith & J. A .Ratter, *Pseudobombax longiflorum* (Mart. & Zucc.) A. Robyns, *Simarouba versicolor* St. Hil., *Commiphora* sp. (esta, espécie nova para a ciência e em fase de descrição), *Jatropha* sp. e *Luetzelburgia* sp. Destas, *C. canjerana, C. saxatilis, F. insipida, F. pertusa, P. securinega, Commiphora* sp. e *Jatropha* sp. não são encontradas nas florestas de planaltos.

Os demais grupos formados pelas dicotomias estão presentes apenas entre as amostras de áreas planas e agrupam os fragmentos geograficamente mais próximos entre si. Porém, as divisões foram pouco sensíveis, com autovalores (0,147 e 0,176) baixos (Gauch 1982) (Figura 2).

Dentre as espécies que se destacaram pelos elevados valores de cobertura com que foram amostradas, *Eugenia dysenterica* DC., *Machaerium brasiliense* Vog., *Randia armata* (Sw.) DC., *Senna speciosa* (DC.) Irwin & Barn., *Swartzia multijuga* Vog., *Sweetia fruticosa* Spreng., *Talisia esculenta* e *Combretum* sp., estão entre as 30 que ocorreram exclusivamente nas áreas planas, enquanto *Cedrela fissilis* Vell., *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong, *Lonchocarpus montanus* Tozzi, *Platypodium elegans* Vog., *Pouteria gardnerii* (Mart. e Miq.) Baehni. e *Spondias mombin* L., embora amostradas sobre afloramentos, são apontadas como de ocorrência preferencial de áreas de planaltos. Já *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan, *Aspidosperma pyrifolium* Mart., *Aspidosperma subincanum* Mart., *Astronium fraxinifolium* Schott, *Bauhinia brevipes* Vog., *Cavanillesia arborea, Chorisia pubiflora* (A. St. Hil.) Dawson., *Combretum duarteanum* Camb., *Dilodendron bipinnatum* Radlk., *Guazuma ulmifolia* Lam., *Machaerium scleroxylon, Machaerium stipitatum* (DC.) Vog., *Machaerium villosum* Vog., *Myracrodruon urundeuva, Pseudobombax tomentosum* (Mart. & Zucc.) A. Robins, *Sterculia striata* A. St. Hil. & Naud., *Tabebuia impetiginosa* e *T. roseoalba* (Ridley) Sand., estão entre as 40 espécies indiferentes que foram amostradas em ambas as formações.

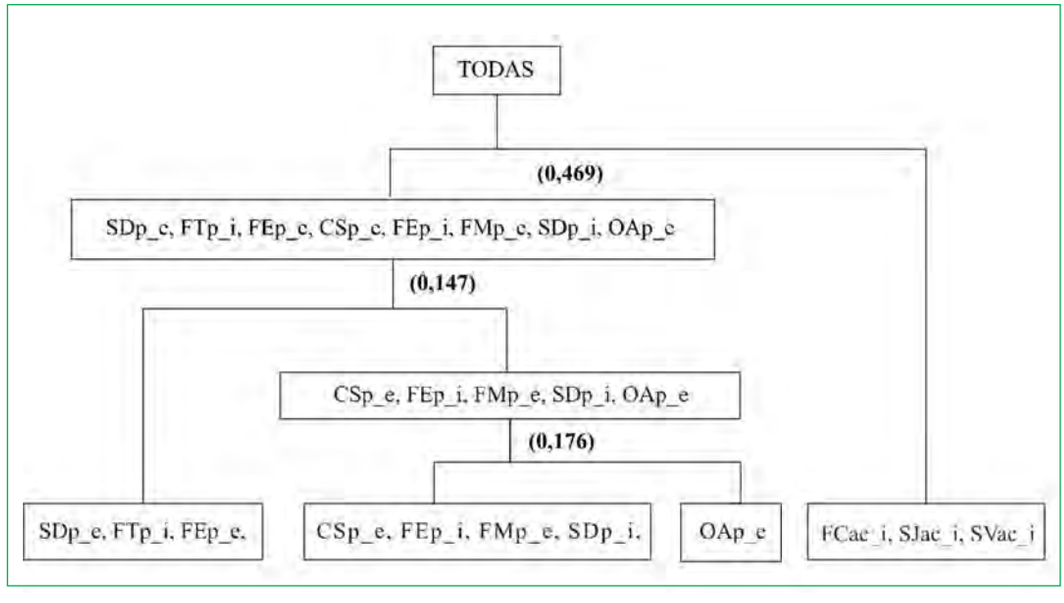


Figura 2
Classificação pelo método de TWINSPAN de 11 fragmentos de Floresta Estacional Decidual Submontana intactos (i) e explorados (e) em áreas de planaltos (p) e afloramentos calcários (ac) no município de São Domingos, Vale do Paranã (GO), em áreas amostradas nas fazendas São Domingos (SD), Flor do Ermo (FE), Traçadal (FT), Olho d'Àgua (OA), Manguinha (FM), Cruzeiro do Sul (CS), São Vicente (SV), Canadá (FC) e São José (SJ). Números entre parênteses indicam os autovalores.

Estas podem ser consideradas como as mais importantes na estruturação das comunidades de Florestas Deciduais da região da bacia do rio Paranã.

Essa diferenciação implica na adoção de manejo diferenciado das formações florestais de fragmentos sobre planaltos e fragmentos sobre afloramento calcário. As populações das espécies de elevado valor econômico persistem em áreas de afloramento devido às dificuldades impostas pela topografia à exploração madeireira. Porém, nas áreas planas, essas populações estão ameaçadas de extinção local devido ao desmatamento e à exploração seletiva, que remove as árvores maiores, com características de fuste mais adequadas ao aproveitamento madeireiro, causando danos ecológicos e genéticos às populações dessas espécies. A remoção dos indivíduos reprodutivos, além de potencialmente afetar a reprodução das árvores remanescentes, modifica a estrutura da comunidade e, assim, afeta o estabelecimento, crescimento e reprodução de outras espécies, exploradas ou não. Já a remoção de determinados indivíduos com características mais adequadas à comercialização madeireira pode resultar na seleção negativa desses genótipos na natureza.

Desmatamento, fragmentação e plantas invasoras

Embora grande parte da região do vale do rio Paranã tenha sido desmatada na década de 1980, ainda nos anos de 1990, proporção significativa da vegetação continuou a ser removida. Em uma área de 180.877ha estudada, onde predominavam as Florestas Estacionais Deciduais, estimou-se que a perda de vegetação nativa, que em 1991, cobria 15,4% da superfície havia sido reduzida a somente 5,4% em 1999 (Andahur 2002). A maior perda de vegetação ocorreu nas áreas mais planas e com solos mais aptos ao aproveitamento pecuário.

O desmatamento na região resultou na fragmentação do *habitat* , que implicou na descontinuidade da distribuição da vegetação original, reduziu o *habitat* disponível aos organismos silvestres e acrescentou bordas a uma paisagem até então contínua. Isto resulta em mudanças na distribuição e abundância dos organismos, afetando a demografia e genética das populações e, conseqüentemente, a biodiversidade (Wilcove 1986). A maioria (65%) dos fragmentos remanescentes da área acima amostrada tem menos de 1 hectare, e 88% estão abaixo de 5,0ha, sendo raras (menos de 1%) as áreas acima de 100ha (Andahur 2002).

A drástica modificação da paisagem natural e o aumento da população humana ocorridos nas últimas décadas criaram as condições para a introdução de espécies exóticas nas áreas remanescentes de Florestas Estacionais Deciduais da bacia do rio Paranã. Algumas dessas espécies foram deliberadamente introduzidas pelo homem, com objetivo de incrementar a produção agropecuária, destacando-se principalmente as gramíneas, como *Hyparrhenia rufa* (Nees) Stapf., *Panicum maximum* Jacq., *Pennisetum purpureum* Schum., entre outras. Já *Acacia farnesiana* (L.) Willd., conhecida na bacia do rio Paranã como esponjinha, também de origem africana, é uma árvore invasora das pastagens, onde pode formar agrupamentos fechados. Embora os legumes sejam ingeridos pelo gado, que eventualmente dispersa as sementes nas pastagens e nas florestas remanescentes, as plantas raramente se

estabelecem no interior das florestas, sendo mais comum nas bordas desta com a pastagem.

Conservação de um ecossistema ameaçado de extinção

Não obstante a singularidade das Florestas Estacionais Deciduais, a riqueza em espécies de importância madeireira, a alta taxa de desmatamento e o impacto da perturbação antrópica nos remanescentes, poucas unidades de conservação contemplam essa fitofisionomia. Na região do Vale do rio Paranã, somente o Parque Estadual de Terra Ronca, com cerca de 57 mil ha, tem porções significativas de Floresta Estacional Decidual Submontana, mas apenas sobre afloramentos calcários, faltando as florestas sobre planaltos, a mais ameaçada de todas as fitofisionomias do bioma Cerrado. Além disso, esse parque ainda não foi implementado e a maior parte da vegetação de sua área é constituída de pastagens e formações secundárias, que necessitam de medidas de facilitação para acelerar a sua recuperação.

Essencial nessa extensa região do vale do rio Paranã é a imediata implantação de novas unidades de conservação, que permitam a conservação e a preservação de amostras significativas da biodiversidade, da rica variedade de fitofisionomias e das nascentes dos cursos de água e que assegurem ainda, o fluxo gênico entre populações isoladas. Neste contexto a implementação de corredores ecológicos é um objetivo maior a ser perseguido.

Corredores ecológicos podem aumentar a conectividade entre populações isoladas pela fragmentação, pois podem assegurar rotas para o fluxo de genes, recolonização de fragmentos, aumento efetivo do tamanho de populações nativas e equilíbrio no número de espécies (Bentley & Catterral 1997). As principais razões para a manutenção de corredores ecológicos são a possibilidade de aumentar as taxas de imigração (Harris e Scheck 1991); assegurar rotas de movimento para espécies de ampla distribuição geográfica (Harris 1984); diminuir a depressão endogâmica (Harris 1984); e reduzir a estocasticidade demográfica (Merriam 1991). Para isso é necessária a implementação de medidas que resulte na (1) criação de unidades de conservação, e (2) implantação de mecanismos que assegurem a persistência e recuperação das populações de espécies nativas nas áreas remanescentes que estão sob pressão antrópica.

A criação de unidades de conservação deve necessariamente atender a critérios técnicos, porém oportunidades políticas e sociais não devem ser desperdiçadas. Nesse contexto, grandes unidades de conservação de uso restrito devem ser criadas, assim como incentivada a criação de unidades menores, ao alcance das condições dos municípios. Especial atenção deve ser dada à criação de reservas particulares do patrimônio natural (RPPNs), o que demandará um trabalho criterioso junto aos proprietários rurais da região. As RPPNs podem desempenhar um papel fundamental no funcionamento de corredores ecológicos, exatamente pela possibilidade de serem implementadas de forma a distribuírem-se espacialmente por toda a bacia do rio Paranã, o que contribuiria para a preservação de uma grande diversidade de fitofisionomias e aumentaria a possibilidade de fluxo gênico entre populações.

A implantação de medidas de manejo pode contribuir para que áreas, tanto em unidades de conservação como

em propriedades privadas, possam ser partícipes efetivos dos corredores ecológicos. A recomendação e implementação de medidas de manejo devem, necessariamente, serem precedidas de pesquisas que constatem a viabilidade ecológica e econômica das mesmas. Exemplo disso é a utilização dos remanescentes florestais pelo gado, que além de pisotear e consumir plântulas, preda as sementes de diversas espécies de árvores (Vieira 2002), podendo também dispersar sementes de espécies exóticas no interior das áreas remanescentes de floresta. A exploração seletiva de madeira causa modificações na estrutura dos remanescentes, tais como aumento da abertura do dossel, criação de clareiras e oportunidades para o aumento de emaranhados de cipós, que podem afetar diferencialmente a regeneração de árvores (Vieira 2002) e, eventualmente, modificar a estrutura e composição da comunidade de plantas (Webb 1997). A compreensão da direção e intensidade dos efeitos do uso das áreas remanescentes e do manejo da matriz na biodiversidade é de fundamental importância para o manejo e conservação da biodiversidade da região.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Não há duvidas de que Florestas Estacionais Deciduais estão sendo destruídas em velocidade e intensidade alarmantes e que não estão sendo adequadamente contempladas em unidades de conservação, o que coloca em perigo a persistência dessa fitofisionomia em um futuro próximo. Ademais, a exploração de espécies de alto valor comercial pode extinguir populações, selecionar negativamente genótipos de algumas espécies e reduzir o fluxo gênico, sendo os exemplos mais marcantes *Amburana cearensis* e *Cedrela fissilis,* que são listadas como ameaçadas de extinção (IUCN 1997). É crucial que medidas que possam vir a contribuir para reverter essa tendência, sejam implementadas, dentre as quais:

1. Implantação de unidades de conservação de uso restrito e tamanho adequado, inclusive a multiplicação de RPPNs na região;
2. Implementação de medidas de manejo que contribuam para facilitar a recuperação das características primárias das áreas exploradas;
3. Modificação no uso das áreas remanescentes de forma a diminuir o impacto sobre a biodiversidade; e
4. Coleta de germoplasma para assegurar a conservação *ex situ* e subsidiar programas de reintrodução de populações extintas ou ameaçadas.

O conhecimento científico sobre a biodiversidade da região, necessariamente, inclui:

1. Inventários quantitativos e qualitativos da biodiversidade;
2. Desenvolvimento de técnicas de manejo de espécies de importância local (ameaçadas, economicamente importantes e invasoras);
3. Desenvolvimento de técnicas para a reintrodução de genótipos e populações localmente extintas;
4. Desenvolvimento de técnicas para facilitação e recuperação de áreas degradadas; e
5. Valorização das espécies da flora e fauna dessas florestas.

Portanto, ao menos que a tendência de negligência com que esse ecossistema tem sido tratado seja revertida, pouco restará dos remanescentes pleistocênicos de floresta tropical estacional seca no domínio do Cerrado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Andahur, J. P. J. V. (2001). *Florestas e questões de gestão ambiental na bacia do rio Paranã*. Dissertação de Mestrado. Departamento de Engenharia Florestal. Brasília, Universidade de Brasília.

Bentley, J. M. & C. P. Catterall. 1997. The use of bushland, corridors, and linear remnants by birds in southeastern Queensland, Australia. *Conservation Biology* v.11, n.4: 1173-1189.

Brasil. 2002. *Biodiversidade Brasileira - Avaliação e identificação de áreas prioritárias para conservação, utilização sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade brasileira*. Brasília. Ministério do Meio Ambiente. 404p.

Brasil. 1982. *Folha SD. 23 Brasília; geomorfologia, pedologia, vegetação; uso Potencial da terra*. Rio de Janeiro. Projeto RADAMBRASIL. Ministério de Minas e Energia. Secretaria Geral. 655p.

Brina, A. E. (1998). *Aspectos da dinâmica da vegetação associada a afloramentos calcários na APA Carste de Lagoa Santa, MG*. Instituto de Ciências Biológicas. Belo Horizonte, Universidade Federal de Minas Gerais: 107p.

Bueno, P. C., A. Scariot, & A. C. Sevilha. 2002. Estrutura Populacional de Espécies Madeireiras em Áreas Intacta e Explorada de Floresta Estacional Decidual. *Boletim do Herbário Botânico Ezechias Paulo Heringer*, vol. 6.

Bullock, S. H. 1995. Plant reproduction in Neotropical dry forests. In: *Seasonally dry tropical forests*. (Medina, E. Eds.). New York, USA. Cambridge University Press. 277-303p.

Eiten, G. 1983. *Classificação da vegetação do Brasil*. Brasília. CNPq/Coordenação Editorial. 305p.

EMBRAPA. 1981. *Mapa de solos do Brasil*. Serviço Nacional de Levantamento e Classificação de Solos. EMBRAPA-Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária/ Ministério da Agricultura.

Fernandes, A. 2000. *Fitogeografia brasileira*. Fortaleza. Multigraf. 340p.

Fernandes, A. & P. Bezerra, 1990. *Estudo fitogeográfico do Brasil*. Fortaleza. Stylus Comunicações. 205p.

Fernandes, P. E. C. A., M. L. Montes, E. R. C. Braz, A. S. L. Montes, L. L.Silva, F. L. L. Oliveira, J. Í., Ghignone, O. Siga-Jr. & H. E. F. Castro, 1982. Geologia. In: *Projeto RADAMBRASIL Folha SD. 23 Brasília; geologia, geomorfologia, pedologia vegetação e uso potencial da terra*. (Moreira, H. F. Eds.). Rio de Janeiro. Brasil. Ministério da Minas e Energia. Secretaria-Geral. Vol. 29. 25-204p.

Ferraz, E. M. N. 2002. Panorama da Floresta Atlântica no estado do Pernambuco. In: *Biodiversidade, conservação e uso sustentável da flora do Brasil*. (Araújo, E. L., Moura, A. N., Sampaio, E. V. S. B., Gestinari, L. M. S. & Carneiro, J. M. T. Eds.). Recife. Universidade Federal Rural do Pernambuco, Sociedade Botânica do Brasil, Seção Regional Pernambuco. 23-26p.

Gauch, H. G., 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press. Cambridge, 298p.

Gentry, A. H. 1990. Floristic similarities and differences between Southern Central America and Upper and Central Amazonia. In: *Four neotopical rain forests*. (Gentry, A. H. Eds.). New Haven and London. Yale University Press. 141-157p.

Harris, J. 1984. *The fragmented forest: island biogeography theory and preservation of biotic diversity.* The University of Chicago Press. Chicago. 211p.

Harris, L.D. & J. Scheck. 1991. From implications to applications: the dispersal corridors principle applied to the conservation of biological diversity. In *Nature Conservation 2: the role of corridors.* D.A Saunders; R.J. Hobbs (Eds.), p. 189-220. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, New South Wales, Australia..

Hill, M. O., 1979. TWINSPAN: a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of individuals and

attributes. Ithaca, NY. Cornell University.

IBGE. 2000. Censo Demográfico 2000 – Resultados do Universo: Malha Municipal 1997. (disponível em http://www.ibge.com.br)

IBGE. 1995. *Zoneamento geoambiental e agroecológico do Estado de Goiás: região nordeste*. Rio de Janeiro. IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística/ Divisão de geociências do Centro-Oeste. 178p.

IBGE. 1992. *Manual Técnico da Vegetação Brasileira*. Rio de Janeiro. IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 92p.

IBGE. 1983. *Mapa de Vegetação do Brasil.* Rio de Janeiro. IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.

IBGE. 1978a. *Brasil precipitação*. Rio de Janeiro. IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística/SEPLAN - Secretaria de Planejamento.

IBGE. 1978b. *Brasil clima*. Rio de Janeiro. IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística/SEPLAN - Secretaria de Planejamento.

IUCN (1997). *Red List of Threatened Plants 1997*, World Conservation Monitoring Centre.

Janzen, D. H. 1988. Tropical dry forest: the most endangered major tropical ecosystem. In: *Biodiversity*. (Wilson, E. O. Eds.). Washington, DC, USA. National Academy Press. 130-137p.

Krejci, L. C., F. F. Fortunato & P. R. S. Corrêa, 1982. Pedologia - Levantamento exploratório de solos. In: *Projeto RADAMBRASIL Folha SD. 23 Brasília; geologia, geomorfologia, pedologia vegetação e uso potencial da terra*. (Moreira, H. F. Eds.). Rio de Janeiro. Brasil. Ministério da Minas e Energia. Secretaria-Geral. Vol. 29. 660p.

Lima, M. P. M. & R. R. Guedes-Bruni, 1994. Abordagem geográfica, fitofisionômica, florística e taxonômica da Reserva Ecológica de Macaé de Cima. In: *Reserva Ecológica de Macaé de Cima - Nova Friburgo/RJ: Aspectos florísticos das espécies vasculares*. (Guedes-Bruni, R. R. & M. P. M. Lima, Eds.). Rio de Janeiro. Jardim Botânico. 17-54p.

Luíz, G. C. (1998). Estudo do impacto ambiental a partir da análise espaço-temporal - caso da região Vão do Paranã - GO. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Goiás Goiânia.

Martijena, N. E. 1998. Soil properties and seedling establishment in soils from monodominant and high-diversity stands of the tropical deciduous forests of Mexico. *Journal of Biogeography*. 25 707-719.

Mauro, C. A., M. Dantas & F. A. Roso, 1982. Geomorfologia. In: *Projeto RADAMBRASIL Folha SD. 23 Brasília; geologia, geomorfologia, pedologia vegetação e uso potencial da terra*. (Moreira, H. F. Eds.). Rio de Janeiro. Brasil. Ministério da Minas e Energia. Secretaria-Geral. Vol. 29. 205-296p.

Medina, E. 1995. Diversity of life forms of higher plants in neotropical dry forests. In: *Seasonally dry tropical forests*. (Bullock, S. H., Money, H. A. & Medina, E. Eds.). Cambridge, UK. Cambridge University press. 221-242p.

Menaut, J. C., M. Lepage & L. Abbadie 1995. Savannas, woodlands and dry forests in Africa. In: *Seasonally dry tropical forests*. (Bullock, S. H., H. A. Mooney & E. Medina, Eds.). New York, USA. Cambridge University Press. 64-92p.

Merriam, G. 1991. Corridors and connectivity: animal populations in heterogeneous environments. In *Nature Conservation 2: the role of corridors.* D.A Saunders; R.J. Hobbs (Eds.), p. 133-142.

Mooney, H. A., S. H. Bullock & E. Medina, 1995. Introduction. In: *Seasonally dry tropical forests*. (Bullock, S. H., H. A. Mooney & E. Medina, Eds.). New York, USA. Cambridge University Press. 1-8p.

Murphy, P. G. & A. E. Lugo, 1986. Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 17:67-88.

Murphy, P. G. & A. E. Lugo, 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. In: *Seasonally dry tropical forests*. (Bullock, S. H., H. A. Mooney, & E. Medina, Eds.). New York, USA. Cambridge University Press. 9-34p.

Oliveira Filho, A. T. & J. A. Ratter, 1995. A study of the origin of central Brazilian forest by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinb. J. Bot*. 52 (2) 141-194.

Oliveira-Filho, A. T., N. Curi, E. A. Vilela & D. A. Carvalho, 1998. Effects of canopy gaps, topography, and soils on the distribution of woody species in a central Brazilian deciduous dry forest. *Biotropica*. 30 (3) 362-375.

Pedrali, G. 1997. Florestas Secas sobre afloramentos calcários em Minas Gerais: florística e fisionomia. *BIOS*. 5 (5) 81-88.

Pennington, R. T., D. E. Prado & C. A. Pendry, 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*. 27 (2) 261-273.

Prado, D. & P. Gibbs, 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annais of the Missouri Botanical Garden*. 80 (4) 902-927.

Prance, G. T. 1990. The floristic composition of the forests of Central Amazonian Brazil. In: *Four neotropical rainforests.* (Gentry, A. H. Eds.). New Haven and London. Yale University Press. 112-140p.

Ratter, J. A., P. W. Richards, G. Argent & D. R. Gifford, 1973. Observation on the vegetation of northeastern Mato Grosso.1. The woody vegetation types of the Xavantina-Cachimbo expedition area. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. B 226 (449-492)

Ratter, J. A., A.Pott, J. P. Vali, C. N. Cunha & M. Haridasan, 1988. Observations on wood vegetation types in the Pantanal and at Corumbá, Brazil. *Notes RBG Edinb.* 45 (3) 503-525.

Richards, P. W. 1952. *The tropical rain forest*. Cambridge. Cambridge University Press.

Rizzini, C. T. 1997. *Tratado de fitogeografia do Brasil, aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos*. Rio de Janeiro. Âmbito Cultural Edições Ltda. 747p.

Rundel, P. W. & K. Boonpragob, 1995. Dry forest ecosystems of Thailand. In: *Seasonally dry tropical forests*. (Bullock, S. H., Mooney, H. A. & E. Medina, Eds.). New York, USA. Cambridge University Press. 93-123p.

Sampaio, A. B. 2001. *Efeito de borda nas espécies arbóreas de uma Floresta Estacional Decidual no Vale do Paranã*. Dissertação de Mestrado. Departamento de Ecologia. Brasília, Universidade de Brasília: 82p.

Sampaio, E. V. S. B. 1995. Overview of the Brazilian Caatinga. In: *Seasonally dry tropical forests*. (Medina, E. Eds.). New York, USA. Cambridge University Press. 35-63p.

Scariot, A. & Sevilha, A.C. 2000. Diversidade, estrutura e manejo das Florestas Deciduais e as estratégias para a conservação. In: *Tópicos Atuais em Botânica* (T.B. Cavalcanti & B.M.T. Walter orgs.). Brasília: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia / Sociedade Botânica do Brasil. p. 183 – 188.

Silva, L. A., & A. Scariot, 2003. Estrutura da comunidade arbórea em uma floresta estacional decidual em afloramento calcário (Fazenda São José, São Domingos - GO, bacia do rio Paranã). *Acta Botanica Brasilica* 17(2):305-313.

Silva, L. A., & A. Scariot, 2004a. Comunidade arbórea de uma floresta estacional decidual sobre afloramento calcário na bacia do rio Paranã. *Revista Árvore* 28(1):61-67.

Silva, L. A., & Scariot, A. 2004b. Levantamento da estrutura arbórea em uma floresta estacional decidual sobre afloramento calcário. *Revista Árvore* 28(1):69-75.

Vieira, D. L. M. 2002. *Efeito da Exploração Madeireira em Populações de Espécies Arbóreas de Floresta Estacional Decidual.* Dissertação de Mestrado em Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília.

Wilcove, D. S. (1986). Habitat fragmentation in temperate zones. *Conservation Biology*. M. E. Soule. Massachusetts, Sinauer Press: 237-256.

Capítulo 7

Diversidade alfa e beta no cerrado *sensu strictu*, Distrito Federal, Goiás, Minas Gerais e Bahia

FOTO: M. HARIDASAN

Jeanine Maria Felfili
Manoel Claudio da Silva Júnior
Departamento de Engenharia Florestal
Universidade de Brasília
Brasília, DF

INTRODUÇÃO

O bioma Cerrado contém uma das mais ricas floras dentre as savanas mundiais com 6.429 espécies já catalogadas (Mendonça *et al*. 1998), este abrange uma vasta extensão territorial ocupando mais de 20 graus de latitude e 10 graus de longitude e, contém as três maiores bacias hidrográficas sul-americanas. No entanto, seus ambientes naturais estão sendo rapidamente convertidos em pastagens e cultivos agrícolas. Por essas razões, inclusive, este foi identificado como um dos mais ricos e ameaçados ecossistemas mundiais (Mittermeyer *et al*. 1999).

A vegetação do Cerrado ocorre sobre vários tipos de solo, mas a maior parte destes são bem drenados, profundos, ácidos, pobres em nutrientes e com alta saturação de alumínio. O cerrado sentido restrito ou *sensu stricto* (s.s.), que ocupa aproximadamente 70% do bioma Cerrado, tem paisagem composta por um estrato herbáceo dominado principalmente por gramíneas e, um estrato de árvores e arbustos variando em cobertura de 10 a 60 % (Eiten 1972).

Segundo Reatto *et al.* (1998) nas áreas cobertas por cerrado *s.s.* encontra-se o Latossolo Vermelho Amarelo ocupando 21,6%, Latossolo Vermelho Escuro (18,6%), Areia Quartzoza (15,2%), Podzólico vermelho-Amarelo (8,2%), Cambissolo (3,1%), Latossolo Amarelo (1,5), Latossolo variação UNA (0,5%). Estes solos podem ainda abrigar outras formações, além do cerrado s.s., mas a grande variedade de solos onde já foi constatada a ocorrência desta fisionomia sugere padrões floristicos diferenciados.

Dentro de um mesmo domínio climático ou bioma (Allaby, 1992) os padrões fitogeográficos estão, em geral, vinculados a determinantes físicos como solo, relevo e topografia, que no caso do Brasil Central foram sobrepostos em um zoneamento publicado por Cochrane *et al.* (1985). Estes identificaram um total de 70 sistemas de terra em 25 Unidades Fisiográficas. Um sistema de terras é uma área, ou grupo de áreas, no qual existe um padrão recorrente de clima, paisagem

e solos. Na presente análise, procurou-se associar os padrões encontrados por Cochrane *et al.* (1985) que tem servido de base para os projetos Biogeografia e Biodiversidade do bioma Cerrado, em relação aos padrões de diversidade beta encontrados.

As pesquisas sobre o modo como está organizada e distribuída a biodiversidade nas comunidades do Cerrado são necessárias para avaliar os impactos decorrentes de atividades antrópicas, planejar a criação de unidades de conservação e para a adoção de técnicas de manejo.

O objetivo deste trabalho foi analisar os padrões de diversidade alfa e beta para o cerrado s.s. que é a vegetação predominante do bioma Cerrado em uma extensão de 10 graus de latitude para subsidiar estratégias de manejo e conservação para a vegetação lenhosa.

MÉTODOS

Áreas de estudo

A vegetação lenhosa do cerrado sensu stricto (s.s.) foi selecionada para a comparação de 15 locais em três Unidades Fisiográficas do Brasil Central (Cochrane *et al.* 1985), veja Figura 1. Estas foram: 1. "Pratinha" ("Chapada Pratinha"), 2. "Veadeiros" ("Chapada dos Veadeiros ou Terras Altas do Tocantins") e 3. "São Francisco" ("Espigão Mestre do São Francisco"). Estas três Unidades Fisiográficas englobam seis sistemas de terra, dentre os quais Pratinha contém dois, Veadeiros

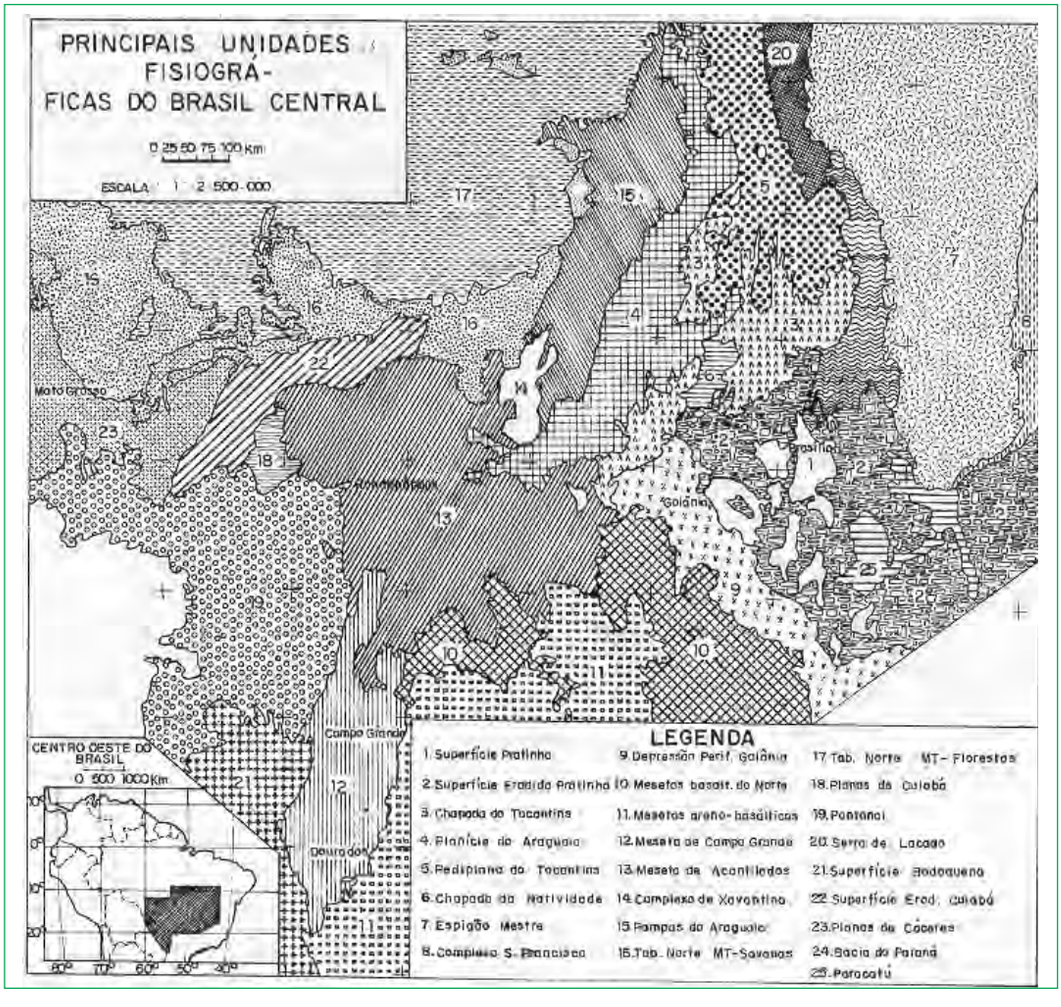


Figura 1
Principais Unidades Fisiográficas do Brasil Central estudadas: 1,2. Superfície Pratinha; 3. Chapada do Tocantins (Veadeiros); 7. Espigão Mestre do São Francisco (*Felfili et al.* 1994, adaptado de *Cochrane et al.* 1985).

contém três e São Francisco contém apenas um. (Figura 2).

As áreas de estudo (Tabela 1) foram selecionadas ao longo de um gradiente de dez graus de latitude e quatro graus de longitude iniciando-se da região "core" (Pratinha), para o norte (Veadeiros) e para o nordeste (São Francisco). Na Chapada Pratinha foram amostradas seis áreas (veja Felfili *et al.* 1994), cinco na Chapada dos Veadeiros (veja Felfili *et al.* 1997) e quatro no Espigão Mestre do São Francisco (veja Felfili *et al.* 2001).

Dos 15 locais estudados, cinco estão em unidades de conservação e o restante em locais não protegidos por lei (Tabela 1). Dentre as unidades de conservação, três delas estão na Chapada Pratinha, no Distrito Federal e distantes cerca de 50km

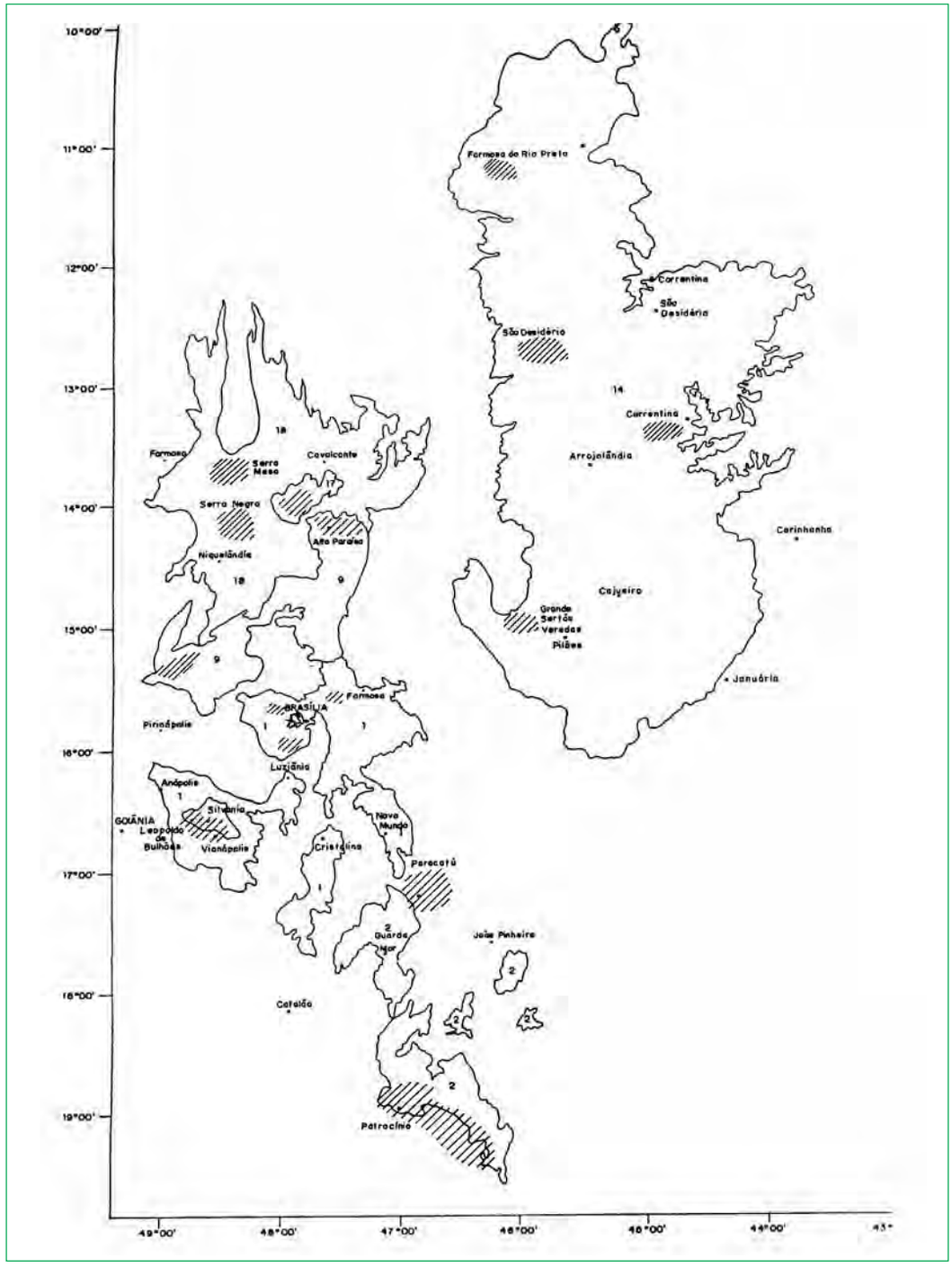


Figura 2
Locais de estudo em destaque nos Sistemas de terra nas Unidades Fisiográficas estudadas (1,2 = Chapada Pratinha, 9, 17, 18 = Chapada dos Veadeiros e 14 = Chapada do Espigão Mestre do São Francisco (Adaptado de Felfili & Silva Júnior 2001).

umas das outras e localizadas no mesmo sistema de terras, conforme o zoneamento elaborado por Cochrane *et al*. (1985). As UCs estudadas foram o Parque Nacional de Brasília, com cerca de 30.000ha, cuja principal fitofisionomia é o cerrado s.s. sobre Latossolos bem drenados; a Área de Proteção Ambiental (APA) Gama e Cabeça de Veado, que compreende a Reserva Ecológica do IBGE, a Estação Ecológica da Fazenda Água Limpa da Universidade de Brasília e a Estação Ecológica do Jardim Botânico de Brasília, as quais são contíguas e totalizam cerca de 10.000ha cobertas principalmente por cerrado s.s. sobre Latossolos bem drenados; a Estação Ecológica de Águas Emendadas com. 10.000ha, coberta, principalmente, por cerrado s.s. sobre latossolos bem drenados, contendo também largas extensões de veredas. Esta estação protege o local onde as bacias hidrográficas do Tocantins e do São Francisco se encontram e formam um divisor de águas para as três maiores bacias hidrográficas da América do Sul, ou seja, Araguaia-Tocantins (Amazônia), São Francisco e do rio Paraná.

O Parque Nacional de Chapada dos Veadeiros em Goiás, com 65.000ha ocupa completamente um dos três sistemas de terra da Chapada dos Veadeiros, ficando os demais desprotegidos. Os campos dominam a paisagem com o cerrado s.s. ocorrendo em manchas nos solos rasos, porém, rochosos na sua maioria.

As unidades de conservação acima descritas formam a zona nuclear da Reserva da Biosfera do Cerrado e se constituem em Patrimônio da Humanidade reconhecido pela, Organização das Nações Unidas para a Educação a Ciência e a Cultura (UNESCO, 2002).

Outra unidade de conservação incluída no estudo foi o Parque Nacional Grande Sertão Veredas com 80.000ha localizado no Espigão Mestre do São Francisco, nos Estados da Bahia e de Minas Gerais. Este ocorre em grande

Tabela 1. Latitude, longitude, altitude (m) e precipitação média anual (mm) nos locais de estudo no Brasil Central.

Unidade fisiográfica/Local de estudo e Sistema de Terra (Is)	Latitude (S)	Longitude (W)	Altitude (m)	Precipitação (mm)
SÃO FRANCISCO				
Formosa do Rio Preto-BA (Is1)	11°06' – 11°12'	45°18' – 45°35'	550	1006
São Desidério-BA (Is1)	12°35' – 12°46'	45°34' – 45°48'	695 - 775	1121
Correntina-BA (Is1)	13°31' – 13°32'	45°22' – 45°25'	586	1085
PARNA Grandes Sertões - MG (Is1)	15°10' – 15°21'	45°45' – 46°00'	700 - 900	1185
VEADEIROS				
Serra Negra-GO (Is1)	14°59' – 15°02'	48°10' – 48°22'	450 - 1100	1500
Serra Mesa-GO (Is1)	13°35' – 13°50'	48°10' – 48°22'	450 - 1110	1500
PARNA Veadeiros-GO (Is2)	13°50' – 14°12'	47°24' – 47°48'	620 - 1650	1500
Alto Paraíso-GO (Is3)	14°00' – 14°10'	47°20' – 47°58'	1200	1500
Vila Propício-GO (Is3)	15°16' – 15°26'	48°40' – 49°04'	750 - 1100	1500
PRATINHA				
APA Gama e Cabeça de Veado-DF (Is1)	15°52' – 15°59'	47°50' – 47°58'	1100	1552
PARNA Brasília-DF (Is1)	15°37' – 15°45'	47°54' – 47°59'	1100	1552
Águas Emendadas-DF (Is1)	15°31' – 15°35'	47°32' – 47°37'	1100	1552
Silvânia-GO (Is1)	16°30' – 16°50'	48°30' – 48°46'	1050	1552
Paracatu-MG (Is2)	17°00' – 17°20'	46°45' – 47°07'	900	1438
Patrocínio-MG (Is2)	18°47' – 19°45'	46°20' – 47°09'	950	1438

parte sobre Areia Quartzoza e contém as várias fisionomias de Cerrado, além de carrasco e extensas veredas.

Os demais locais estudados, fora das unidades de conservação, foram denominados em função do município escolhido, como base para os trabalhos de campo.

O clima de todos os locais estudados se enquadra como Aw, por Köppen, na Tabela 1 encontra-se a localização e outras características físicas desses locais.

As principais atividades econômicas nos municípios estudados foram a produção de grãos, cuja cultura mecanizada da soja está em expansão no São Francisco, a pecuária extensiva, especialmente em Silvânia (GO) e em todos os locais da Chapada dos Veadeiros e a produção de café em Paracatu (MG) e Patrocínio (MG).

Amostragem e coleta de dados

Em cada local, a fisionomia cerrado s.s. foi localizada nas cartas do IBGE e do Exército Brasileiro. Posteriormente, foi realizado um diagnóstico em campo para a seleção de áreas com o menor número de perturbações possíveis e que se encontrassem em pontos extremos e intermediários dos sistemas de terra nas Unidades Fisiográficas estudadas. Ou seja, cada local de estudo esteve completamente inserido em um sistema de terra de uma determinada Unidade Fisiográfica. O número de locais amostrados por Unidade Fisiográfica variou em função da extensão da Unidade e do número de sistemas de terra nela existente.

Nessas áreas foram estabelecidas, de modo o mais aleatório possível, parcelas de 20 x 50m, totalizando dez parcelas por local selecionado para amostragem. Nas parcelas, todos os troncos lenhosos, a partir de 5cm de diâmetro e a 30cm do nível do solo, foram identificados e mensurados com uma suta nesse ponto.

Na mensuração dos diâmetros, quando os troncos apresentaram formato irregular, afastando-se da forma cilíndrica, foram tomadas duas medidas e feita a média destas. As alturas foram consideradas como a projeção vertical do ápice da copa ao solo. As coletas botânicas, realizadas nas estações seca e chuvosa, foram depositada no Herbário da Reserva Ecológica do IBGE onde as comparações foram realizadas.

Essa metodologia de amostragem e coleta de dados foi padronizada de modo a assegurar a comparabilidade dos dados coletados em todos os locais amostrados. A descrição detalhada da metodologia deste estudo está detalhada em Felfili & Silva Júnior 2001 e em Felfili *et al*. 2001.

Análise dos dados

Uma das unidades básicas em que está organizada a biodiversidade são as comunidades. Esta organização apresenta dois componentes: diversidade alfa e diversidade beta. A diversidade alfa refere-se ao número e a abundância de espécies dentro de uma comunidade, enquanto que a diversidade beta, se relaciona com as diferenças na composição de espécies e suas abundâncias entre áreas dentro de uma comunidade (Magurran 1988).

Para avaliar a diversidade alfa nas comunidades foram utilizados os índices de Shannon-Wienner (H') e o de equabilidade de Pielou (Magurran 1988). A magnitude da diversidade alfa está relacionada com a riqueza ou número

de espécies por unidade de área e à equabilidade, ou seja, a distribuição do número de indivíduos por espécie (Magurran 1988).

A diversidade beta foi avaliada pelos índices de similaridade de Sørensen, que compara presença e ausência de espécies nas áreas e pelo índice de Czekanowski que considera, além da presença e ausência, a distribuição do número de indivíduos por espécie nas comparações. Estes índices variam em uma escala de 0 a 1, sendo que a similaridade é considerada elevada se os valores superarem 0,5 (Margurran 1988, Kent & Coker 1992).

A diversidade beta é inversamente proporcional à similaridade, ou seja, se a similaridade entre duas áreas for elevada, a diversidade beta é baixa ou vice-versa. A diversidade beta é elevada entre duas áreas quando há poucas espécies em comum e quando a distribuição do número de indivíduos por espécies comuns for diferenciada entre as áreas.

Uma matriz tendo a abundância, expressa pela densidade por hectare como variável, foi utilizada para a ordenação pelo método DECORANA ("Detrended Correspondence Analysis", Kent & Coker 1992). A distância entre os locais no eixo de ordenação foi utilizada como um indicativo da diversidade beta para comparação com os resultados da aplicação dos índices de diversidade.

Para todas as comparações foi utilizada a densidade por hectare por espécie em cada um dos 15 locais de estudo.

A diversidade beta, ou diversidade entre comunidades em diferentes locais, foi analisada, assim como os componentes de riqueza e diversidade resultantes da forma como estão organizadas as comunidades de cerrado s.s. ao longo de um gradiente de 10 graus de latitude no bioma.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Riqueza de espécies

A riqueza expressa pelo número de espécies, por área de estudo, variou de 55 no Parque Nacional de Brasília, na Chapada Pratinha, a 97 em Serra Negra, na Chapada dos Veadeiros.

Na Chapada dos Veadeiros, a riqueza de espécies foi, em geral, elevada, mas o índice de diversidade esteve em níveis similares aos de outros locais menos ricos devido à distribuição de indivíduos por espécie, expressa pelo índice de equabilidade (Tabela 2). A distribuição de indivíduos por espécies foi, algumas vezes, menos eqüitativa nas áreas mais ricas como, por exemplo, na Serra Negra (GO), Serra da Mesa (GO) e em Alto Paraíso de Goiás (GO), onde o número de espécies representadas por poucos indivíduos foi mais elevado.

No Espigão Mestre do São Francisco, o número de espécies foi muito similar nas quatro áreas amostradas variando de 66 em Correntina-BA a 68 em Formosa do Rio Preto-BA sendo um indicativo de que a similaridade física entre estas áreas, todas localizadas em um único sistema de terra, se reflete na riqueza florística. Mesmo áreas separadas por mais de 500km de distância como Correntina (BA) e Formosa do Rio Preto (BA) apresentaram riqueza similar.

Na Chapada dos Veadeiros, o número de espécies variou de 82 a 97 enquanto na Chapada Pratinha a variação foi de 55 a 73 com a maioria dos locais contendo cerca de 60 espécies

lenhosas. Na Chapada dos veadeiros, as variações entre locais foram também mais acentuadas mesmo estando os locais próximos geograficamente, com as maiores distâncias na faixa de 200km. Nessa Chapada encontram-se três sistemas de Terra onde o cerrado pode ser localizado sobre Cambissolos em afloramentos rochosos nas encostas, sobre Areia Quartzoza e sobre Latossolo (IBGE 1982) enquanto na Chapada Pratinha predominam os Latossolos e no Espigão Mestre as Areias Quartzozas. Isso evidencia que sob as condições climáticas do bioma, as variações nos padrões de riqueza devem-se, principalmente, às características de solo, topografia, relevo e outras características abióticas e bióticas.

Considerando que a riqueza de espécies herbáceo-arbustivas em cerrado s.s. variou de 54 a 121 para amostragens também padronizadas (Felfili *et al*. 1998, Filgueiras *et al*. 1998) e que neste estudo, em amostragens realizadas com a mesma base metodológica (Felfili & Silva Júnior 2001, Felfili *et al*. 2001) a variação foi de 55 a 97 espécies. Pode se inferir, portanto, que o cerrado s.s. do Brasil Central contém, em geral, de 100 a 220 espécies por hectare. Com estes níveis de riqueza em espécies vasculares o cerrado s.s. destaca-se dentre as formações tropicais, especialmente dentre as savanas.

Diversidade alfa

A diversidade alfa foi elevada, com índices de Shannon & Wienner variando de 3,734, em Formosa do Rio Preto-BA no Espigão Mestre do São Francisco, a 3,044 nats.ind-1 em Paracatu-MG na Chapada Pratinha, e, na maioria dos locais concentrando-se na faixa de 3,5 nats.ind-1 . Estes valores se aproximam daqueles encontrados em matas de galeria do Brasil central e nas florestas da Amazônia (Felfili 1995, Silva Júnior *et al*. 1998). Das localidades comparadas apenas Silvânia e Paracatu, ambas na Chapada Pratinha, apresentaram índices de diversidade de Shannon & Wienner abaixo de 3,4 nats.ind-1.

Tabela 2. Riqueza de espécies e diversidade alfa da flora lenhosa do cerrado *sensu stricto*, incluindo-se plantas a partir de 5cm de diâmetro a 0.30m do nível do solo, em 15 locais de estudo, inclusos em três Unidades Fisiográficas (Cochrane *et al*. 1985), São Francisco, Veadeiros e Pratinha no Brasil Central.

Unidade Fisiográfica/Local de estudo	Riqueza	Índice de diversidade de Shannon-Wienner (nats.ind^{-1})	Índice de equabilidade de Pielou
SÃO FRANCISCO			
Formosa do Rio Preto – BA	68	3,734	0,884
São Desidério – BA	67	3,556	0,845
Correntina – BA	66	3,563	0,850
PARNA Grandes Sertões – MG	67	3,442	0,819
VEADEIROS			
Serra Negra – GO	97	3,572	0,781
Serra da Mesa – GO	91	3,569	0,791
PARNA Chapada Veadeiros – GO	85	3,491	0,786
Alto Paraíso – GO	92	3,460	0,765
Vila Propício – GO	82	3,715	0,843
PRATINHA			
APA Gama e Cabeça do Veado – DF	65	3,615	0,866
PARNA Brasília – DF	55	3,419	0,853
Est. Ecol. Águas Emendadas – DF	68	3,571	0,846
Silvânia – GO	65	3,230	0,774
Paracatu – MG	57	3,044	0,753
Patrocínio – MG	73	3,540	0,825

No estrato herbáceo estes índices variaram de 3,11 nats.ind-1 a 3,62 (Filgueiras *et al*. 1998) na Chapada Pratinha apresentando uma variação de diversidade comparável com a do estrato arbóreo.

Diversidade beta

Na comparação florística, pelo índice de similaridade de Sørensen, entre todas as áreas estudadas da Chapada Pratinha e também do São Francisco verificou-se que a diversidade beta foi baixa, pois a similaridade entre os locais foi elevada (Tabela 3), com todos os valores acima de 0,5. Na Pratinha, os índices foram elevados, mesmo nas comparações entre áreas em diferentes sistemas de terra, tais como Paracatu x Parque Nacional de Brasília.

Em Veadeiros, a similaridade pelo Índice de Sørensen foi elevada entre áreas no mesmo sistema de terras, tais como Serra Negra x Serra Mesa e também, entre Alto Paraíso e Vila Propício. A similaridade entre algumas áreas em diferentes sistemas de terra, nessa mesma unidade fisiográfica, foi baixa, principalmente nas comparações com Alto Paraíso. Portanto, pode-se afirmar que nesta Chapada, a diversidade beta foi baixa dentro de um mesmo sistema de terra, porém, foi elevada na comparação entre sistemas de terra, ou seja, os padrões de diversidade apresentaram uma correspondência com as variações do ambiente, as quais foram consideradas na definição dos sistemas de terra, especialmente, classes de solo (ver Haridasan *et al*. 1997).

Os índices de similaridade de Czekanowski, que consideram a composição florística e a distribuição de indivíduos por espécie, foram proporcionalmente mais baixos do que os de Sørensen nas comparações, sugerindo uma diferenciação estrutural entre as áreas. De um total de 105

Tabela 3. Similaridade da flora lenhosa do cerrado *sensu stricto*, em plantas a partir de 5cm de diâmetro a 0,30m do nível do solo, em 15 locais inclusos em três Unidades Fisiográficas (Cochrane *et al*. 1985), Espigão Mestre do São Francisco, Chapada dos Veadeiros e Chapada Pratinha no Brasil Central.

	SÃO FRANCISCO				VEADEIROS					PRATINHA					
	FOR	SDE	COR	PGS	SNE	SM	PVE	ALP	VPR	AGA	PBR	AEM	SIL	PAR	PAT
Formosa	-	44	44	37	26	30	29	22	35	20	22	20	19	24	20
São Desidério	61	-	48	47	35	41	37	28	43	32	31	34	33	22	17
Correntina	61	66	-	34	24	31	30	25	32	26	29	26	25	21	15
PARNA G. S.	59	57	65	-	38	41	38	29	60	32	39	43	44	26	31
Serra Negra	49	52	50	56	-	56	33	31	53	31	28	29	36	31	24
Serra Mesa	49	42	47	52	61	-	49	41	57	33	32	33	40	24	20
PARNA Veadeiros	45	49	53	53	48	51	-	47	43	36	29	39	35	19	16
Alto Paraíso	41	38	37	43	44	47	47	-	38	24	24	28	22	25	16
Vila Propício	53	50	55	67	57	60	60	50	-	39	40	43	47	35	31
APA Gama	45	51	50	57	45	52	61	47	59	-	60	55	44	22	36
PARNA Brasília	40	46	46	56	39	46	57	46	58	83	-	55	46	26	33
Águas Emendadas	41	50	46	53	50	51	59	53	61	73	73	-	50	23	30
Silvânia	52	56	55	60	50	52	58	47	63	69	70	71	-	22	31
Paracatu	43	45	45	52	49	47	46	47	56	52	53	57	59	-	25
Patrocínio	42	38	39	46	34	40	45	39	48	59	56	58	52	51	-

FOR - Formosa; SDE - São Desidério; COR - Correntina; PGS - PARNA Grande Sertão; SNE - Serra Negra; SM - Serra da Mesa; PVE - PARNA Veadeiros; ALP - Alto Paraíso; VPR - Vila Propício; AGA - APA Gama; PBR - PARNA Brasília; AEM - Águas Emendadas; SIL - Silvânia; PAR - Paracatu; PAT – Patrocínio

Índice de Sørensen (qualitativo, varia de 0 a 100) com aproximação de 1cm.

Índice de Czekanowski (quantitativo, varia de 0 a 100) com aproximação de 1cm.

comparações, 63 foram elevadas para o índice de Sørensen, enquanto apenas sete foram elevadas para o índice de Czekanowski. Portanto a diversidade beta, ou seja, a diversidade entre locais é, em geral, baixa nas comparações de presença e ausência de espécies. Porém, torna-se elevada quando o componente abundância, expresso pelo número de indivíduos por espécie, é inserido na análise, pois, a maior diferenciação entre locais está no tamanho das populações.

Portanto, as comunidades de cerrado s.s. estão organizadas de modo que a diversidade beta é elevada, devido a uma distribuição de indivíduos por espécies muito desigual nos locais ao longo do bioma, apesar de um grande número de espécies ocorrerem em comum.

Há uma grande sobreposição na ocorrência de espécies em grande parte dos locais, mas o tamanho das suas populações é bastante diferenciado. As espécies que ocorrem em comum são, em geral, abundantes em uma área e raras em outras. Isso ressalta a necessidade de criação de outras unidades de conservação no bioma Cerrado. Mesmo presentes em algumas unidades de conservação, algumas espécies ainda não estão protegidas por ocorrerem em densidades muito baixas.

Ordenação

A ordenação por DECORANA (Figura 3) indicou que o gradiente florístico e estrutural seguiu a variação ambiental englobada pelo zoneamento elaborado por Cochrane *et al*. (1985) especialmente em relação às unidades fisiográficas, que funcionaram como unidades de paisagem ou unidades ecológicas com elevada correlação com as variáveis florístico e estruturais analisadas. O primeiro eixo de ordenação mostrou um gradiente, desde os cerrados sobre Latossolos profundos na Pratinha aos cerrados sobre areia quartzoza no São Francisco, terminando nos Cambissolos de Veadeiros (veja Cochrane *et al*. 1985, Brasil 1982, Haridasan *et al*. 1997 e Haridasan 2001, para a descrição dos tipos de solo dessas regiões).

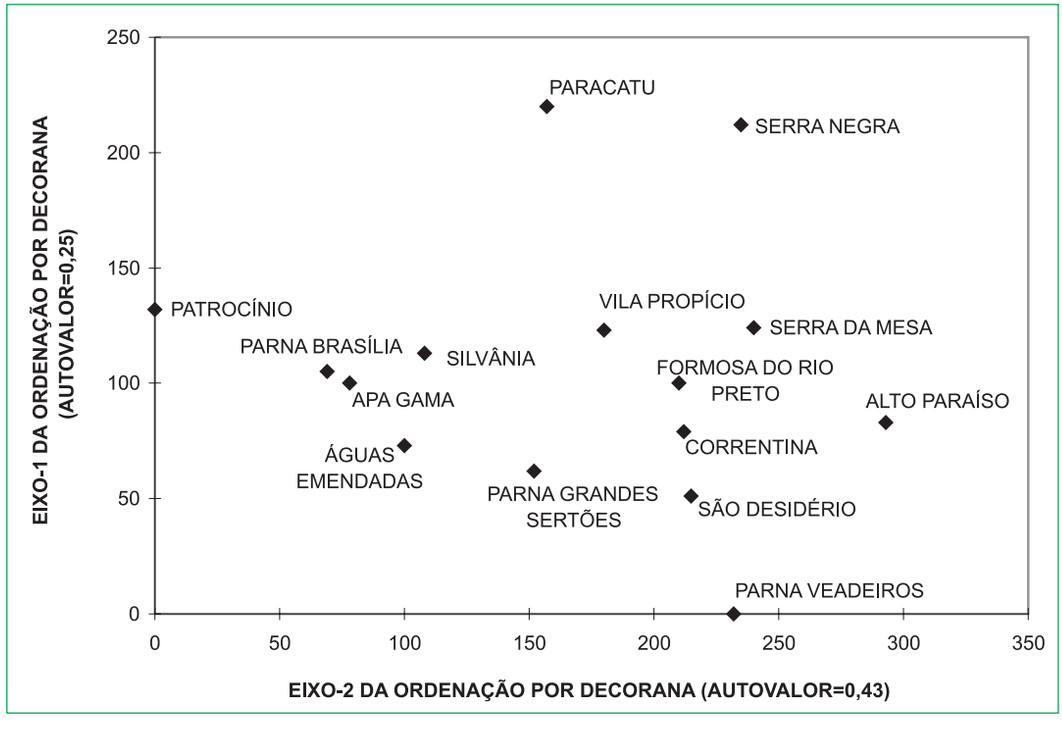


Figura 3
Diversidade beta expressa pelo posicionamento das 15 áreas de cerrado sensu stricto nos eixos de ordenação pelo método DECORANA, onde APA GAMA = Área de Proteção Ambiental Gama e Cabeça de Veado; Parna = Parque Nacional.

Padrões fitogeográficos

Locais em um mesmo sistema de terras, mesmo distantes cerca de 500km, tais como entre Correntina (BA) e Formosa do Rio Preto (BA), foram mais semelhantes entre si do que locais distantes, em apenas 50km ou menos, como Alto Paraíso de Goiás x Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (GO) pelo índice de Sørensen. Ou seja, gradientes fisiográficos como solo e relevo podem exercer maior influência nos padrões de diversidade beta do que as variações latitudinais e longitudinais dentro do bioma Cerrado. Haridasan *et al.* (1997), em um estudo similar para matas de galeria, verificaram que classes de solo foram os fatores determinantes das diferenciações na Chapada dos Veadeiros.

Apenas nove espécies foram comuns a todos os locais, *Acosmium dasycarpum, Aspidosperma tomentosum, Bowdichia virgilioides, Byrsonima coccolobaefolia, Erythroxylum suberosum, Kielmeyera coriacea, Ouratea hexasperma, Qualea grandiflora e Tabebuia ochracea,* estas podem ser consideradas como típicas do cerrado s.s. na área core. Ratter *et al.* 2000 encontraram 27 espécies de ampla distribuição geográfica em 316 locais amostrados em levantamentos rápidos no cerrado sensu lato, dentre as espécies típicas encontradas neste estudo, apenas Aspidosperma tomentosum e Ouratea hexasperma não estão presentes dentre as listadas pelos referidos autores, pois não apresentam distribuição tão ampla.

O baixo número de espécies comuns a todos os 15 locais, a despeito da elevada similaridade florística entre 60% das comparações entre locais confirma sugestões de Ratter & Dargie (1992) e de Felfili & Silva Júnior (1993) de que a distribuição de espécies no cerrado s.s. ocorre em mosaicos.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O cerrado s.s. é uma rica e diversa fitofisionomia que apresenta uma elevada diversidade alfa.

A diversidade beta é baixa nas comunidades de cerrado sensu stricto quando as comparações são baseadas em presença e ausência de espécies devido a um elevado número de espécies comuns entre diferentes locais. Porém, esta se torna elevada nas comparações baseadas na densidade de espécies. Ou seja, conforme já destacado, a diversidade beta é elevada devido a uma distribuição de indivíduos por espécies muito desigual nos locais ao longo do bioma, apesar de um grande número de espécies ocorrerem em comum.

A densidade de espécies é, portanto, um importante parâmetro para tomada de decisões quanto à conservação e manejo do Cerrado. No estabelecimento de unidades de conservação torna-se importante verificar tanto a ocorrência das espécies como o tamanho de suas populações. No delineamento de estratégias para manejo e extrativismo sustentável tornam-se fundamentais avaliações quantitativas com precisão suficiente para o planejamento da produção regional.

O relacionamento entre os padrões de diversidade e as características físicas do ambiente (Felfili & Silva Júnior 2001) traz a possibilidade de modelagem desses padrões de acordo com zoneamentos fisiográficos e fisionômicos, tais como o elaborado por Cochrane *et al.* 1985.

Quanto à representatividade das unidades de conservação em relação aos padrões de diversidade beta, aqui estudados, verificou-se que a configuração original do Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros é insuficiente

para proteger a diversidade florística daquela Chapada. Também se verificou que todas as unidades de conservação da Chapada Pratinha estão concentradas no Distrito Federal, deixando as terras baixas da Chapada, que incluem Paracatu-MG e Patrocínio-MG, desprotegidas e que o Parque Grande Sertão Veredas é bastante representativo do Espigão Mestre.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Allaby, M. *The concise oxford dictionary of botany.* Oxford. Oxford University Press. 442p.

BRASIL, 1982. Ministério de Minas e Energia. Secretaria Geral. Projeto *RADAMBRASIL*. Folha SD. 23. *Brasília. Geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra.* Rio de Janeiro, 660p. (Levantamento de Recursos Naturais, 29).

Cochrane, T. T., L. G. Sanchez, L. G. Azevedo, J. A. Porras, & C. L. Garver, 1985. *Land in tropical america.* Cali. CIAT/EMBRAPA- CPAC. 3 vols.

Eiten, G., 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38:201-341.

Felfili, J. M., 1995. Diversity, structure and dynamics of a gallery forest in central Brazil. *Vegetatio*.117:1-15.

_____ & M. C., Silva Júnior, 1993. A comparative study of cerrado (*sensu stricto*) vegetation in central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* . 9: 277-289.

_____ & M. C. Silva Júnior (orgs.) 2001. *Biogeografia do Bioma Cerrado.* Estudo fitofisionômico na Chapada do Espigão Mestre do São Francisco. UnB. Brasília, DF. 152p.

_____; T. S. Filgueiras; M. Haridasan; M.C. Silva Júnior, R. Mendonça, & A. V. Rezende, 1994 Projeto biogeografia do bioma cerrado: Vegetação e solos. *Cadernos de geociências do IBGE* 12: 75-166.

_____; M. C. Silva Júnior; A. V. Rezende; P. E. Nogueira; B. W. T. Walter; M. A. Silva; J. I. Encinas, 1997. Comparação florística e fitossociológica do cerrado nas Chapadas Pratinha e dos Veadeiros. Pp.6-11. *In:* Leite, L. & Saito, C. *Contribuição ao conhecimento ecológico do cerrado.* Brasília-DF.

_____; M. C. Silva Júnior; T. S. Filgueiras; P. E. Nogueira, 1998. Comparison of cerrado (sensu stricto) vegetation in Central Brazil. *Ciência e Cultura* 50(4): 237-243.

_____; J. M., M.C. Silva Júnior, A. V. Rezende, M. Haridasan, T. S. Filgueiras, R. C. Mendonça, B. M. T. Walter & P. E. Nogueira, 2001. Projeto Biogeografia do Bioma Cerrado: Hipóteses e padronização da metodologia. p. 157-173. *In:* Garay, I & B. Dias, *Conservação da biodiversidade em ecossistemas tropicais:* avanços conceituais e revisão de novas metodologias de avaliação e monitoramento. Petrópolis: Editora Vozes. 430p.

Filgueiras, T. S.; J. M. Felfili; M. C. Silva Júnior; P. E. Nogueira, 1998. Floristic and structural comparison of cerrado sensu stricto vegetation in Central Brasil. *In:* Dallmeier, F. & J.A.Comiskey, *Measuring and monitoring forest biological diversity*. p. 633-647. Midsomer Norton, U.K. v.2.

Haridasan, M. 2001. Solos. *In:* Felfili, J.M. & M. C. Silva Júnior, (Org.). *Biogeografia do Bioma Cerrado.* Estudo fitofisionômico na Chapada do Espigão Mestre do São Francisco. p. 12-17. UnB. Brasília, DF. 152p.

Haridasan, M.; M. C. Silva Júnior, J. M. Felfili; A. V. Rezende, P. E. N. Silva, 1997. Gradient analysis of soil properties and

phytosociological parameters of some gallery forest the Chapada dos Veadeiros. *In: Proceedings of the international symposiun on assessment and monitoring of forests in tropical dry*, 1997. Brasília, DF. p. 259-275.

Hill, M.O., 1979. *Decorana*: a fortran program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Ithaca, NY. Cornell University, 51 pp.

Kent, M. & P. Coker, 1992. *Vegetation description analyses.* Behaven Press. London.

Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement.* Chapman and Hall, London. 179p.

Mendonça, R., J. M. Felfili, B. M. T. Walter; M.C. Silva Júnior, A. V. Rezende; T. S. Filgueiras & P. E. N. Nogueira, 1998. Flora vascular do Cerrado. Pp. 287-556. *In:* Sano, S. & S. Almeida, (eds.) *Cerrado: ambiente e flora.* EMBRAPA-CPAC, Planaltina.

Mittermeyer , R.A.; Myers, N.; Mittermeyer, C.G. 1999. *Hotspots Earth´s biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions.* New York. CEMEX, Conservation International. 430p.

Ratter, J.A. & T. C. D. Dargie, 1992. An analysis of the floristic composition of 26 cerrado areas in Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* 49:235-250.

Ratter, J.A., S. Bridgwater, J. F. Ribeiro, T. A. B. Dias & M. A. Silva, 2000. Estudo preliminar da distribuição das espécies lenhosas da fitofisionomia cerrado sentido restrito nos estados compreendidos pelo bioma cerrado. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer* 5: 5-43.

Reatto, A. Correia, & S. T. Spera, 1998. Solos do Bioma Cerrado: aspectos pedológicos. In: Sano, S. & Almeida, S. (eds.) *Cerrado: ambiente e flora.* p. 47-86. Planaltina. EMBRAPA-CPAC.

Ribeiro, J.F. & B. M. T. Walter, 1998. Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: Sano, S. & Almeida, S. (eds.) *Cerrado: ambiente e flora.* p. 89-166. Planaltina. EMBRAPA-CPAC.

Capítulo 8

FOTO: JOSÉ CARLOS SOUSA-SILVA

Ecologia comparativa de espécies lenhosas de cerrado e de mata

William A. Hoffmann
Department of Botany
North Carolina State University
Raleigh, NC 27695-7612, EUA

INTRODUÇÃO

Entender os fatores que determinam a localização atual de ecótonos é um desafio fundamental para gerar previsões das distribuições dos principais tipos de vegetação sob climas ou regimes de distúrbios alterados. Nos trópicos, um ecótono de grande importância é a transição entre savana e floresta. No passado, essa transição sofreu grandes modificações, e fez com que as áreas de florestas se contraíssem ou expandissem, conforme as mudanças climáticas (Delegue *et al.*, 2001; Desjardins *et al.*, 1996; Pessendra *et al.* 1998; van der Hammen, 1992). Da mesma forma espera-se que haja mudanças nas distribuições desses biomas pelos climas futuros (Bergengren *et al.*, 2001; Neilson *et al.*, 1998).

As tentativas de modelar a dinâmica do ecótono entre savanas e florestas tropicais tem se baseado em premissas extremamente simplistas e não-realistas (Steffan 1996). Primeiro, de modo geral, supõe-se que o determinante principal da transição savana-floresta é a disponibilidade de água (Foley *et al.*, 1996; Neilson *et al.*, 1995, Prentice *et al.*, 1992; Woodward *et al.*,1995). Essa simplificação é incompleta, pois a distribuição de savanas tropicais não é somente determinada pela disponibilidade de água, mas também pelo fogo, disponibilidade de nutrientes, e em algumas regiões, pela herbivoria (Solbrig 1992).

Outra premissa não muito realista de alguns modelos, é que as espécies de savana são decíduas, enquanto as espécies de mata são sempre-verdes. Isso não reflete a realidade do cerrado e das outras savanas úmidas, onde a maioria das espécies savânicas mantém folhas durante a estação seca. A maioria dos modelos nem reconhece que existe uma diferença entres espécies de savana e de floresta, pois supõem que a transição entre esses biomas é caracterizada somente por uma descontinuidade na densidade de árvores. Isso também é simplista, pois a flora do cerrado é quase completamente diferente das matas (Felfili & Silva Junior, 1992).

Esses problemas, na tentativa de modelar a dinâmica da transição entre savana e floresta, refletem a falta de estudos comparativos entre esses dois

grupos de espécies. (Longman & Jeník, 1992). Em contraste a isso, nas florestas tropicais, muitos estudos se concentraram em entender as diferenças entre pioneiras e espécies de clímax, fornecendo informações valiosas para entender a dinâmica de florestas. Para entender a dinâmica do ecótono savana-floresta, precisa-se de mais estudos comparativos entre as espécies desses dois biomas.

O Cerrado oferece oportunidades excelentes para desenvolver estudos comparativos entre espécies de savana e de floresta. O grande número de gêneros contendo tanto espécies de Cerrado quanto espécies de mata permite comparações estatisticamente poderosas sem problemas de filogenia comuns em trabalhos comparativos.

Aqui são apresentadas alguma comparações entre as espécies de floresta e as de cerrado, dando ênfase à tolerância ao fogo e padrões de crescimento e repartição de biomassa. Deve-se ressaltar que existem diversas formações florestais dentro do Bioma Cerrado, tais como cerradão (distrófico e mesotrófico), mata de galeria (inundável e não inundável), mata seca (sempre-verde, semidecídua e decídua; Ribeiro & Walter 1998). Essas formações florestais se encontram em condições diversas de edafologia e hidrologia (Ribeiro & Walter 1998), com composições florísticas distintas (Oliveira-Filho & Ratter 1995), complicando qualquer tentativa de comparar espécies florestais e savânicas.

RESPOSTA AO FOGO

Uma das principais diferenças entre o ambientes de savana e o de floresta é a freqüência de fogo. O cerrado e outras savanas sofrem altas freqüências de fogo, enquanto florestas são menos inflamáveis, onde o fogo freqüentemente não penetra (Biddulph & Kellman, 1998; Cochrane *et al.*, 1999), embora distúrbios antrópicos ou condições extremas de clima possam aumentar a chance de o fogo adentrar em formações florestais (Cochrane *et al.*, 1999).

A resposta ao fogo de espécies de floresta e de cerrado reflete claramente os regimes de fogo enfrentados nesses ambientes. Espécies de cerrado têm uma maior capacidade de sobreviver ao fogo do que as espécies de floresta (Figura 1). No estágio de plântula, essa diferença já é evidente. De 12 espécies de cerrado onde existem dados, 11 exibiram a capacidade de sobreviver ao fogo na primeira estação seca após o estabelecimento (Figura 1A). A única espécie sem capacidade de sobreviver, *Miconia albicans*, parece ser sensível devido ao pequeno tamanho da semente (Hoffmann, 2000), pois dentre as 12 espécies a sobrevivência foi altamente correlacionada com peso de semente (Figura 1A; $r = 0.77$; $P < 0.01$). Em contraste, nenhuma das três espécies de mata, ocorrendo neste caso em cerradão, sobreviveu ao fogo (Figura 1A).

Essa diferença de resposta ao fogo continua até a maturidade. A comparação dos efeitos de fogo no estrato arbóreo em nove sítios em floresta amazônica (Uhl & Buschbacher, 1985; Kauffman, 1991; Holdsworth & Uhl, 1997; Cochrane & Schulze, 1999; Peres, 1999) com os efeitos em 11 sítios de cerrado (Sato, 1996; Sato & Miranda, 1996; Silva *et al.*, 1996; Silva, 1999) revela a maior resistência de espécies de Cerrado ao fogo (Figura 1B). Na floresta amazônica, a média de sobrevivência foi de 38% enquanto no Cerrado essa média foi de 89%. No entanto, em mata seca na Bolívia, a sobrevivência foi de 79% (Pinard *et al.* 1999).

Vários fatores podem contribuir para essas diferenças de sensibilidade ao fogo. Por exemplo, em comparação às espécies de mata de galeria, espécies de cerrado tendem a ter casca mais espessa (Figura 2), a qual fornece proteção contra temperaturas altas (Vines, 1968; Silva & Miranda, 1996). Espécies de cerrado também investem mais em biomassa de raízes do que espécies de mata (Figura 3a; Hoffmann & Franco, 2003). Já que os teores de carboidrato em raízes de 10 espécies de cerrado não diferiram de 10 espécies de mata de galeria (Hoffmann *et al* 2003), a maior biomassa de raízes indica maior disponibilidade de carboidratos para a rebrota de espécies de savana.

Essa diferença na sensibilidade ao fogo certamente tem um importante papel na dinâmica do ecótono cerrado-mata. Apesar das florestas serem menos inflamáveis do que cerrado, o fogo ocasionalmente penetra nelas, causando grandes danos devido à baixa tolerância das espécies florestais ao fogo. Quando ocorre repetidamente, existe o risco de contração da área florestal, como foi observado em savanas africanas (Hopkins, 1992). Do mesmo modo, quando o ecótono é sujeito ao fogo freqüente, o estabelecimento (Hoffmann, 1996) e sobrevivência (Hoffmann, 2000) de espécies florestais nas áreas de cerrado são pouco prováveis, eliminando a expansão florestal que é observada em

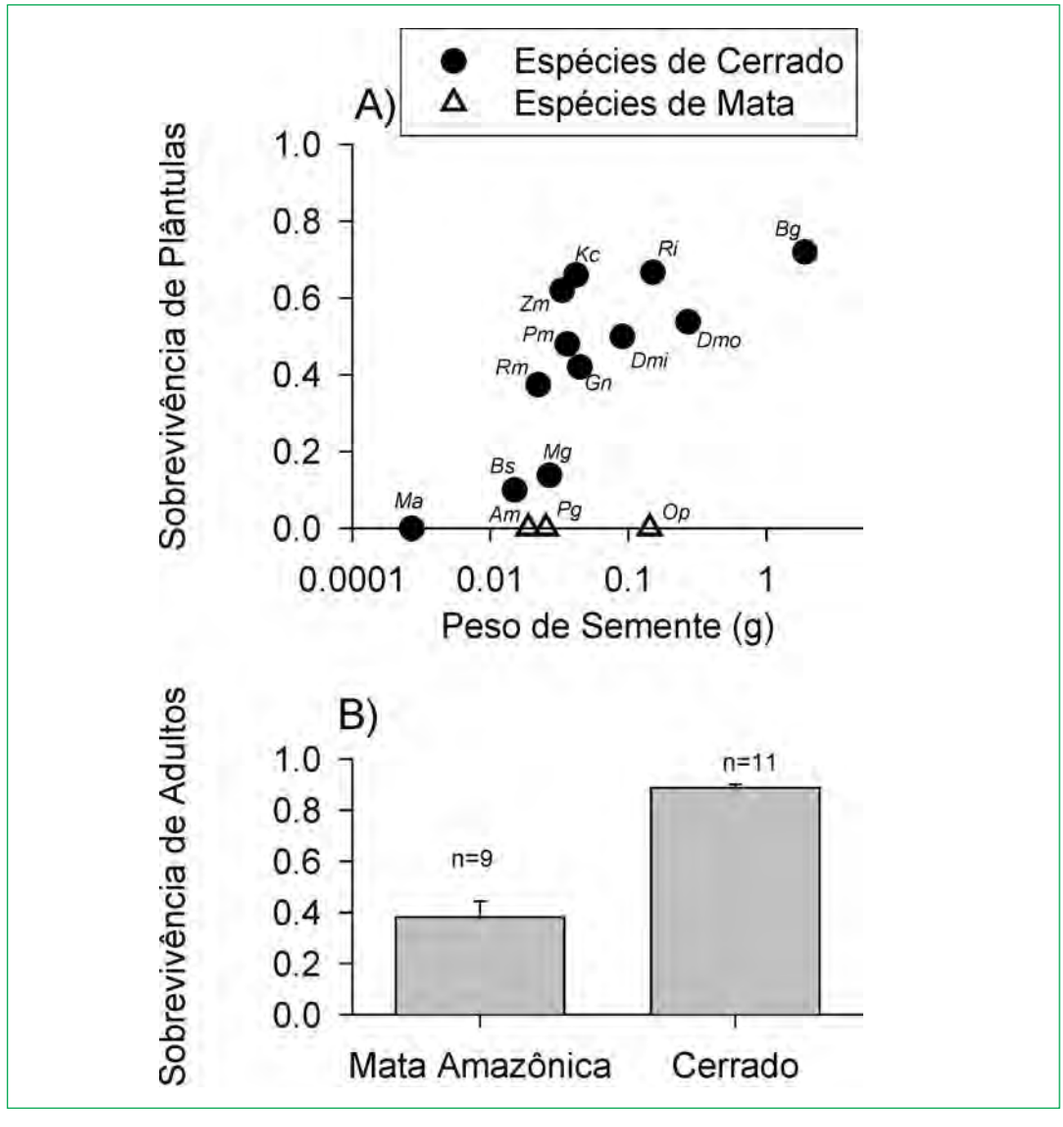


Figura 1
Comparação da resposta ao fogo de espécies de mata e de cerrado. A) Sobrevivência de plântulas sujeitas à queima no primeiro ano de vida. Cada ponto representa uma espécie. Dados de sobrevivência são de *Dalbergia miscolobium* (Dmi; Franco *et al*. 1996), *Blepharocalyx salicifolius* (Bs; Matos 1994), *Dimorphandra mollis* (Dmo; Andrade *et al*. 2001), *Brosimum gaudichaudii* (Bg), *Guapira noxia* (Gn), *Kielmeyera coriacea* (Kc), *Miconia albicans* (Ma), *Myrsine guianensis* (Mg), *Periandra mediterranea* (Pm), *Roupala montana* (Rm), *Rourea induta* (Ri), *Zeyheria montana* (Zm), *Alibertia macrophylla* (Am), *Ocotea pomaderroides* (Op), e *Pera glabrata* (Pg; Hoffmann 2000), Dados sobre pesos de sementes foram obtidos de Hoffmann (2000) e Lorenzi (1998). B) Sobrevivência de adultos queimados. Os dados foram obtidos de estudos feitos no nível de comunidade em cerrado e mata amazônica (Uhl & Buschbacher (1985), Kauffman (1991), Sato (1996), Sato & Miranda (1996), Silva, Sato & Miranda (1996), Holdsworth & Uhl (1997), Silva (1999), Cochrane & Schulze (1999), Peres (1999))

alguns casos de proteção contra o fogo (Ratter, 1992).

REPARTIÇÃO DE BIOMASSA

Além da diferença na razão raiz/parte aérea (Figura 3A), existem outras diferenças nítidas entre esses dois grupos de espécies, principalmente na repartição de biomassa e morfologia. Hoffmann & Franco (2003) compararam o crescimento e repartição de biomassa de nove pares de espécies vicariantes em condições de viveiro. Cada par desse incluía uma espécie de mata e outra de cerrado. Em geral, as espécies de mata foram mais altas que as de cerrado, mesmo nos primeiros cinco meses de vida, apesar de ter pesos secos semelhantes. Enquanto essa tendência é obvia para plantas adultas, pois fisionomias florestais são mais altas do que formações de cerrado, essa diferença em porte já se manifesta no inicio do desenvolvimento de plântulas (Figura 3B).

Espécies de cerrado também tendem a ter baixos valores de RAF (razão de área foliar), ou seja, a área foliar dividida pelo peso total da planta (Figura 3C), indicando que as espécies de cerrado investem menos na captura de luz. Esse valor menor de RAF é devido a menor área foliar por peso foliar (folhas mais espessas) e menor peso foliar por peso total da planta (Hoffmann & Franco, 2003).

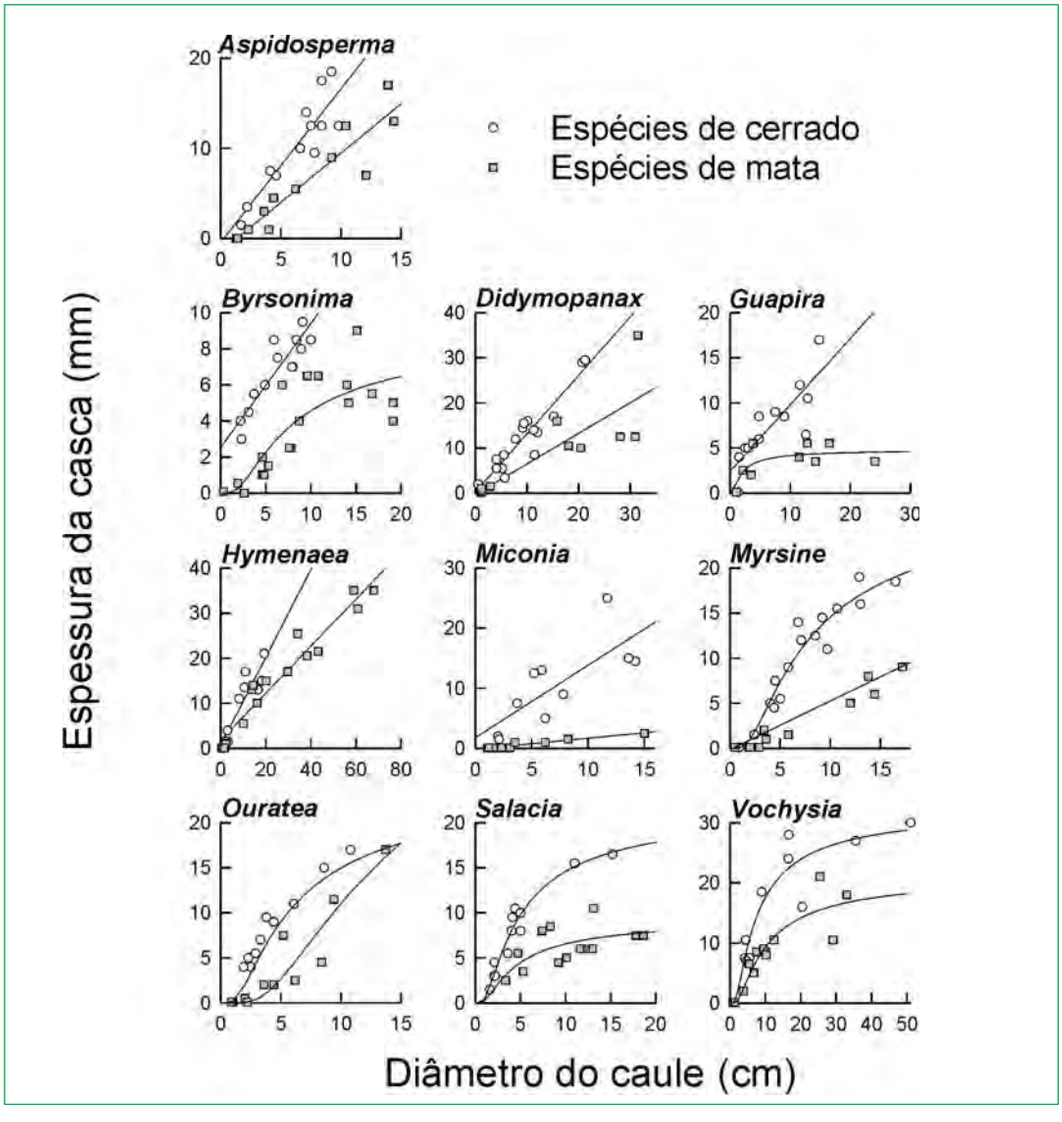


Figura 2
Comparação da espessura da casca de dez pares de espécies de cerrado e mata de galeria. (Hoffmann et al, 2003). Em todos os gêneros, a espécie de cerrado teve casca mais espessa (P< 0.01). As espécies de cerrado são *A. tomentosum, Byrsonima crassa, D. macrocarpum, G. noxia, H. stigonocarpa, Miconia pohliana, Myrsine guianensis, O. hexasperma, S. crassifolia* e *V. thyrsoidea*. As espécies de mata são A. subicanum, *B. laxiflora, D. morototoni, G. areolata, H. courbaril, Miconia chartacea, Myrsine umbelata, O. castaneafolia, S. elliptica* e *V. tucanorum*.

Essas diferenças em repartição de biomassa corroboram os resultados encontrados por Felfili *et al.* (2001), Moreira & Klink (2000) e Paulilo & Felippe (1998). A consistência dessas características dentre as espécies em cada ambiente indica evolução convergente, que é uma forte evidência de que essas características são adaptações aos ambientes de cerrado e de mata (Wanntorp *et al.*, 1990). Em mata, onde a luz é considerada como um dos principais fatores que limitam o crescimento de plântulas, espécies com porte alto e um grande investimento em área foliar teriam mais sucesso na competição por luz. Em cerrado, a luz é abundante, mas água e nutrientes provavelmente são mais limitantes, então o maior investimento em raízes é vantajoso (Gleeson & Tilman 1992).

Apesar desses dois grupos de espécies exibirem claras diferenças na repartição de biomassa, as espécies de cerrado não tiveram menores taxas de crescimento relativo (TCR) do que as espécies de mata (Hoffmann & Franco, 2003). Porém, é muito provável que essa diferença surja em fases mais avançadas de desenvolvimento das plântulas. Muitos estudos já demonstraram que a

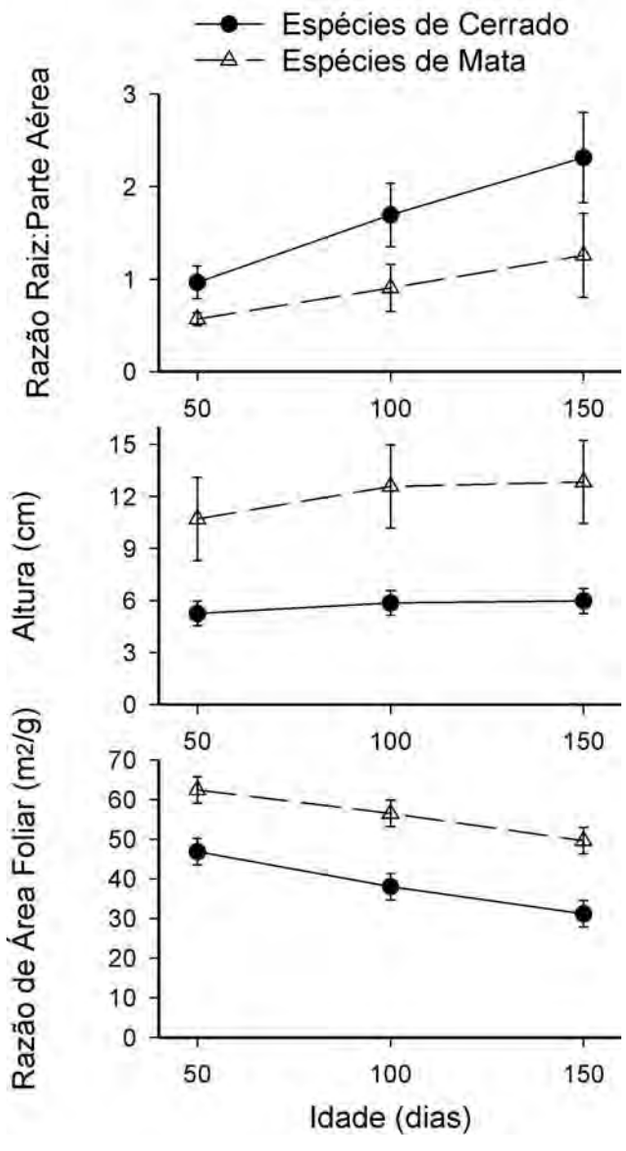


Figura 3
A) Razão raiz/parte aérea de espécies de cerrado e de mata. B) Alturas de plântulas de espécies de cerrado e de mata C) Razão de área foliar (área foliar por unidade de peso total da planta) de espécies de cerrado e de mata. Os erros padrões foram baseados na variação entre espécies. Dados são de Hoffmann & Franco (2003) e as espécies são Alibertia concolor. *A. macrophylla, Aspidosperma macrocarpon, A. subincanum, Brosimum gaudichaudii, B. rubescens, Enterolobium gummiferum, E. contortisiliquum, Guapira noxia, G. graciliflora, Hymenaea stignocarpa, H. courbaril, Jacaranda ulei, J. puberbula, Ouratea hexasperma, O. castaneaefolia, Salacia crassifolia* e *S. elliptica.*

TCR é fortemente correlacionada com a razão de área foliar (Huante, *et al.*, 1995; Kitajima, 1994; Lambers & Poorter, 1992; Wright & Westoby, 2000). Em termos relativos, a razão de área foliar se reduziu mais rapidamente nas espécies de cerrado do que nas de mata, ao longo do estudo. Do 50º dia até o 150º dia, a razão de área foliar das espécies de cerrado diminuiu 33%, enquanto que a das espécies florestais diminuiu somente 21% (Figura 3C). Se espécies de cerrado continuarem a exibir maiores reduções na razão de área foliar, então as taxas de crescimento dessas plantas poderão ser menores do que as de mata (Hoffmann & Franco 2003).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Existe uma grande necessidade de entender a dinâmica do ecótono entre cerrado e matas, e para realizar isso será necessário um maior conhecimento das diferenças ecológicas e fisiológicas entre as espécies desses dois ambientes. A maior sensibilidade ao fogo das espécies florestais sugere que esse fator tem sido importante em limitar a distribuição atual de florestas (principalmente cerradão) no bioma Cerrado, como foi sugerido por outros autores (Oliveira-Filho & Ratter, 2002). A maior capacidade de sobreviver ao fogo das espécies savânicas pode ser explicada pelo maior investimento em casca e em raízes.

O maior investimento em raízes nas espécies de cerrado, relativo às de mata, também deve melhorar a capacidade de aquisição de água e nutrientes. Junto com o fogo, esses fatores são considerados importantes determinantes da distribuição de savanas e florestas (Frost *et al.* 1986). É preciso estudar melhor a resposta desses dois grupos de espécies à disponibilidade de água e de nutrientes, para entender mais profundamente a dinâmica das diversas formas fisionômicas do bioma Cerrado.

O Cerrado oferece condições excelentes para estudos comparativos devido ao grande número de gêneros contendo espécies de savana e de mata. Em nenhuma outra região do mundo encontra-se uma situação tão favorável para realizar comparações robustas da ecologia, morfologia e fisiologia desses dois grupos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Andrade, L. A. Z., I. B. Schmidt, & F. Borghetti. 2001. Germinação e estabelecimento de *Dimorphandra mollis* em área de cerrado submetido a queimadas prescritas. *Resumos do V Congresso de Ecologia do Brasil* (CD ROM).

Bergengren, J. C., S. L. Thompson, D. Pollard, & R. M. Deconto. 2001. Modeling global climate-vegetation interactions in a doubled CO2 world. *Climatic Change* 50: 31-75.

Biddulph, J. & M. Kellman. 1998. Fuels and fire at savanna gallery forest boundaries in southeastern Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 14: 445-461.

Cochrane, M. A., A. Alencar , M. .D. Schulze, C. M. Souza, D. C. Nepstad, P. Lefebvre, & E. A. Davidson. 1999. Positive feedbacks in the fire dynamic of closed canopy tropical forests. *Science* 284: 1832-1835.

Cochrane, M. A. & M. D. Schulze. 1999. Fire as a recurrent event in tropical forests of the eastern Amazon: effect on forest structure, biomass, and species composition. *Biotropica* 31: 2-16.

Delegue, M. A., M. Fuhr, D. Schwartz, A. Mariotti, & R. Nasi. 2001. Recent origin of a large part of the forest cover in the Gabon coastal area based on stable carbon isotope data. *Oecologia* 129: 106-113.

Desjardins, T., A. Carneiro, A. Mariotti, A. Chauvel, & C. Girardin. 1996. Changes of the forest-savanna boundary in Brazilian Amazonia during the Holocene revealed by stable isotope ratios of soil organic carbon. *Oecologia* 108: 749-756.

Felfili, J. M., & M. C. da Silva Junior. 1992. Floristic composition, phytosociology and comparison of cerrado and gallery forests at Fazenda Agua Limpa, Federal District, Brazil. *In* P. A. Furley, J. Procter, and J. A. Ratter (Eds.). *Nature and Dynamics of the Forest-Savanna Boundaries.* pp. 393-429. Chapman and Hall, London, UK.

Felfili, J. M., A. C.Franco, C. W. Fagg & J. C. Sousa-Silva. 2001. Desenvolvimento inicial de espécies de mata de galeria. *In* J.F. Ribeiro, C.E.L. Fonseca & J.C. Sousa-Silva (Eds.). Cerrado: caracterização e recuperação de matas de galeria. pp. 779-881. EMBRAPA, Planaltina, DF.

Foley, J. A., C. I. Prentice, N. Ramankutty, S. Levis, D. Pollard, S. Sitch, & A. Haxeltine. 1996. An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance and vegetation dynamics. *Global Biogeochemical Cycles* 10: 603-628.

Frost, P., Medina, E., Menaut, J.-C., Solbrig, O., Swift, M., & Walker, B. 1986. Responses of savannas to stress and disturbance. *Biology International, Special Issue* , 10: 1-82.

Franco, A. C., M. P. Souza & G. B. Nardoto. 1996. Estabelecimento e crescimento de *Dalbergia miscolobium* Benth. em áreas de campo sujo e cerrado no DF. *In* H. S. Miranda, C. H. Saito, and B. F. de S. Dias. (Eds.). *Impactos de queimadas em áreas de Cerrado e restinga.* pp. 84-92. Brasília, DF: Universidade de Brasília.

Gleeson, S. K. & D. Tilman. 1992. Plant allocation and the multiple limitation hypothesis. *American Naturalist* 139: 1322-1343.

Hoffmann, W. A.1996. The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *Journal of Ecology* 84: 383-393.

Hoffmann, W. A. 2000. Post-establishment seedling success of savanna and forest species in the Brazilian Cerrado. *Biotropica* 32:62-69.

Hoffmann, W. A. & A. C. Franco. 2003. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically-independent contrasts. *Journal of Ecology* 91: 475-484

Hoffmann, W. A., B. Orthen, & P. K. V. Nascimento. 2003. Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. *Functional Ecology* 17: 720-726..

Hopkins, B. 1992. Ecological processes at the forest-savanna boundary. *In* P. A. Furley, J. Procter, and J. A. Ratter (Eds.). *Nature and Dynamics of the Forest-Savanna Boundaries.* pp. 21-33. Chapman and Hall, London, UK.

Huante, P., E. Rincon, & I. Acosta. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology* 9: 849-858.

Holdsworth, A. R. & C. Uhl. 1997. Fire in Amazonian selectively logged rain forest and the potential for fire reduction. *Ecolological Applications* 7:713-725.

Kauffman, J. B. 1991. Survival by sprouting following fire in tropical forests of the Eastern Amazon. *Biotropica* 23: 219-224.

Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance at 13 tropical trees. *Oecologia* 98: 419-428.

Lambers, H. & H. Poorter. 1992. Inherent variation in growth rate between higher

plants: A search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* 23: 187-261.

Longman, K. A., & J. Jeník. 1992. Forest-savanna boundaries: general considerations. *In* P. A. Furley, J. Procter, and J. A. Ratter (Eds.). *Nature and Dynamics of the Forest-Savanna Boundaries.* pp. 3-20. Chapman and Hall, London, UK.

Lorenzi, H. 1998. *Árvores brasileiras.* 2ª Ediçao. Editora Plantarum, Nova Odessa, SP. 352 p.

Matos, M. R. B. 1994. *Efeito do fogo sobre os regenerantes de Bletharocalyx salicifolius* H. B. K. (Myrtaceae) *em cerrado aberto,* Brasília, DF. Dissertação de Mestrado. UnB, Brasília.

Moreira, A. G. & C. A. Klink. 2000. Biomass allocation and growth of tree seedlings from two contrasting Brazilian Savannas. *Ecotropicos* , 13:43-51.

Neilson, R. P. 1995. A model for predicting contental-scale vegetation distribution and water balance. *Ecological Applications* 5: 362-385.

Neilson, R. P., I. C. Prentice, B. Smith, T. Kittel, & D. Viner. 1998. Simulated changes in vegetation distribution under global warming. *In* IPCC. (Ed.). *The Regional Impacts of Climate Change.* pp. 439-456. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Oliveira-Filho, A. T. & J. A. Ratter. 1995. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. E*dinburgh Journal of Botany*. 52: 141-194.

Oliveira-Filho, A. T. & J. A. Ratter. 2002. Vegetation phisiognomies and woody flora of the Cerrado biome. *In* P.S. Oliveira & R.J. Marquis (Eds.). *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna.* pp. 91-129. Columbia University Press, New York.

Paulilo, M. T. S. & G. .M. Felippe. 1998 Growth of the shrub-tree flora of the Brazilian cerrados: a review. *Tropical Ecology* 39: 165-174

Peres, C. A. 1999. Ground fires as agents of mortality is a central Amazonian Forest. *Journal of Tropical Ecology* 15:535-541.

Pessendra, L. C. R., B. M. Gomes, R. Aravena, A. S. Ribeiro, R. Boulet, & S. E. M. Gouveia. 1998. The carbon isotope record in soils along a forest-cerrado ecosystem transect: implications for vegetation changes in the Rondonia state, southwestern Brazilian Amazon region. *The Holocence* 8: 599-603.

Pinard, M. A., Putz, F. E., & Licona, J. C. 1999. Tree mortality and vine proliferation following a wildfire in subhumid tropical forest in eastern Bolivia. *Forest Ecology and Management* 116: 247-252.

Prentice, I. C., W. Cramer, S. P. Harrison, R. Leemans, R. A. Monserud, & A. M. Solomon. 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography* 19: 117-134.

Ratter, J. A. 1992. Transitions between savanna and forest vegetation in Brazil. *In* P. A. Furley, J. Procter, and J. A. Ratter (Eds.). *Nature and Dynamics of the Forest-Savanna Boundaries*. pp. 417-429. Chapman and Hall, London, UK.

Ribeiro, J. F. & B. M. T. Walter. 1998. Fitofisionomias do bioma cerrado. *In* S. M. Sano e S.P. Almeida (Eds.). *Cerrado: ambiente e flora.* Pp89-166. Embrapa, Planaltina, DF.

Sato, M. N. 1996. *Mortalidade de plantas lenhosas do cerrado sensu stricto sumeitidos a diferentes regimes de queima.* Dissertação de mestrado, Universidade de Brasília.

Sato, M. N. & H. S. Miranda. 1996. Mortalidade de plantas lenhosas do cerrado sensu stricto submitidos a diferentes regimes de queima. *In* H. S. Miranda, C. H. Saito, and B. F. de S. Dias. (Eds.). *Impactos de queimadas em*

áreas de cerrado e restinga, pp. 102-111. Universidade de Brasília, Brasilia, DF.

Silva, E. P. da R. 1999. *Efeito do regime de queima na taxa de mortalidade e estrutura da vegetação,* Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília

Silva, E. P. da R. & H. S. Miranda 1996. Temperatura do câmbio de espécies lenhosas do cerrado durante queimadas prescritas. *In* R. C. Pereira and L. C. B. Nasser. (Eds.). Biodiversidade e Produção Sustentável de Alimentos e Fibras nos Cerrados. *Proceedings of the VIII Simpósio sobre o Cerrado,* pp. 253-257. EMBRAPA, Brasília, DF.

Silva, G. T., M. N. Sato & H. S. Miranda. 1996. Mortalidade de plantas lenhosas em um campo sujo de cerrado submetidos a queimadas prescritas. *In* H. S. Miranda, C. H. Saito, and B. F. de S. Dias. (Eds.). *Impactos de queimadas em áreas de cerrado e restinga,* pp. 93-101. Universidade de Brasília, Brasilia, DF.

Steffanm W. L., W. Cramer, M. Plöchl, & H. Bugmann. 1996. Global vegetation models: incorporating transient changes to structure and composition. *Journal of Vegetation Science* 7: 321-328.

Uhl, C. & R. Buschbacher. 1985. A disturbing synergism between cattle ranching burning practices and selective tree harvesting in the eastern Amazon. *Biotropica* 17:265-268.

van der Hammen, T. 1992. Global change, shifting ranges, and biodiversity in plant ecosystems. In O. T. Solbrig, H. M. van Emdenm, and P. G. W. J. van Oordt (Eds.). *Biodiversity and Global Change.* pp. 159-166. IUBS, Paris.

Vines, R. G. 1968. Heat transfer through bark, and the resistence of trees to fire. *Australian Journal of Botany* 16:499-514.

Wanntorp, H.-E., D. R. Brooks, T. Nilsson, S. Nylin, F. Ronquist, S. C. Stearns, & N. Wedell. 1990. Phylogenetic approaches in ecology. *Oikos* 57:119-132

Woodward, F. I., T. M. Smith, & W. R. Emanuel. 1995. A global land primary productivity and phytogeography model. *Global Biogeochemical Cycles* 9: 471-490.

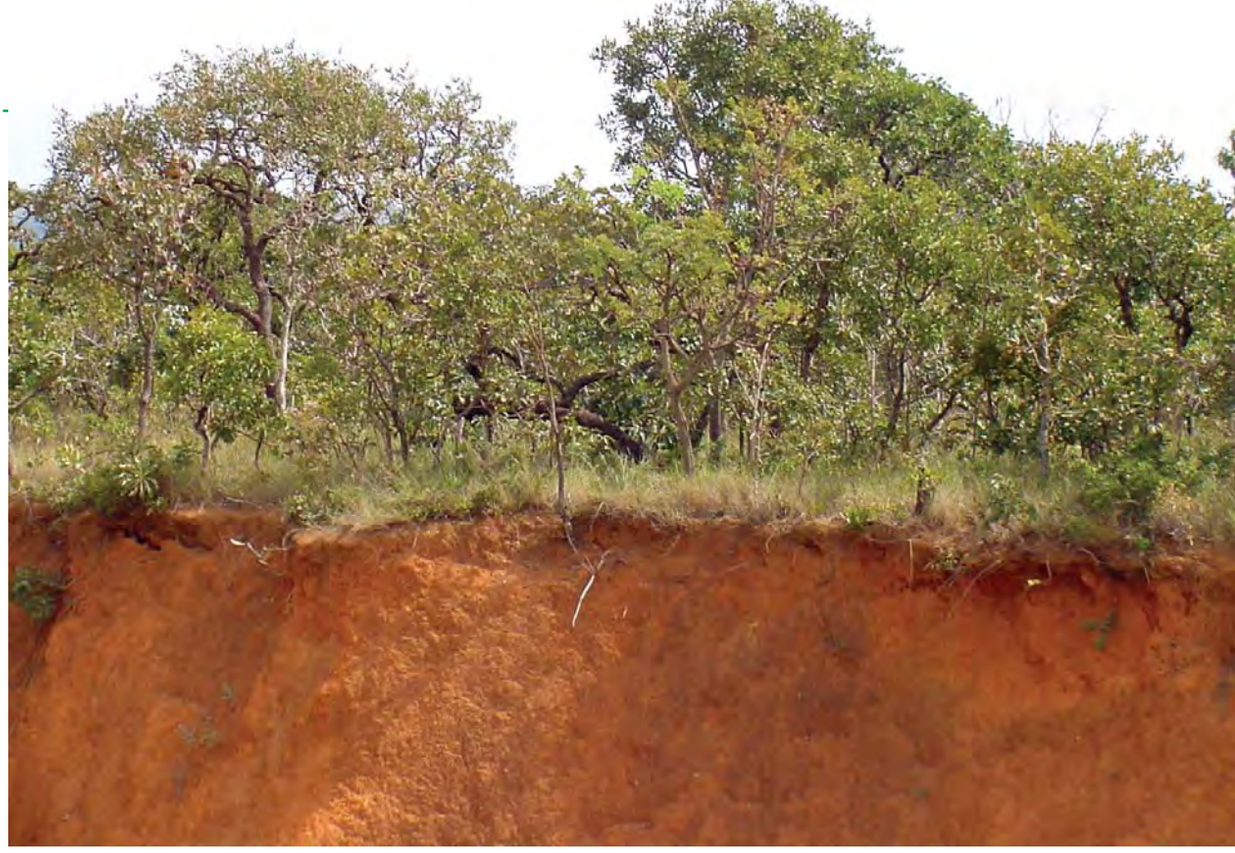
Wright, I. & M. Westoby. 2000. Cross-species relationships between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs leaf function in 28 Australian woody species. *Functional Ecology* 14: 97-107.

FOTO: M. HARIDASAN

Capítulo 9

Competição por nutrientes em espécies arbóreas do cerrado

Mundayatan Haridasan
Departamento de Ecologia
Universidade de Brasília
Brasília DF



INTRODUÇÃO

Uma questão interessante a ser levantada em qualquer estudo ecológico de comunidades de alta biodiversidade é se há competição entre populações que a compõem quanto à repartição de recursos naturais, especialmente os mais escassos. Nesse sentido, não se conhece nenhuma análise das estruturas populacionais das espécies arbóreas do cerrado, num ambiente reconhecidamente pobre em nutrientes (Haridasan, 2000, 2001). Além das adaptações nutricionais das espécies individuais, a competitividade também é um fator importante a ser estudado para melhor definir o funcionamento deste ecossistema e para futuro aproveitamento das espécies nativas. A discussão a seguir está restrita aos macronutrientes Ca, Mg, K e P no cerrado (sentido restrito), definindo-o como uma fitofisionomia com cobertura arbórea entre 20 a 50%. A terminologia utilizada para definir as variações que existem na fitofisionomia do cerrado varia bastante entre pesquisadores. Goodland (1971), por exemplo, sugeriu os limites mínimo e máximo de 15 e 55% para cobertura de copa para definir o cerrado. Ribeiro e Walter (1998) definiram cerrado *sentido restrito* em um sentido mais amplo para incluir em um extremo, o cerrado denso com cobertura arbórea de 50 a 70% e, em outro, o cerrado rupestre e o cerrado ralo, com cobertura arbórea entre 5 e 20%. Entre estes extremos, o cerrado típico é definido como uma fisionomia com 20 a 50% de cobertura arbórea. A definição de cerrado ralo foi sugerida para substituir o termo campo cerrado utilizado por autores como Coutinho (1978).

COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA DO CERRADO

A composição florística das comunidades arbóreas do cerrado é um assunto exaustivamente discutido na literatura brasileira (Castro *et al.*, 1999). Entretanto, uma das contribuições mais importantes nos últimos anos foi o reconhecimento de padrões regionais (geográficos) na composição florística da flora lenhosa por Ratter *et al.* (1996). Além de determinar a ocorrência de

diferentes comunidades vegetais em solos distróficos e mesotróficos, ainda foi definida a existência de diferentes grupos de espécies em distintas regiões geográficas. São poucas as espécies que possuem ampla distribuição geográfica na região do cerrado. Das 534 espécies encontradas em 98 levantamentos, apenas 28 ocorreram em mais de 50% dos locais e três espécies em mais de 70% dos locais. Adaptações ecofisiológicas em resposta ao estresse hídrico em função da duração da época seca e da quantidade da precipitação, e em resposta às variações de temperatura, especialmente da temperatura mínima durante o inverno, devem contribuir para estes padrões geográficos.

DENSIDADE ARBÓREA NO CERRADO (SENTIDO RESTRITO)

As estimativas da densidade arbórea em comunidades nativas do cerrado (sentido restrito) variam conforme o critério utilizado para inclusão de plantas lenhosas nos levantamentos fitossociológicos e a extensão da área de amostragem. Felfili *et al.* (2000) estudando durante nove anos as alterações na composição florística de um cerrado (sentido restrito) no Distrito Federal encontraram entre 806 e 945 indivíduos por hectare com diâmetro mínimo de 5cm a 30cm de solo. Outros critérios utilizados por outros autores incluem a circunferência mínima do tronco na altura do peito (1,3m) de 10cm e a altura mínima de 1 ou 2m. Assim, a estimativa da densidade de árvores pode variar bastante entre levantamentos.

Um limite superior para o número de espécies arbóreas, por hectare, do cerrado (sentido restrito) parece ser em torno de 70. O número de espécies encontrado varia dependendo do tamanho de área amostrada. Felfili *et al.* (2000) encontraram 61 espécies em parcelas permanentes de 1,9ha no início de seus estudos em 1985, e 57 espécies, nove anos depois. Nas diferentes amostragens, 90% das espécies foram encontradas na primeira metade (0,9ha) da área amostrada. Apenas oito espécies (13% do total) foram responsáveis por 50% dos indivíduos e 19 espécies (31%) por 75%. Assim, como neste estudo, a maioria dos levantamentos comprova que menos da metade de todas as espécies encontradas são responsáveis por mais de 75% do número de indivíduos e área basal da comunidade. Por exemplo, Lilienfein *et al.* (2001), em levantamento recente de um cerrado em Latossolo Vermelho em Uberlândia, constatou que apenas sete espécies representam 76% dos 602 indivíduos por hectare com mais de 2m de altura. Silva (1990), em um cerrado na Fazenda Água Limpa no Distrito Federal, encontrou 204 indivíduos em 1.800m^2, correspondendo a 1.133 árvores por hectare, com diâmetro maior que 5cm, a 30cm de altura, distribuídas entre 35 espécies.

COMPETIÇÃO POR LUZ E ÁGUA

Franco (2002) discute as diferenças na capacidade fotossintética e nas adaptações ecofisiológicas e nos mecanismos de tolerância ao estresse hídrico entre as espécies lenhosas do cerrado. As evidências indicam a existência de diferentes mecanismos entre as espécies lenhosas que permitem compartilhamento de recursos escassos e contribuem para a alta biodiversidade neste ecossistema. As possíveis diferenças no sistema radicular e

conseqüentes diferenças na utilização de água na comunidade arbórea do cerrado foram analisados por Jackson *et al.* (1999).

COMPETIÇÃO POR NUTRIENTES

De modo geral, podemos assumir que o ambiente edáfico dentro de limites de uma comunidade de cerrado (sentido restrito) é relativamente uniforme. Quando os fatores edáficos como fertilidade, profundidade efetiva, presença de concreções e proximidade à superfície do lençol freático variam, a fitofisionomia muda (Eiten, 1972; Haridasan, 1994). As principais classes de solo que suportam o cerrado (sentido restrito) na região central do Planalto Central brasileiro são Latossolos Vermelhos e Neossolos Quartzarênicos. Estes solos, de modo geral, quando suportam cerrado (sentido restrito), são profundos e bem drenados, e não apresentam restrições ao crescimento radicular das árvores. Quando a profundidade se torna limitante, por causa de concreções lateríticas ou ferruginosas ou afloramento de rochas, a fisionomia comum é de campo cerrado ou cerrado rupestre (Ribeiro & Walter, 1998).

As disponibilidades de nutrientes em um Latossolo Vermelho e um Neossolo Quartzarênico sob cerrado (sentido restrito) estão apresentadas na Tabela 1. Nestes ambientes a distribuição de raízes está concentrada nas camadas mais superficiais, diminuindo drasticamente com a profundidade (Abdala *et al.*, 1998; Delitti *et al.*, 2001). Com o alto grau de intemperismo e profundidade geralmente maior do que 2m, as camadas inferiores não devem desempenhar nenhum papel significativo na nutrição mineral das plantas nativas do cerrado (Burnham, 1989; Nepstad *et al.*, 2001). É improvável também o aproveitamento de formas de

Tabela 1. Disponibilidade de nutrientes em um Latossolo Vermelho (Fazenda Água Limpa, DF) e um Neossolo Quartzarênico (Parque Nacional Grande Sertão Veredas, MG) sob vegetação nativa de cerrado (sentido restrito).

Horizonte	pH em água	pH em KCl	Carbono orgânico	P	Cátions trocáveis			
					Ca	Mg	K	Al
			%	mg kg^{-1}	----------cmol(+) kg^{-1} solo----------			
Latossolo Vermelho								
A_1	4,9	4,0	3,33	<1	0,150	0,133	0,164	1,20
A_3	5,0	4,2	1,84	<1	0,025	0,040	0,079	0,50
B_1	5,2	4,6	1,11	<1	0,010	0,017	0,028	0,14
B_2	5,3	5,3	0,74	<1	0,005	0,017	0,015	0,06
Neossolo Quartzarênico								
A_1	4,0	4,0	0,36	<1	0,003	0,015	0,024	0,78
A_3	4,0	4,1	0,25	<1	0,001	0,007	0,014	0,49
C_1	3,9	4,1	0,20	<1	0,002	0,009	0,006	0,44
C_2	3,9	4,1	0,20	<1	0,001	0,001	0,002	0,34

P e K consideradas indisponíveis (não extraídas pelos extratores convencionais como de Mehlich e de Bray) apesar da quantidade total destes nutrientes no solo ser bem maior que a fração disponível (Nepstad *et al.*, 2001). Portanto, a manutenção deste ecossistema, deve depender de uma reciclagem fechada e eficiente de macronutrientes, P, K, Ca e Mg, ainda existindo a possibilidade de entrada de quantidades pequenas através de precipitação (Coutinho, 1979).

Uma das maneiras de comparar a competitividade entre as espécies é analisar as concentrações de nutrientes foliares para determinar as exigências nutricionais e o estado nutricional em condições naturais. Esta metodologia tem sido utilizada para comparar adaptações nutricionais das espécies nativas em diferentes solos e para determinar a influência da fertilidade do solo na composição florística das comunidades (Araújo & Haridasan, 1988; Haridasan, 1987, 1992; Medina & Cuevas, 1989). Uma maior concentração de nutrientes nos tecidos vegetais poderá ser uma indicação de maior disponibilidade de nutrientes no solo, de maior exigência das espécies em relação aos nutrientes, ou de melhor aproveitamento do ambiente edáfico, por uma espécie em comparação a outras que apresentam menores concentrações. Se isso ocorre em relação às espécies que apresentam maior dominância relativa em uma comunidade em ambiente pobre em nutrientes, seria uma comprovação da melhor competitividade destas espécies, por causa de um melhor aproveitamento de nutrientes. Por outro lado, menores concentrações de nutrientes em espécies mais abundantes serão evidências de que baixos requisitos nutricionais são uma vantagem competitiva.

Na Tabela 2 estão apresentadas as concentrações foliares de K, Ca, Mg e P em 35 espécies arbóreas em um cerrado em Latossolo Vermelho distrófico no Distrito Federal (Silva, 1990). Doze das 35 espécies deste levantamento (Tabela 2) são de ampla distribuição geográfica na região dos cerrados, conforme Ratter *et al.* (1996). Nenhuma delas é citada como espécie indicadora de solo mesotrófico. A seguir algumas características desta comunidade:

1. As concentrações foliares encontradas estão na faixa de valores comum em comunidades nativas em solos distróficos (Haridasan, 1992). Algumas destas espécies quando ocorrem em solos mesotróficos apresentam maiores concentrações de Ca e de outros cátions. A faixa de variação das concentrações de nutrientes entre as espécies ainda é grande, com a proporção entre os valores máximo e mínimo sendo 3,9 no caso de Mg e 10,4 no caso de Ca (Tabela 2). Para um ambiente homogêneo isto indica uma diversidade alta na utilização de nutrientes entre as espécies que ocorrem no local, um conceito compatível com modelos como de Tilman (1982) e Cody (1986) para explicar o compartilhamento de recursos em ambientes pobres.

2. De modo geral, as espécies com maior número de indivíduos também apresentam a maior biomassa por indivíduo (Figura 1). Entre as espécies mais abundantes, com mais de 50 indivíduos por hectare, as exceções foram as espécies que não crescem em altura como *Ouratea hexasperma*, *Piptocarpha rotundifolia* e *Palicourea*

Tabela 2. Concentrações foliares de nutrientes em espécies arbóreas de um cerrado (sentido restrito) em Latossolo Vermelho no Distrito Federal (Silva, 1990).

Espécie	Árvores ha^{-1}	Biomassa (kg/árvore)	Concentração foliar de nutrientes (mg kg^{-1})			
			K	Mg	Ca	P
Ouratea hexasperma (St. Hil.) Baill.	189	7,998	7823	1619	4635	902
Qualea parviflora Mart.*	94	48,682	7252	1227	2391	932
Sclerolobium paniculatum Vog.	89	33,812	2136	591	1027	656
Dalbergia violácea (Vog.) Malme.	83	32,855	2533	1029	1307	233
Piptocarpha rotundifolia (Less.) Baker	67	2,889	14536	1854	2758	1383
Caryocar brasiliense Camb.*	61	38,986	6754	1563	3282	1046
Palicourea rígida H. B. K.*	56	2,049	13366	1944	10331	674
Byrsonima crassa Nied.	39	14,474	10213	1788	7181	845
Pouteria ramiflora (Mart.) Radlk.	39	9,200	10338	1417	1956	1389
Qualea grandiflora Mart.*	39	8,936	9675	1098	1738	1288
Vochysia elliptica (Spr.) Mart.	33	13,216	2773	556	1133	609
Kilmeyera speciosa St. Hil.	33	8,535	13196	1720	2651	1498
Roupala montana Aubl.*	28	3,331	4872	1176	1401	610
Connarus suberosus Planch.*	28	1,676	8422	1194	2233	816
Erythroxylum suberosum St. Hil.*	28	1,061	12904	1421	2952	1223
Miconia pohliana Cogn.	22	9,043	2216	972	2237	393
Stryphnodendron adstringens (Mart.) Coville	22	5,089	5235	1091	1160	1028
Erythroxylum tortuosum Mart.	22	2,866	12549	1566	3688	967
Byrsonima coccolobifolia (Spr.) Kunth.*	17	15,912	8758	1824	4170	1081
Acosmium dasycarpum (Vog.) Yakovl.*	17	8,198	10527	1259	1693	955
Hymenaea stigonocarpa (Mart.) Hayne*	17	4,942	8249	1470	1818	1058
Didymopanax macrocarpum (C. & S.) Seem.	17	4,071	4357	1332	2118	417
Salacia crassiflora (Mart.) Peyr.	11	4,461	2760	1386	1508	833
Aspidosperma tomentosum Mart.	11	3,792	17315	1927	2817	1886
Rourea induta Planch.	11	2,217	2731	1476	2346	1190
Eriotheca pubescens (Mart.& Zucc.) S.& Endl.	11	1,651	9072	1785	5879	708
Aspidosperma macrocarpon Mart.	6	22,729	11445	1578	1706	1192
Strychnos pseudoquina St. Hil.	6	16,298	12276	2158	9925	1192
Byrsonima verbascifolia (Spr.) Kunth.*	6	6,849	13412	2033	10655	792
Davilla elliptica St. Hil.	6	5,658	11112	2010	2859	792
Lafoensia pacari St. Hil.*	6	4,907	14996	1595	2198	1269
Mimosa claussenii Benth.	6	3,835	2804	1253	2244	486
Miconia ferruginata (D. C.) Cogn.	6	3,693	3513	1388	3451	625
Pterodon pubescens Benth.	6	1,809	8602	1280	1649	1346
Styrax ferrugineus Nees. & Mart.	6	1,233	8015	1295	3040	875
Concentração mínimo			2136	556	1027	233
Concentração máximo			17315	2158	10655	1886
Proporção máximo/mínimo			8,1	3,9	10,4	8,1

*Espécies de ampla distribuição na região dos cerrados conforme Ratter *et al.* (1996).

rigida. Assim, o tamanho da população não restringiu o tamanho do indivíduo, nem houve competição significativa neste aspecto entre populações de diferentes espécies. Com poucos indivíduos da maioria das espécies é impossível determinar os efeitos de competição em toda a comunidade.

3. Apenas cinco espécies foram responsáveis por 78% da biomassa total (Figura 2) e sete espécies por 56% dos indivíduos (Figura 3). De modo geral, estas espécies que contribuíram com o maior número de indivíduos e com a maior parte da biomassa da comunidade apresentaram as menores concentrações de nutrientes nas folhas (Figura 4). Elas podem ser consideradas menos exigentes em nutrientes e capazes de desenvolverem bem em solos distróficos. Essa menor exigência de nutrientes parece ser uma vantagem competitiva em espécies mais abundantes, também devido a sua maior contribuição para a biomassa total da comunidade. Por outro lado, algumas espécies com as maiores concentrações apresentaram menor número de indivíduos e menor biomassa por árvore, indicando que, talvez, estas

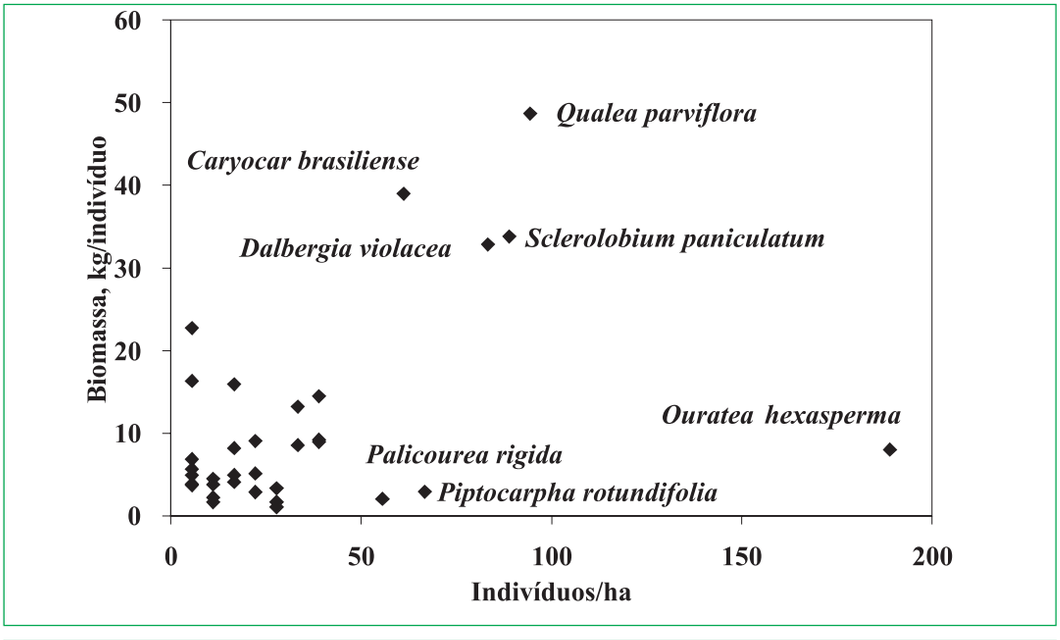


Figura 1
Relação entre a biomassa e o número de árvores das 35 espécies em um cerrado em Latossolo Vermelho no Distrito Federal (Silva, 1990).

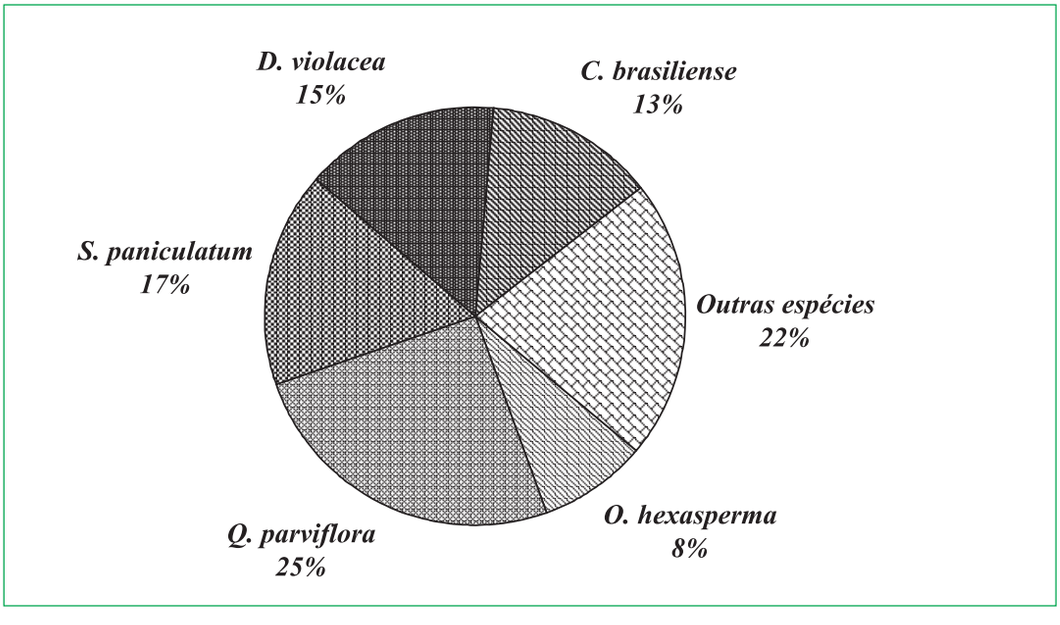


Figura 2
Compartilhamento da biomassa aérea entre as 35 espécies arbóreas em um cerrado em Latossolo Vermelho no distrito Federal (Silva, 1990)

são mais exigentes em nutrientes e não conseguem aumentar sua população em ambientes pobre em nutrientes.

4. Um aspecto que pode contribuir para uma menor competitividade por nutrientes entre as sete espécies com maior número de indivíduos é o fato de que elas pertencem a diferentes grupos funcionais: Duas delas (*Sclerolobium paniculatum* e *Dalbergia violacea*) pertencem Leguminosae e diferem das outras em relação ao uso de nitrogênio; duas outras (*Qualea parviflora* e *Palicourea rigida*) são acumuladoras de alumínio com um mecanismo diferente para superar o problema de alta disponibilidade deste elemento no solo.

Não se dispõe de informações sobre aspectos como distribuição de raízes ou associações micorrízicas nestas espécies para explorar melhor o assunto da competitividade entre elas na utilização de nutrientes.

Discussões passadas, relativas a pesquisa sobre o funcionamento de ecossistemas do cerrado, têm enfatizado a necessidade de investigar os efeitos da maior disponibilidade de água e de nutrientes (deslocamento ao longo de eixos de disponibilidade de água e de nutrientes) e de perturbações (Frost *et al.*, 1985; Baruch *et al.*, 1996). Entretanto, um melhor entendimento sobre a competição por nutrientes, especialmente entre as espécies que contribuem com as maiores populações e biomassas, é essencial para explicar a coexistência destas espécies nos ambientes distróficos.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Apesar da alta biodiversidade de espécies arbóreas em comunidades nativas do cerrado (sentido restrito) em solos distróficos, relativamente poucas espécies constituem as maiores populações e contribuem para a maior parte da biomassa e estoque de nutrientes. As concentrações de nutrientes foliares variam bastante entre estas espécies. Entretanto, aquelas mais abundantes parecem ser menos exigentes em nutrientes por apresentarem, relativamente, menores concentrações foliares e maiores números de indivíduos. Nesta categoria, *Qualea parviflora* e *Caryocar brasiliense*, duas espécies com maior número de

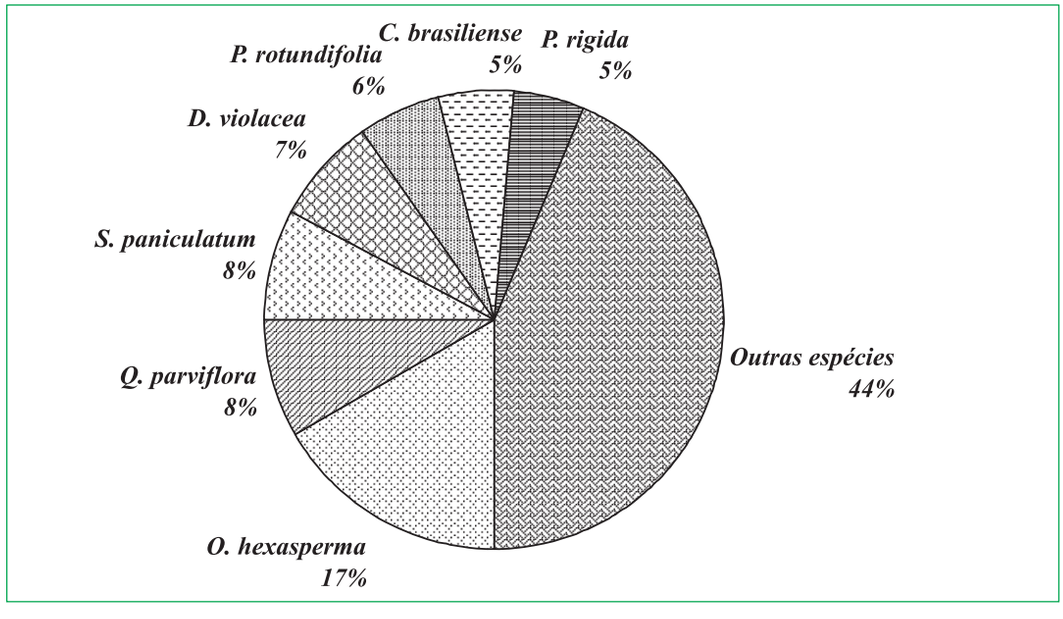


Figura 3 Densidade relativa das 35 espécies arbóreas em um cerrado em Latossolo Vermelho no Distrito Federal (Silva, 1990)

indivíduos e menor exigência nutricional encontradas por Silva (1990) são de ampla distribuição geográfica em toda a região dos cerrados (Ratter *et al.*, 1996).

Futuros estudos devem se concentrar nos diferentes mecanismos que as espécies nativas, possivelmente, possuem para sobreviver nos ambientes distróficos, talvez evitando superposição de nichos nutricionais. A eficiência no uso de nutrientes e a capacidade para produzir grandes quantidades de biomassa em solos com menor disponibilidade de nutrientes, talvez seja um critério importante na seleção de espécies para a recuperação de áreas degradadas (Montagnini, 2001).

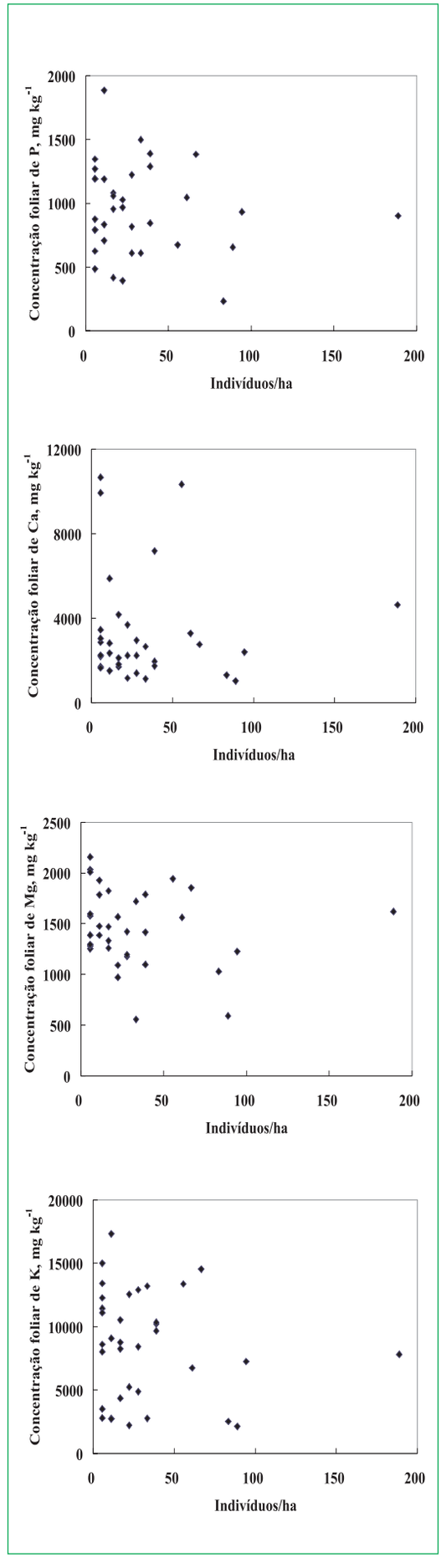


Figura 4
Relação entre a concentração foliar de nutrientes e o número de árvores das 35 espécies em um cerrado em Latossolo Vermelho no Distrito Federal (Silva, 1990).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abdala, G. C., L. S. Caldas, M. Haridasan, & G. Eiten. 1998. Above and below-ground organic matter and root-shoot ratio in a cerrado in central Brazil. *Brazilian Journal of Ecology* **2**:11-23.

Araújo, G. M. & M. Haridasan. 1988. A comparison of the nutritional status of two forests on dystrophic and mesotrophic soils in the cerrado region of Brazil. *Comm. Soil Sci. Plant Anal.* 19:1075-1089.

Baruch, Z., A. J. Belsky, L. Bulla, A. C. Franco, I. Garay, M. Haridasan, P. Lavelle, E. Medina & G. Sarmiento. 1996. Biodiversity as regulator of energy flow, water use and nutrient cycling. *In* O. T. Solbrig, E. Medina & J. F. Silva (Eds.) Biodiversity and savanna ecosystem processes - a global perspective. p. 175-194. *Ecological Studies*, Vol. 121. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.

Burnham, C. P. 1989. Pedological processes and nutrient supply from parent material in tropical soils. *In* Proctor, J. 1989. *Mineral nutrients in tropical and savannah ecosystems*. p. 27-41. Blackwell, Oxford, UK.

Castro, A. A. J. F., F. R Martins, J. Y. Tamashiro & G. J. Shepherd. 1999. How rich is the flora of the Brazilian cerrados? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86:192-224.

Cody, M. L. 1986. Structural niches in plant communities. *In* Diamond, J. & T. Case (Eds.) *Community ecology.* p. 381-405. Harper & Row, New York.

Coutinho, L. M. 1978. O conceito de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 1:17-23.

_____. 1979. Aspectos ecológicos do fogo no cerrado. III. A precipitação atmosférica de nutrientes minerais. *Revista Brasileira de Botânica* 2:97-101.

Delitti, W. B. C., J. G. Pausas, & D. M. Burger. 2001. Belowground biomass seasonal variation in two Neotropical savannahs (Brazilian Cerrados) with different fire histories. *Ann. For. Sci.* 58:713-721.

Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38:201-341.

Felfili, J. M., A. V. Rezende, M. C. Silva Jr. & M. A. Silva. 2000. Changes in the floristic composition of cerrado *sensu stricto* in Brazil over a nine-year period. *Journal of Tropical Ecology* 16:579-590.

Franco, A. C. 2002. Ecophysiology of woody plants. *In* Oliveira, P. S. & R. J. Marquis. (Eds.) *The cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna.* pp. 178-197. Columbia University Press, New York.

Frost, P., E. Medina, J. C. Menaut, O. Solbrig, M. Swift & B. Walker. 1985. *Responses of savannas to stress and disturbance* – A proposal for a Collaborative Programme of Research. Biology International. Special Issue 10. The International Union of Biological Sciences, Paris.

Goodland, R. 1971. A physiognomic analysis of the cerrado vegetation of central Brazil. *Ecol*. 59:411-419.

Haridasan, M. 1987. Distribution and mineral nutrition of aluminium-accumulating species in different plant communities of the cerrado region of central Brazil. *In* San José, J. J. & R. Montes (Eds.) *La capacidad bioprodutiva de Sabanas*. pp. 309-348. IVIC/CIET, Caracas, Venezuela.

_____. 1992. Observations on soils, foliar nutrient concentrations, and floristic composition of cerrado and cerradão communities in central Brazil. *In* J. Proctor, J. A. Ratter & P. A. Furley (Eds.) *The nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. pp. 171-184. Chapman & Hall, London.

_____. 1994. Solos do Distrito Federal. *In* M. Novaes-Pinto (Ed.) *Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas* - O caso do Distrito Federal. 2a Edição.

pp. 321-344. Editora Universidade de Brasília/SEMATEC, Brasília.

_____. 2000. Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 12: 54-64.

_____. 2001. Nutrient cycling as a function of landscape and biotic characteristics in the cerrado of central Brazil. *In* McClain, M. E., R. L Victoria & J. E. Richey (Eds.) *Biogeochemistry of the Amazon basin and its role in a changing world.* p. 68-83. Oxford University Press, New York.

Jackson, P. C., F. C Meinzer, M. Bustamante, G. Goldstein, A. Franco, P. W. Rundel, L. Caldas, E. Igler & F. Causin. 1999. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiology* 19:717-724.

Lilienfein, J., W. Wilcke, R. Zimmerman, P. Gertsberger, G. M. Araújo & W. Zech. 2001. Nutrient storage in soil and biomass of native Brazilian cerrado. *Journal of Plant Nutrition* 164:487-405.

Medina, E. & E. Cuevas. 1989. Patterns of nutrient accumulation and release in Amazon forests of the upper rio Negro basin. *In* Proctor, J. (Ed.*) Mineral nutrients in tropical and savannah ecosystems.* pp. 217-240. Blackwell, Oxford, UK.

Montagnini, F. 2001. Nutrient considerations in the use of silviculture for land development and rehabilitation in the Amazon. *In* McClain, M. E., R. L. Victoria & J. E Richey. (Eds.) *Biogeochemistry of the Amazon basin and its role in a changing world.* pp. 106-121. Oxford University Press, New York.

Nepstad, D., P. R. S. Moutinho & D. Markewitz, 2001. The recovery of biomass, nutrient stocks, and deep soil functions in secondary forests. *In* McClain, M. E., R. L. Victoria & J. E Richey. (Eds.) *Biogeochemistry of the Amazon basin and its role in a changing world.* p. 139-155. Oxford University Press, New York.

Ratter, J. A., S. Bridgewater, R. Atkins & J. F. Ribeiro. 1996. Analysis of floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation. II. Comparison of the woody vegetation of 98 areas. *Edinburgh Journal of Botany* 53:153-180.

Ribeiro, J. F. & B. M. T. Walter. 1998. Fitofisionomias do bioma cerrado. *In* Sano, S. M. & S. P. Almeida (Eds.) *Cerrado: ambiente e flora.* p. 89-166. EMRAPA-CPAC, Planaltina, DF.

Silva, F. C. 1990. *Compartilhamento de nutrientes em diferentes componentes da biomassa aérea em espécies arbóreas de um cerrado.* Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasília.

Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure.* Princeton University Press, Princeton.

Capítulo 10

Biodiversidade de forma e função: implicações ecofisiológicas das estratégias de utilização de água e luz em plantas lenhosas do Cerrado

FOTO: CMBEC

Augusto C. Franco.
Departamento de Botânica
Universidade de Brasília
Brasília, DF

INTRODUÇÃO

Na sua maior parte, o complexo vegetacional do Cerrado está localizado no Planalto Central do Brasil, no qual em termos fitofisionômicos, predominam as formações savânicas, que se caracterizam por um estrato arbóreo de densidade variável e um estrato arbustivo-herbáceo dominado por gramíneas. O clima é sazonal, com invernos secos e verões chuvosos. A maior parte das chuvas se concentra no período de outubro a abril. Os solos são geralmente profundos e bem drenados e com uma baixa disponibilidade de nutrientes (Goodland & Ferri 1979; Haridasan 2001). Nitrogênio, fósforo e vários cátions ocorrem em níveis muito baixos e os níveis de alumínio do solo são extremamente altos (Haridasan 1982; Sarmiento 1984). Além disso, são freqüentes as queimadas na estação seca, causando impactos importantes na estrutura e na composição florística da vegetação (Coutinho 1982).

Modelos que procuram explicar a estrutura da vegetação em savanas tropicais colocam a água e os nutrientes como recursos limitantes em um sistema solo-água de dois compartimentos (*Two-layered soil-water system* ; Walter 1973; Walker & Noy-Meir 1982). O fator água impõe um limite à acumulação de biomassa aérea e conseqüentemente à densidade de árvores, enquanto o fogo, as interações competitivas e a herbivoria contribuem para manter o tamanho das populações abaixo deste limite (Walker & Noy-Meir 1982; Goldstein & Sarmiento 1986). Gramíneas com o seu sistema radicular superficial e denso são presumivelmente melhores competidores por água (e possivelmente nutrientes) no perfil superior do solo, enquanto plantas lenhosas com raízes profundas teriam acesso exclusivo às camadas subsuperficiais, que permanecem úmidas durante todo o ano. O crescimento de plantas lenhosas estaria efetivamente repartido entre as duas estações climáticas, com o incremento no diâmetro do caule ocorrendo durante o período chuvoso e a produção de folhas e a floração ocorrendo durante a estação seca (Sarmiento 1984; Sarmiento *et al.* 1985). Gramíneas perenes, por

outro lado, atravessariam uma fase de dormência durante a estação seca. Está também implícito, nesse modelo de dois compartimentos, que o recrutamento de árvores é dependente da sua capacidade de suportar a competição com raízes de gramíneas durante o seu desenvolvimento inicial e de apresentar um rápido crescimento do sistema radicular para alcançar as reservas de água do subsolo (Medina & Silva 1990).

Uma das grandes limitações destes modelos é não considerarem os impactos da diversidade funcional e estrutural da vegetação lenhosa e suas implicações na utilização espacial e temporal dos recursos. A complexidade funcional e estrutural do componente herbáceo das savanas tropicais foi abordada por Sarmiento (1984), que analisou os impactos das diferentes estratégias fenológicas na utilização e repartição temporal dos recursos do ambiente. Apesar de reconhecer a complexidade estrutural do componente lenhoso, Sarmiento (1984) considerou a grande maioria das espécies lenhosas como perenifólias, com acesso às camadas mais profundas do solo, que permaneceriam úmidas ao longo do ano. Sarmiento *et al.* (1985) analisaram alguns aspectos relacionados à diversidade funcional do componente arbóreo, ao discutirem as possíveis estratégias de utilização de água e nutrientes entre espécies lenhosas decíduas e perenifólias.

As análises de Sarmiento (1984) e Sarmiento *et al.* (1985) tiveram como base, estudos realizados nas savanas da Venezuela. No entanto, as savanas do norte da América do Sul são caracterizadas por uma baixa diversidade de espécies lenhosas, enquanto as comunidades de cerrado são extremamente complexas em termos estruturais (Oliveira-Filho *et al.* 1989; Henriques 1993), e ricas em espécies lenhosas endêmicas. Mais de 500 espécies de árvores e arbustos foram encontradas na região do cerrado (Ratter *et al.* 1996) e parcelas individuais de 0,1ha podem conter mais de 70 diferentes espécies (Felfili & Silva Jr. 1993). A variedade na forma, no tamanho e grau de esclerofilia do limbo foliar das espécies lenhosas, assim como, a grande diversidade de formas de vida são características marcantes em qualquer área de cerrado (Eiten 1972). Além disso, a vegetação arbustivo-arbórea se ressalta pela riqueza de tipos fenológicos (Franco 2002; Paula 2002; Franco *et al.* 2005). Essa diversidade fenológica e morfológica provavelmente implica em diferentes padrões de distribuição do sistema radicular e em diferentes estratégias de utilização de água. Apesar das diferenças na extensão do sistema radicular (Rawitscher 1948; Rizzini & Heringer 1962; Jackson *et al.* 1999), o alto investimento em estruturas subterrâneas caracteriza as espécies lenhosas do cerrado (Abdala *et al.* 1998; Paulilo & Felippe 1998; Hoffmann & Franco 2003). Isto tem um efeito considerável no balanço de carbono, representando um dreno importante dos produtos fotossintéticos que poderia ser investido em desenvolvimento da parte aérea.

A vegetação do cerrado caracteriza-se por uma grande heterogeneidade estrutural, ao englobar formações predominantemente campestres, como o campo sujo e formações florestais, como o cerradão, que diferem na composição florística e fitossociológica (Goodland & Pollard 1973; Goodland & Ferri 1979). Essa diversidade fisionômica resulta em uma exploração diferenciada da água disponível ao longo do perfil do solo (Franco 2002). Além disso, proporciona

gradientes luminosos distintos ao longo da paisagem e ao longo da estrutura vertical da vegetação, resultando em diferenças acentuadas no nível de sombreamento que uma planta pode estar exposta ao longo do seu desenvolvimento. Portanto, espera-se que plantas lenhosas do cerrado possuam uma variedade de estratégias de utilização de água e luz, com efeitos marcantes da sazonalidade no balanço de carbono de espécies de fenologias contrastantes.

Este capítulo aborda os efeitos da sazonalidade das chuvas nas relações hídricas, fotossíntese e produtividade de espécies lenhosas do cerrado e na sua capacidade de estabelecimento em condições naturais. Aspectos relacionados ao alto investimento de plantas em estruturas subterrâneas e suas implicações também são examinados. Finalmente, postula-se que a tolerância e o potencial de aclimatação a diferentes níveis de sombreamento têm um papel importante na capacidade de espécies lenhosas de colonizar as diferentes formações vegetais que caracterizam a paisagem do cerrado.

INVESTIMENTO EM SISTEMA RADICULAR: SUAS IMPLICAÇÕES NO ACESSO A RESERVAS DE ÁGUA DO SUBSOLO E SUA FUNÇÃO COMO ESTRUTURAS DE ARMAZENAMENTO.

Para germinar as sementes necessitam de água. Em condições naturais, espécies lenhosas do Cerrado germinam com facilidade na época chuvosa, mas têm que enfrentar um longo período seco (Labouriau *et al.* 1963). No Planalto Central, a estação chuvosa geralmente se estende de outubro a abril. O mês de maio é um mês de transição, em que a disponibilidade de água nas camadas superficiais do solo apresenta grandes variações interanuais (Franco 2002). Dessa maneira, espécies lenhosas teriam um período de sete a oito meses para germinar e se desenvolver até o início da estação seca, quando a disponibilidade de água nas camadas superficiais do solo decresce rapidamente (Franco 2002). No entanto, dependendo da sua duração, períodos secos durante a estação chuvosa (veranicos) podem reduzir significativamente a disponibilidade de água nas camadas superficiais do solo (Franco 2002) e conseqüentemente podem afetar a sobrevivência e o desenvolvimento inicial de plântulas (Hoffmann 1996). Portanto, espera-se que plantas do Cerrado invistam inicialmente no crescimento rápido do sistema radicular e no desenvolvimento de órgãos de reserva para garantir a sobrevivência na seca e às queimadas freqüentes que ocorrem durante esta estação (Labouriau *et al.* 1963; Handro 1969; Hoffmann *et al.* 2004).

Em termos de biomassa, plantas do Cerrado investem predominantemente em sistema radicular nos estágios iniciais de desenvolvimento, com uma razão raiz/parte aérea entre 1 e 9 para plantas entre 5 e 7 meses de vida (Paulilo & Felippe 1998; Moreira & Klink 2000). Em um estudo comparativo de pares congenéricos de espécies de cerrado e mata de galeria, Hoffmann & Franco (2003) encontraram valores da relação raiz/parte aérea na faixa de 2,3 para as espécies de cerrado com 5 meses de idade, enquanto as espécies de mata de galeria atingiram o valor de 1,3. Na maioria das espécies de cerrado, os valores da relação raiz/parte aérea aumentaram ao longo dos primeiros 5 a 7 meses de idade (Moreira & Klink 2000; Hoffmann & Franco 2003). No entanto,

o alto investimento em raízes não significa necessariamente que as raízes atinjam grandes profundidades. Em uma compilação dos dados existentes na literatura, Rizzini (1979) mostrou que a maioria das espécies mantinha as raízes acima de 0,5m de profundidade após um ano de vida e não ultrapassavam cerca de 1m de profundidade após o segundo ano de vida. Estudos mais recentes confirmam a pouca profundidade alcançada pelas raízes de espécies lenhosas do cerrado nos primeiros meses de vida (Moreira & Klink 2000).

A forma de investimento no sistema radicular poderia depender da fenologia da espécie. Dessa maneira, espécies decíduas necessitariam de reservas de carboidratos estocadas na raiz para rebrotar e desenvolver a nova copa. Plântulas e indivíduos jovens de espécies decíduas típicas do cerrado como *Kielmeyera coriacea* e *Dalbergia miscolobium* já possuem alta capacidade para rebrotar e de sobreviver às queimadas características da época seca, mesmo com a perda total da parte aérea (Oliveira & Silva 1993; Franco *et al.* 1996a; Nardoto *et al.* 1998; Braz *et al.* 2000). Por outro lado, plântulas de espécies perenifólias, como *Sclerolobium paniculatum* e *Vochysia elliptica*, dependeriam de um crescimento inicial rápido das raízes para ter acesso às camadas mais profundas e úmidas do solo durante a estação seca ou de mecanismos fisiológicos de resistência à falta de água. Além disso, muitas espécies que não perdem totalmente as folhas apresentam uma redução considerável no número de folhas durante a estação seca ou trocam as folhas durante a época seca (Franco 1998; Maia 1999; Franco *et al.* 2005). Portanto, estas também vão necessitar de reservas de nutrientes para repor rapidamente a copa ou para rebrotar após as queimadas, que resultam em perda total da folhagem. Estudos relacionando o desenvolvimento inicial do sistema radicular com a fenologia e a capacidade de sobreviver a queimadas se fazem necessários.

Este alto investimento em raízes se mantém nos indivíduos adultos. Ao nível de ecossistema, a razão raiz/parte aérea varia entre 1 e 8, dependendo do tipo de fitofisionomia de Cerrado (Castro & Kauffman 1998; Abdala *et al.* 1998). As raízes podem atingir profundidades superiores a 6-7m, onde a disponibilidade de água é mais estável ao longo do ano (Rawitscher 1948; Abdala *et al.* 1998; Jackson *et al.* 1999). No entanto, estudos de distribuição de raízes de plantas do cerrado mostraram que a exploração do perfil do solo é complexa e depende da espécie (Ferri 1944; Rawitscher 1948; Ferri & Coutinho 1958), resultando na extração de água ao longo de todo o perfil do solo (Jackson *et al.* 1999; Bucci 2001).

A presença de um sistema radicular profundo em muitas espécies implica que as raízes superficiais fiquem envoltas em um solo seco durante a estação seca, enquanto as raízes mais profundas estariam em contato com um solo úmido. Portanto, existiria a possibilidade de ocorrência de ascenso hidráulico, ou seja, uma parte da água extraída das camadas mais úmidas pelas raízes seja perdida para as camadas superficiais do solo, se o potencial hídrico do solo for mais negativo do que o potencial hídrico das raízes superficiais (Richards & Caldwell 1987; Dawson 1993). Ascenso hidráulico ocorre geralmente à noite, quando a diminuição da transpiração é suficiente para permitir que o potencial hídrico das raízes exceda o potencial hídrico das camadas mais secas do solo. Baseado nos padrões diários de fluxo de

seiva na raiz e no caule e manipulações experimentais, Scholz *et al.* (2002) mostraram a ocorrência de ascenso hidráulico na época seca para várias espécies do cerrado. Estes resultados foram confirmados por Moreira *et al.* (2003), que utilizaram solução de água deuterada como marcador para demonstrar transferência da água resultante de ascenso hidráulico, das raízes laterais das plantas cuja raiz principal recebeu esta solução de água deuterada, para as camadas superficiais do solo e para as plantas vizinhas. No entanto, falta determinar a importância e o impacto dessa redistribuição da água do solo por ascenso hidráulico para o balanço hídrico da vegetação do cerrado.

Além dos seus efeitos marcantes no balanço hídrico do solo e da vegetação, este maciço investimento em estruturas subterrâneas resulta num reservatório de nutrientes (Rizzini & Heringer 1962; Paviani 1978; Arasaki & Felippe 1991; Sassaki & Felippe 1998), que permite o rebrotamento da vegetação em resposta a distúrbios como queimadas, corte ou herbivoria. Desta maneira, pode ocorrer um rápido aumento na biomassa do componente lenhoso do Cerrado em áreas protegidas do fogo (Goodland & Ferri 1979; Henriques 1993).

OS EFEITOS DO *DEFICIT* HÍDRICO SAZONAL NO ESTABELECIMENTO E DESENVOLVIMENTO DE PLÂNTULAS

Este alto investimento inicial em biomassa radicular não implica que o *deficit* hídrico sazonal não seja um fator limitante para o estabelecimento e desenvolvimento de plântulas. As raízes continuam expostas ao *deficit* hídrico sazonal nos primeiros anos de vida, pois não atingem as camadas de solo mais úmidas. Portanto, a limitação na disponibilidade de água do solo deveria afetar a sobrevivência de plântulas e indivíduos jovens, cujos sistemas radiculares ficariam mais expostos à escassez de água nas camadas superficiais do solo, característico da época seca. No entanto, a seca sazonal não parece ter um grande efeito na sobrevivência de plântulas de espécies lenhosas do cerrado. Handro (1969) relatou que mudas de *Andira humilis*, com dois meses de idade, transplantadas no cerrado durante a estação chuvosa, eram capazes de sobreviver à estação seca subseqüente. Resultados semelhantes foram encontrados para *K. coriacea* (Nardoto *et al.* 1998) *e D. miscolobium* (Braz *et al.* 2000).

Oliveira & Silva (1993), em um trabalho com duas espécies de *Kielmeyera* no cerrado, mostraram que essas espécies germinavam prontamente no campo e as plântulas resultantes apresentavam uma alta taxa de sobrevivência apesar da ação do fogo e de uma seca intensa que ocorreu no primeiro ano. *Bowdichia virgilioides* Kunth é uma leguminosa arbórea comum nos cerrados do Planalto Central e em outras savanas da América do Sul, como os llanos venezuelanos (Sarmiento 1984). Sementes escarificadas desta espécie germinam rapidamente em condições naturais e a maior parte de sua mortalidade ocorre logo após a emergência, durante a estação chuvosa (Kanegae *et al.* 2000), mostrando assim que a estação seca não é um fator importante de mortalidade. Plântulas de *D. miscolobium* e *K. coriacea* também possuem alta mortalidade durante a estação chuvosa (Franco *et al.* 1996b). Por outro lado, a estação seca afeta a produtividade mesmo de espécies perenifólias, como *B. virgilioides* e *Copaifera langsdorffii*, pelo menos nos primeiros anos de vida (Kanegae *et al.* 2000, Azevedo *et al.* 2001).

OS EFEITOS DO *DEFICIT* HÍDRICO SAZONAL NAS RELAÇÕES HÍDRICAS.

Em uma primeira abordagem, poder-se-ia especular que plantas do cerrado não estariam expostas às variações pluviométricas, a partir do momento que o sistema radicular tivesse acesso às camadas mais profundas do solo, que permanecem sempre úmidas. No entanto, o simples acesso a reservas de água no subsolo não garante que uma planta consiga extrair água suficiente para fazer frente à demanda evaporativa da atmosfera e seja capaz de manter um balanço hídrico favorável sem regular a taxa de transpiração.

Tradicionalmente considera-se que espécies lenhosas do cerrado transpiram livremente, mesmo durante a estação seca. Em grande parte, isto se deve a uma interpretação errônea dos resultados obtidos por Rawitscher, Ferri e outros, utilizando folhas destacadas nas décadas de 1940 a 1960. Em uma revisão destes resultados, Rizzini (1976) já mostrava que estes autores encontraram um contínuo de respostas, desde espécies que aparentemente não diminuíam a transpiração, a espécies que apresentavam uma restrição considerável da transpiração durante a estação seca. Estudos mais recentes, utilizando métodos físicos para determinar o grau de abertura estomática nas folhas, demonstraram que a grande maioria das espécies lenhosas restringe a abertura estomática durante a estação seca (Johnson *et al.* 1983; Franco 1983; Perez & Moraes 1991a,b; Franco 1998; Moraes & Prado 1998; Franco & Lüttge 2002). Algumas espécies apresentam restrição estomática mesmo durante a estação chuvosa, dependendo da demanda evaporativa da atmosfera (Franco 1998; Naves-Barbiero *et al.* 2000; Franco & Lüttge 2002). Períodos secos de curta duração na estação chuvosa rapidamente levam a uma redução considerável na abertura estomática e na taxa de assimilação de CO_2 (Mattos *et al.* 2002).

A regulação da abertura estomática se reflete no fluxo transpiratório da planta. A utilização de medidores de fluxo de seiva permite a medição contínua do fluxo transpiratório ao nível de indivíduo. Meinzer *et al.* (1999), Naves-Barbiero *et al.* (2000) relataram que espécies lenhosas do cerrado regulam o fluxo transpiratório tanto na estação seca como na estação chuvosa. A restrição do fluxo transpiratório nas horas de maior demanda evaporativa e que se acentua na estação seca, foi também relatada ao nível de ecossistema, utilizando métodos micrometeorológicos (Maitelli & Miranda 1991; Miranda *et al.*, 1997). Desta maneira muitas espécies lenhosas do cerrado regulam a abertura estomática, que resulta em um controle acentuado da taxa de transpiração ao nível de indivíduo e de ecossistema.

Como a perda de água pelas plantas ocorre principalmente pelas folhas, a necessidade de regulação do fluxo transpiratório poderia depender da fenologia da planta. Baseado em estudos realizados na Venezuela, Sarmiento al. (1985) postularam que espécies decíduas de savanas tropicais teriam um sistema radicular superficial, uma forte regulação da abertura estomática e só rebrotariam após o início da estação chuvosa. Por outro lado, espécies sempre-verdes teriam raízes profundas que forneceriam um suprimento adequado de água, permitindo a manutenção de altas taxas de transpiração mesmo durante a estação seca. No entanto, o estudo de Jackson *et al.* (1999) comparando a composição isotópica do hidrogênio da água do solo

de diferentes profundidades com a da seiva do xilema, mostrou que muitas espécies decíduas possuíam um sistema radicular profundo, enquanto espécies sempre-verdes apresentavam um sistema radicular mais superficial em um cerrado do Brasil Central. Estes resultados estão de acordo com os padrões fenológicos de espécies decíduas, em que o rebrotamento ocorre no final da estação seca, atingindo pleno desenvolvimento da copa no início da estação chuvosa (Figura1; Franco *et al.* 2005). Em várias espécies sempre-verdes, como *Myrsine guianensis*, a produção de novas folhas só se inicia com o retorno das chuvas (Figura 1). No entanto, existem espécies sempre-verdes e decíduas do cerrado com sistema radicular superficial, que rebrotam na seca (Franco *et al.* 2005). Ajustes na razão entre a área foliar e a área do xilema e a regulação da abertura estomática em resposta a variações no *deficit* de saturação de vapor do ar levam a uma diminuição considerável das flutuações sazonais da transpiração em plantas lenhosas do cerrado (Bucci *et al.* 2005). Além disso, a capacidade de armazenamento de água também pode minimizar as variações na demanda transpiratória e no balanço hídrico, como demonstrado em árvores de florestas tropicais (Goldstein *et al.* 1998). Espécies decíduas e sempre-verdes respondem de uma maneira similar a variações no *déficit* de saturação de vapor do ar (Bucci

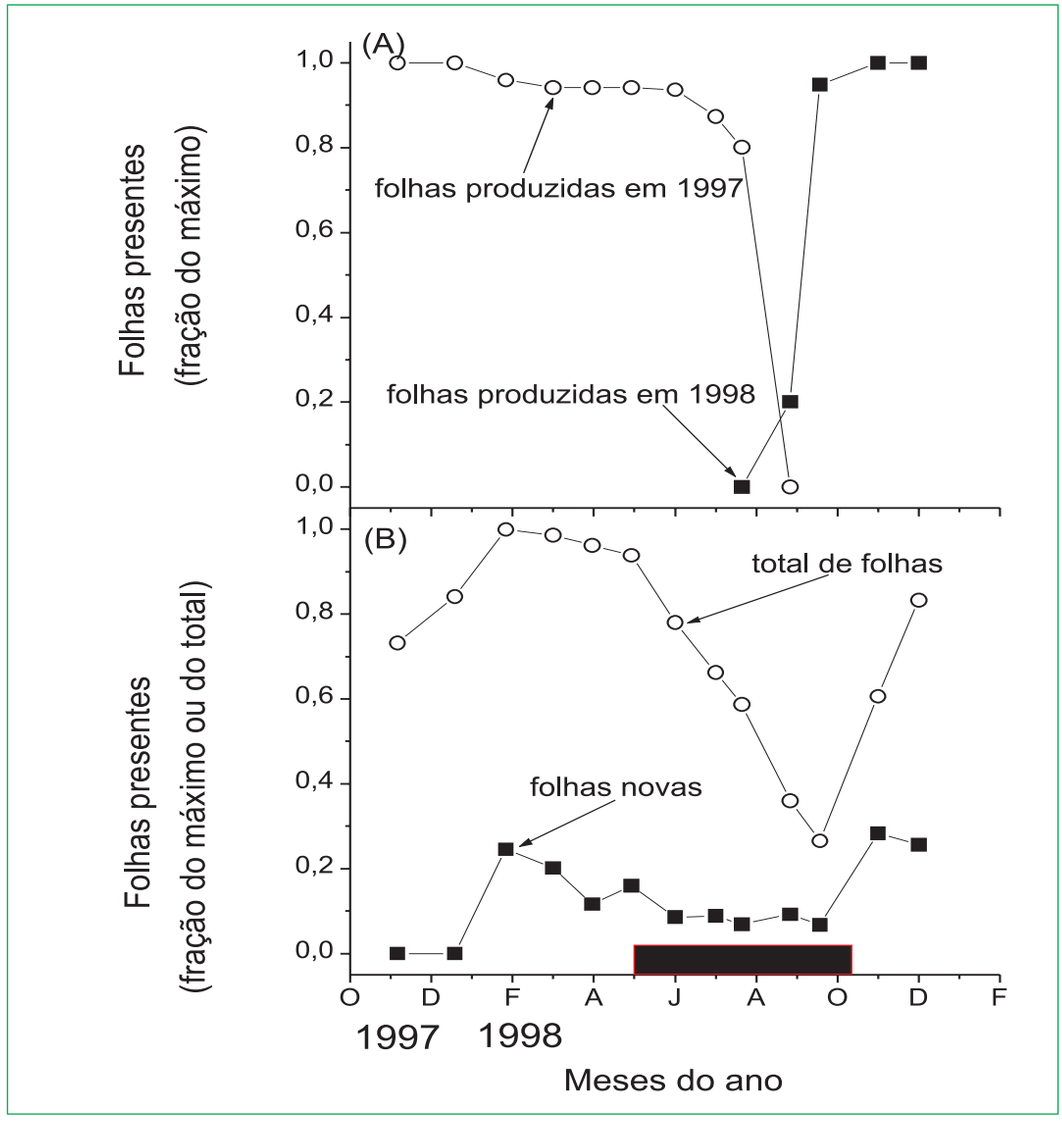


Figura 1
Variações sazonais na porcentagem de folhas em ramos de 10 indivíduos de *Caryocar brasiliense* (A) e *Myrsine guianensis* (B) em uma área de cerrado *sensu stricto* da Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF. Para C. brasiliense, foram selecionadas 20 folhas de cada indivíduo escolhidas aleatoriamente em 10 de outubro de 1997 e que foram acompanhadas até a queda. Os valores porcentuais foram expressos em relação a esse número inicial de 200 folhas. Folhas produzidas em 1998 são as novas folhas que emergiram neste mesmo ano, em 5-9 ramos dos 10 indivíduos selecionados. Neste caso, os valores foram expressos em relação ao número máximo de folhas, que foi obtido em 31 de outubro e se manteve em 30 de novembro de 1998. Em *M. guianensis*, o total de folhas corresponde à fração de folhas que foram contadas em ramos dos 10 indivíduos selecionados, em relação ao número máximo de folhas que foi observado em 26 de janeiro de 1998. A quantidade de folhas novas foi expressa em relação ao número total de folhas determinado a cada data de contagem de folhas. Para cada um destes indivíduos de *M. guianensis* foi acompanhada a produção de folhas de 7-15 ramos por indivíduo. A barra negra delimita a estação seca. Adaptado de Maia (1999).

et al. 2005), mas não existem estudos sobre a capacidade de armazenamento de água em espécies lenhosas do cerrado, seus efeitos nos fluxos transpiratórios e no balanço hídrico da planta e sua relação com a fenologia. Franco (2002) apresenta uma análise detalhada da interação entre o solo, planta e atmosfera na determinação do balanço hídrico de plantas do cerrado e na sua capacidade de rebrotar durante a estação seca.

OS EFEITOS DO *DEFICIT* HÍDRICO SAZONAL NA FOTOSSÍNTESE E PRODUTIVIDADE

Em última análise, a produtividade de uma planta depende principalmente da área verde disponível para absorção de luz e das taxas de fotossíntese. O carbono assimilado no processo fotossintético é repartido entre os processos de crescimento, manutenção, reprodução e armazenamento. Plantas lenhosas do cerrado apresentam taxas relativamente altas de assimilação máxima de CO_2, entre 6 a 20 µmol m^{-2} s^{-1} (Prado & Moraes 1997; Moraes & Prado 1998; Franco & Lüttge 2002). No entanto, o investimento maciço em estruturas subterrâneas representa um dreno importante dos produtos fotossintéticos que poderia ser investido em crescimento da parte aérea.

No cerrado, as variações sazonais na disponibilidade de água do solo e variações diurnas e sazonais na demanda evaporativa da atmosfera são consideráveis (Franco 1998; 2002; Meinzer *et al.* 1999). As taxas de assimilação de CO_2 (A_{CO2}) sofrem uma diminuição significativa para a maioria das espécies durante a estação seca (Franco 1998; Moraes & Prado 1998; Maia 1999; Naves 2000). Esta diminuição está correlacionada a uma redução na abertura estomática que ocorre tanto durante a estação seca, quanto ao longo do dia em qualquer época do ano, se a demanda evaporativa da atmosfera for muito alta (Franco 1998; Meinzer *et al.* 1999; Naves 2000). O fechamento parcial dos estômatos e as altas taxas de fotorrespiração implicam em uma redução marcante na taxa de assimilação potencial de CO_2 ao longo do dia, impondo uma forte limitação no balanço de carbono foliar de espécies lenhosas do cerrado (Franco & Lüttge 2002). Estudos com mudas de espécies lenhosas do cerrado mostraram que o ponto de compensação fotossintético ($A_{CO2} = 0$) é atingido quando o potencial hídrico foliar está na faixa de –2,4 a –3,9 MPa (Prado *et al.* 1994; Sassaki *et al.* 1997; Moraes & Prado 1998). O potencial hídrico das camadas superficiais do solo atinge valores nessa faixa durante a estação seca (Kanegae *et al.* 2000; Franco 2002). A maioria das espécies apresenta uma redução acentuada da área foliar disponível durante a estação seca mesmo em espécies que mantém uma copa verde ao longo do ano (Figura 1; Franco 1998; Naves 2000).

Apesar de manterem uma copa verde, o balanço de carbono de espécies sempre-verdes sofre uma restrição considerável durante a época seca. Franco (1998) estimou que para a espécie sempre-verde *R. montana*, haveria uma redução de 66% na absorção de CO_2 pela planta no final da estação seca, em função de reduções na taxa de assimilação de CO_2 e redução na área foliar total da planta, devido à queda de folhas e perda parcial do limbo foliar devido à herbivoria. Redução da área foliar causada por patógenos não foi considerada e pode ter um efeito mais significativo do que herbivoria para muitas espécies do cerrado. Marquis *et*

al. (2001) encontraram que herbivoria por insetos no final da estação seca resultou em uma perda de área foliar de 6,8%, enquanto os danos causados por patógenos resultaram em uma perda de 17,3% para 25 espécies do cerrado. Enquanto a maior parte do ataque por herbívoros ocorre nos estágios iniciais de desenvolvimento do limbo foliar, a ação de patógenos se estende ao longo de todo o período de duração de uma folha (Marquis *et al.* 2001). Portanto, folhas de duração mais longa tenderiam a acumular mais danos devido à ação de patógenos. Franco *et al.* (2005) apresenta uma análise detalhada do balanço de carbono em espécies decíduas e sempre-verdes do cerrado. No entanto, deve-se ressaltar que existe uma diversidade de tipos fenológicos entre as espécies lenhosas do Cerrado, que deve ser considerado nos modelos de previsão do balanço de carbono em nível de folha ou de indivíduo.

HETEROGENEIDADE DE *HABITAT* E SOMBREAMENTO: EFEITOS NO BALANÇO DE CARBONO

A taxa de assimilação de CO_2 depende da densidade de fótons na faixa fotossinteticamente ativa (DFF) que são absorvidos pela folha. Em condições naturais, espécies do cerrado apresentam uma grande variação na resposta fotossintética a variações da DFF (Prado & Moraes 1997; Franco & Lüttge 2002). Em uma área de cerrado *sensu stricto* do Brasil Central, *Blepharocalyx salicifolius* apresenta características típicas de plantas de ambientes sombreados, ou seja, a taxa de assimilação de CO_2 aumenta rapidamente sob baixas intensidades luminosas e alcança rapidamente a saturação, enquanto *Sclerolobium paniculatum* só satura a altas intensidades luminosas (Figura 2).

O cerrado, como outras savanas, caracteriza-se por um estrato herbáceo

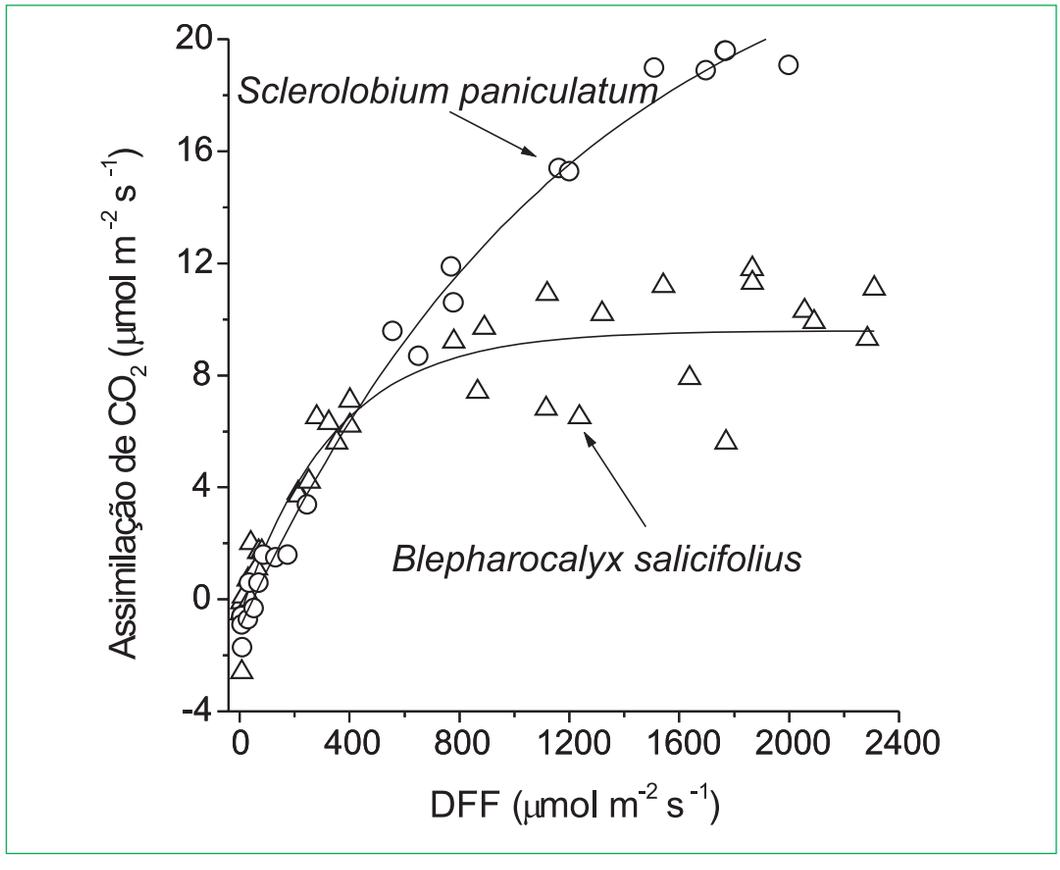


Figura 2
Variação da taxa de assimilação líquida de CO_2 em função da densidade de fluxo de fótons na faixa fotossinteticamente ativa (DFF) em folhas de *Blepharocalyx salicifolius* (3 folhas) e *Sclerolobium paniculatum* (2 folhas) em condições naturais em um cerrado da Fazenda Água Limpa, Brasília, DF. Franco (1998) apresenta uma descrição da área de estudo. Os dados foram coletados com um sistema portátil para medir fotossíntese e transpiração modelo 301-PS da CID Inc., Vancouver, USA. A DFF foi atenuada com auxílio de telas sobrepostaas de sombrite brancas ou pretas, colocadas sobre a câmara foliar do aparelho. Dados coletados nos dias 4 e 7 de junho de 1994, entre 9-11h da manhã. O solo estava úmido, com o potencial de água do solo maior do que -0,1 MPa a 30 e 60cm de profundidade (Franco 1998).

contínuo, entrecortado por um estrato arbóreo de densidade variável. Ao longo da paisagem encontra-se desde formações campestres como o campo limpo, em que árvores e arbustos são praticamente inexistentes, até formações florestais, como o cerradão. Desta maneira, o nível de sombreamento a que uma planta lenhosa no cerrado estará exposta vai variar em função do seu tamanho e da estrutura da vegetação. Devido ao dossel arbóreo, os efeitos do sombreamento podem ser críticos no cerradão. Por exemplo, *B. virgilioides* ocorre no campo sujo, em que predomina o estrato herbáceo e em formações florestais, como o cerradão. Neste tipo de fitofisionomia, Kanegae *et al.* (2000) mostraram que a DFF incidente a 5cm acima do solo, resultaria em um valor estimado de A_{CO2} de somente 40 a 70% da A_{CO2} para a mesma altura no campo sujo e entre 20 e 40% da A_{CO2} para uma superfície sem sombreamento. No campo sujo, à proporção que a planta cresce, o sombreamento diminuiria rapidamente, devido ao baixo porte do dossel herbáceo, que atingiu uma altura máxima de 50cm. Resultados semelhantes foram observados para *K. coriacea* (Nardoto *et al.* 1998) e *D. miscolobium* (Braz *et al.* 2000). Esses resultados sugerem que o sombreamento pode ser um dos principais fatores que limitam o desenvolvimento inicial de plantas lenhosas do cerrado.

À medida que a planta cresce em ambientes abertos, a disponibilidade de luz aumenta e o efeito do sombreamento diminui. No entanto, o sombreamento continuaria sendo um fator restritivo para a assimilação de CO_2 em ambientes florestais como o cerradão, mesmo para plantas adultas, se não atingirem o dossel superior. Espécies heliófitas seriam mais afetadas. Além disso, a estação das chuvas caracteriza-se por uma alta nebulosidade, reduzindo consideravelmente a intensidade luminosa durante o período luminoso e provavelmente afetando o balanço de carbono das folhas, mesmo em ambientes expostos (Franco 2002).

HETEROGENEIDADE DE *HABITAT* E SOMBREAMENTO: POTENCIAL DE ACLIMATAÇÃO E DISTRIBUIÇÃO DE BIOMASSA.

Essa heterogeneidade nas condições luminosas em função da variabilidade do componente arbóreo implica que espécies típicas do cerrado deveriam possuir capacidade de aclimatação a condições contrastantes de sombreamento. O aparato fotossintético de *Cybistax antisyphilitica* e *Tabebuia chrysotricha* mostrou uma boa capacidade de aclimatação a condições contrastantes de sombreamento (Prado *et al.* 2005). No entanto, essas duas espécies são mais características de ambientes florestais. Em termos de anatomia foliar, *Miconia ibaguensis* e *M. stenostachya* apresentaram uma alta plasticidade, quando foram comparadas folhas coletadas em um cerrado aberto e no sub-bosque de uma mata ripária (Marques *et al.* 2000). Os dados não foram correlacionados às variações na sua capacidade de assimilação de CO_2 ou aos padrões de crescimento nesses dois ambientes. Folhas de indivíduos jovens de *Qualea grandiflora* no sub-bosque de um cerradão e no campo sujo mantiveram valores semelhantes de eficiência fotossintética sob baixas intensidades luminosas (Figura 3). No entanto, as folhas das plantas do cerradão apresentaram menores valores de eficiência fotossintética quando expostas a altas intensidades luminosas,

indicando uma maior suscetibilidade à fotoinibição.

O sombreamento afetou a capacidade de acumulação de biomassa e sua distribuição em mudas de *Copaifera langsdorffii* submetidas a diferentes níveis de sombreamento em viveiro (Salgado *et al.* 2001). Mudas expostas a 90% de sombreamento tiveram um maior crescimento em altura e um maior número de folhas, quando comparadas a mudas em condição de pleno sol. No entanto, apresentaram uma diminuição acentuada na quantidade de biomassa acumulada. A maior parte do aumento de biomassa para as mudas expostas ao pleno sol deveu-se à acumulação acentuada de biomassa em sistema radicular. Resultados semelhantes foram encontrados para outras espécies do cerrado (Hoffmann & Franco 2003). Portanto o sombreamento pode limitar a tolerância dessas espécies a estresses ambientais como o *deficit* hídrico sazonal e perturbações como o fogo, devido a limitações no armazenamento de carboidratos no sistema radicular. Por outro lado, o investimento em sistema radicular resulta em uma menor capacidade de competição com espécies florestais, que investem principalmente nas estruturas aéreas e no crescimento em altura (Hoffmann & Franco 2003).

Esta diferença marcante nos níveis de sombreamento pode implicar em uma sucessão de espécies ou tipos funcionais ao longo da paisagem, em que espécies tolerantes ao sombreamento seriam características de formações florestais como o cerradão e espécies heliófitas com mecanismos eficientes para tolerar ou amenizar os efeitos potenciais de fotoinibição vão predominar em ambientes abertos. Devido ao alto grau de variabilidade da cobertura arbórea na paisagem, espécies com ampla distribuição entre os diferentes tipos fisionômicos de vegetação do cerrado deveriam apresentar uma maior capacidade de aclimatação a diferentes níveis de sombreamento. Esta hipótese nunca foi testada para o cerrado.

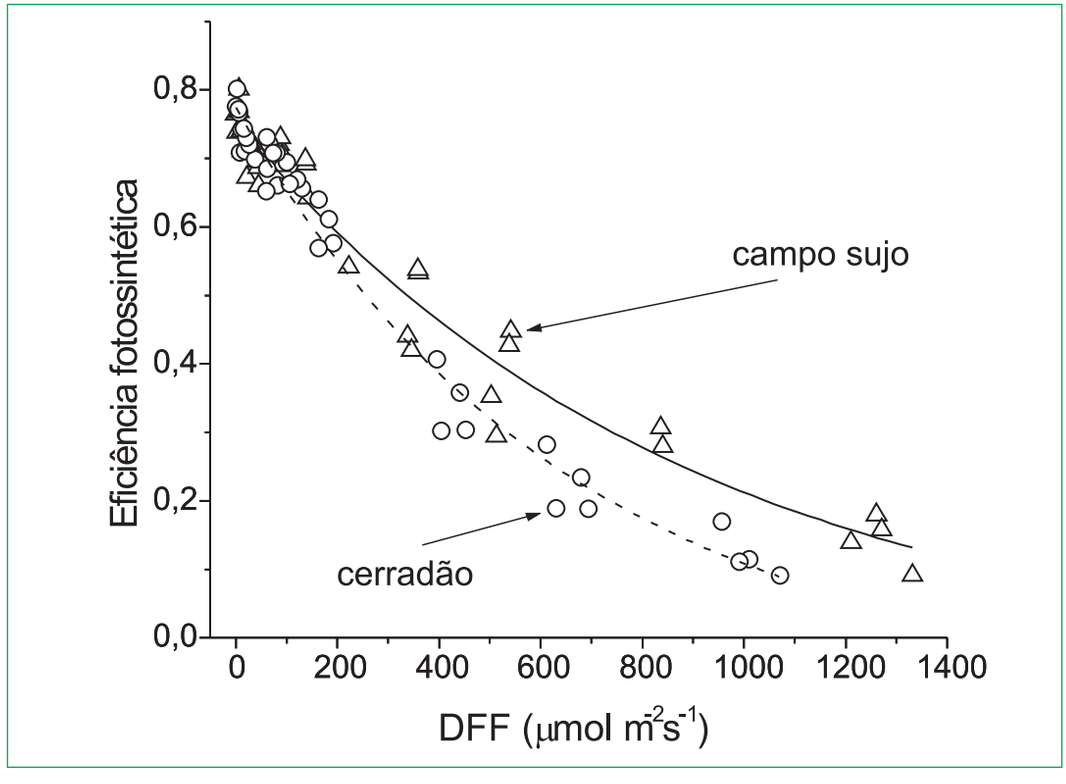


Figura 3
Eficiência fotossintética em resposta a variações na densidade de fluxo de fótons na faixa fotossinteticamente ativa (DFF) de folhas de indivíduos jovens de *Qualea grandiflora* em uma área de campo sujo e de cerradão na Fazenda Água Limpa, Brasília, DF. Kanegae et al. (2000) apresentam uma descrição da área e das variações diurnas e sazonais da DFF nas duas fitofisionomias. Os valores de eficiência fotossintética do fotossistema II foram obtidos a partir de medidas de fluorescência da clorofila a, com um fluorômetro portátil PAM 2000 da Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Alemanha. Cada folha foi acondicionada na câmara foliar do aparelho e mantida no escuro por quinze minutos, cobrindo a câmara com papel laminado. Em seguida a intensidade luminosa foi aumentada em intervalos de dois minutos utilizando o LED de luz vermelha ou a lâmpada de halogênio do instrumento para obter os diferentes valores de DFF. Em cada fitofisionomia, foram medidas 4 plantas (uma folha por planta).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Devido à alta demanda evaporativa da atmosfera e a seca sazonal, árvores e arbustos do cerrado regulam fortemente a abertura estomática, mesmo na época chuvosa e com isso reduzem a sua capacidade potencial de assimilação de carbono. Além disso, os altos valores de irradiação solar e altas temperaturas incrementam a fotorrespiração, que pode levar a perdas consideráveis de carbono pelas folhas. Estas restrições diurnas e sazonais na capacidade de assimilação de carbono e o alto investimento em sistema radicular limitam o rápido desenvolvimento da parte aérea.

Apesar do seu efeito na produtividade, a seca sazonal não parece ser um fator importante de mortalidade para plantas em processo de estabelecimento. Por outro lado, o sombreamento pelo estrato arbóreo pode ter um efeito marcante na capacidade de assimilação de carbono. Isto pode implicar em uma sucessão de espécies ou tipos funcionais ao longo da paisagem, em que espécies tolerantes ao sombreamento seriam características de formações florestais como o cerradão e espécies heliófitas com mecanismos eficientes para tolerar ou amenizar os efeitos potenciais de fotoinibição vão predominar em ambientes abertos e teriam uma maior capacidade de rebrotar e tolerar os altos níveis de irradiação solar após uma queimada.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abdala, G. C., L. S. Caldas, M. Haridasan & G. Eiten. 1998. Above and belowground organic matter and root:shoot ratio in a cerrado in central Brazil. *Braz. J. Ecol.* 2: 11-23.

Arasaki, F. R. & G. M. Felippe. 1991. Crescimento inicial e conteúdo de açúcares solúveis em *Kielmeyera coriacea* Mart. *Hoehnea* 18: 171-177.

Azevedo, I. N. C., I. R. P. Farias & A. C. Franco. 2001. Efeito dos fatores ambientais no desenvolvimento de *Copaifera langsdorffii* (Desf.) e *Pseudobombax tomentosum* (Mart. & Zucc.) Robyns em duas fitofisionomias do cerrado. pp. 168-169. *Resumos* 52º Congresso Nacional de Botânica, João Pessoa, Brasil.

Braz, V. S., M. F. Kanegae & A. C. Franco. 2000. Estabelecimento e desenvolvimento de *Dalbergia miscolobium* Benth. em duas fitofisionomias típicas dos cerrados do Brasil Central. *Acta Bot. Bras.* 14: 27-35.

Bucci, S. J. 2001. *Arquitectura hidráulica y relaciones hídricas de árboles de sabanas neotropicales:* efectos de la disponibilidad de agua y nutrientes. Tese de Doutorado, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.

_____, G. Goldstein, F. C. Meinzer, A. C. Franco, P. Campanello & F. G. Scholz. 2005. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. *Trees* , 19: 296-304.

Castro, E. A. & J. B. Kauffman. 1998. Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. J. *Trop. Ecol.* 14: 263-283.

Coutinho, L. M. 1982. Ecological effect of fire in Brazilian cerrado. *In* B. J. Huntley & B. H. Walker (Eds.). *Ecology of tropical savannas.* p 273-291. Springer-Verlag, Berlin, Alemanha.

Dawson, T. E. 1993. Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95: 565-574.

Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. Bot Rev. 38: 201-341.

Felfili, J.M., & M. C. Silva Jr. 1993. A comparative study of cerrado (*sensu stricto*) vegetation in Central Brazil. *J. Trop. Ecol.* 9: 277-289.

Ferri, M. G. 1944. Transpiração de plantas permanentes dos "cerrados". B. Fac. Fil. Ci. Letr. Univ. São Paulo, *Botânica* 15: 102-150.

_____,& L. M. Coutinho. 1958. Contribuição ao conhecimento da ecologia do cerrado. Estudo comparativo da economia d'água de sua vegetação em Emas, Campo Grande e Goiânia. B. Fac. Fil. Ci. Letr. Univ. São Paulo, *Botânica* 15: 102-150.

Franco, A. C. 1983. *Fotossíntese e resistência foliar em Didymopanax macrocarpum.* Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.

_____ .1998. Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, an evergreen savana species. *Plant Ecol.* 136: 69-76.

_____.2002. Ecophysiology of woody plants. *In* P. S. Oliveira & R. J. Marquis (Eds.). *The cerrados of Brazil:* Ecology and natural history of a neotropical savanna. p. 178-197. Columbia University Press, Irvington, USA.

_____, M. Bustamante, L. S. Caldas, G. Goldstein, F. C. Meinzer, A. R. Kozovits, P. W. Rundel, V. T. R. Coradin. 2005. Leaf functional traits of neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees*, 19: 326-335.

_____& U. Lüttge. 2002. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical, efficiency, photorespiration, CO_2 assimilation and water use efficiency. *Oecologia* 131: 356-365.

_____, M. P. Souza & G. B. Nardoto. 1996a. Estabelecimento e crescimento de Dalbergia miscolobium Benth. em áreas de campo sujo e cerrado no DF. In H. S. Miranda, C. H. Saito & B. F. S. Dias (Orgs). *Impactos de Queimadas em Áreas de Cerrado e Restinga.* pp 84-92. UnB/ECL, Brasília, Brasil.

_____, G. B. Nardoto & M. P. Souza. 1996b. Patterns of soil water potential and seedling survival in the cerrados of Central Brazil. *In* R. C. Pereira & L. C. B. Nasser (Eds). *Anais do 8o Simpósio sobre Cerrado* : Biodiversidade e Produção Sustentável de Alimentos e Fibras nos Cerrados e Proceedings do 1st International Symposium on Tropical Savannas: Biodiversity and Sustainable Production of Food and Fibers in the Tropical Savannas. pp 277-280. EMBRAPA-CPAC, Planaltina, Brasil.

Goldstein, G. & G. Sarmiento. 1986. Water relations of trees and grasses and their consequences for the structure of savanna vegetation. In B. Walker (Ed.). *Determinants of Tropical Savannas.* p. 13-38. IUBS Monograph Series No. 3, IRL Press, Oxford.

_____, J. L. Andrade, F. C. Meinzer, N. M. Holbrook, J. Cavalier, P. Jackson & A. Celis. 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant Cell Environ.* 21: 397-406.

Goodland , R. & M. G. Ferri. 1979. *Ecologia do Cerrado.* Editora da Universidade de São Paulo. São Paulo.

_____& R. Pollard. 1973. The Brazilian cerrado vegetation: A fertility gradient. *J. Ecol.* 61: 219-224.

Handro, W. 1969. Contribuição ao estudo da unidade de dispersão e da plântula de Andira humilis Mart. ex Benth. (Leguminosae – Lotoideae). B. Fac. Fil. Ci. Letr. Univ. São Paulo, *Botânica* 27: 1-189.

Haridasan, M. 1982. Aluminium accumulation by some cerrado native species of central Brazil. *Plant and Soil* 65: 265-273.

_____.2001. Nutrient cycling as a function of landscape and biotic characteristics in the cerrados of Central Brazil. *In* M. E. McClain, R. L. Victoria & J. E. Richey

(Eds). *The Biogeochemistry of the Amazon Basin*. pp 68-83. Oxford University Press. New York, USA.

Henriques, R. P. B. 1993. *Organização e estrutura das comunidades vegetais de cerrado em um gradiente topográfico no Brasil Central*. Tese de Doutorado, Universidade de Campinas, Campinas, Brasil.

Hoffmann, W.A. 1996. The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *J. Ecol.* 84: 383-393.

_____& A. C. Franco. 2003. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically-independent contrasts. *J. Ecol.* 91: 475-484.

____B. Orthen & A. C. Franco. 2004. Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. *Oecologia* 140: 252-260.

Jackson, P. C., F. C. Meinzer, M. Bustamante, G. Goldstein, A. Franco, P. W. Rundel, L. Caldas, E. Igler & F. Causin. 1999. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiol.* 19: 717-724.

Johnson, C. E., Franco, A. C. & Caldas, L. S. 1983. Fotossíntese e resistência foliar em espécies nativas do cerrado: metodologia e resultados preliminares. *Rev. Bras. Bot.* 6: 91-97.

Kanegae, M. F., V. S. Braz & A. C. Franco. 2000. Efeitos da seca sazonal e disponibilidade de luz na sobrevivência e crescimento de *Bowdichia virgilioides* em duas fitofisionomias típicas dos cerrados do Brasil Central. *Rev. Bras. Bot.* 23: 457-466.

Labouriau, L. G., I. F. M. Válio, M. L. Salgado-Labouriau & W. Handro. 1963. Nota sobre a germinação de sementes de plantas dos Cerrados em condições naturais. *Rev. Bras. Biol.* 23: 227-237.

Maia, J. M. F. 1999. *Variações sazonais das relações fotossintéticas, hídricas e crescimento de Caryocar brasiliense e Rapanea guianensis em um cerrado sensu stricto.* Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.

Maitelli, G. T. & A. C. Miranda. 1991. Evapotranspiração e fluxos de energia no cerrado – estação chuvosa. *An. Acad. Bras. Ci.* 63: 265-272.

Marques, A. R., Q. S. Garcia, J. L. P. Rezende & G. W. Fernandes. 2000. Variations in leaf characteristics of two species of Miconia in the Brazilian cerrado under different light intensities. *Tropical Ecology* 41: 47-60.

Marquis, R. J., I. R. Diniz & H. C. Moraes. 2001. Patterns and correlates of interspecific variation in foliar insect herbivory and pathogen attack in Brazilian cerrado. *J. Trop. Ecol.* 17: 127-148.

Mattos, E. A., P. C. Lobo & C. A. Joly. 2002. Overnight rainfall inducing rapid changes in photosynthetic behaviour in a cerrado woody species during a dry spell amidst the rainy season. *Aust. J. Bot.* 50: 241-246.

Medina, E. & J. F. Silva. 1990. Savannas of northern South America: a steady state regulated by water-fire interaction on a background of low nutrient availability. *Journal of Biogeogr.* 17: 403-413.

Meinzer, F. C., G. Goldstein, A. C. Franco, M. Bustamante, E. Igler, P. Jackson, L. Caldas & P. W. Rundel. 1999. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Funct. Ecol.* 13: 273-282.

Miranda, A. C. , H. S. Miranda, J. Lloyd, J. Grace , R. J. Francey, J. A. Mcintyre, P. Meir, P. Riggan, R. Lockwood & J. Brass. 1997. Fluxes of carbon, water and energy over Brazilian cerrado: an analysis using eddy covariance and stable isotopes. *Plant Cell Environ* 20:315-328.

Moraes, J. A. P. V. & C. H. B. A. Prado. 1998. Photosynthesis and water relations in cerrado vegetation. *In* F. R. Scarano & A. C. Franco (Eds.). Ecophysiological Strategies of Xerophytic and

Amphibious Plantas in the Neotropics. *Series Oecologia Brasiliensis* , vol. 4. p. 45-63. Programa de Pós-graduação em Ecologia-Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.

Moreira, A. G. & C. A. Klink. 2000. Biomass allocation and growth of tree seedlings from two contrasting Brazilian savannas. *Ecotropics* 13: 43-51.

Moreira, M. Z., F. G. Scholz, S. J. Bucci, L. S. Sternberg, G. Goldstein, F. C. Meinzer & A. C. Franco. 2003. Hydraulic lift in a neotropical savanna. *Funct. Ecol.* 17: 573-581.

Nardoto, G. B., M. P. Souza & A. C. Franco. 1998. Estabelecimento e padrões sazonais de produtividade de *Kielmeyera coriacea* (Spr) Mart. nos cerrados do Planalto Central: efeitos do estresse hídrico e sombreamento. *Rev. Bras. Bot.* 21: 313-319.

Naves, C. C. 2000. *Relações hídricas e fotossíntese de duas espécies frutíferas do cerrado.* Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.

Naves-Barbiero, C. C., A. C. Franco, S. J. Bucci & G. Goldstein. 2000. Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre-verdes no campo sujo e cerradão. *Rev. Bras. Fisiol. Veg.* 12: 119-134.

Oliveira, P. E. & J. C. S. Silva. 1993. Reproductive biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) in the cerrados of Central Brazil. *J. Trop. Ecol.* 9: 67-79.

Oliveira-Filho, A. T., G. J. Shepherd, F. R. Martins, & W. H. Stubblenby. 1989. Environmental factors affecting physiognomic and floristic variation in an area of cerrado in Central Brazil. *J. Trop. Ecol.* 5: 413-431.

Paula, N. F. de . 2002. *Capacidade fotossintética, deciduidade e teor de nitrogênio e fósforo em espécies lenhosas do cerrado.* Tese de Doutorado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, Brasil.

Paulilo, M. T. S. & G. M. Felippe. 1998. Growth of the shrub-tree flora of the Brazilian cerrados: a review. *Tropical Ecology* 39: 165-174.

Paviani, T. I. 1978. Anatomia vegetal e cerrado. *Ciênc. Cult.* 30: 1076-1086.

Perez, S. C. J. G. A. & J. A. P. V. Moraes. 1991a. Determinação do potencial hídrico, condutância estomática e potencial osmótico em espécies dos estratos arbóreo, arbustivo e herbáceo de um cerradão. *Rev. Bras. Fisiol. Veg.* 3: 27-37.

_____& J. A. P. V. Moraes. 1991b. Curso diário e sazonal do potencial de água e da condutância estomática em espécies de cerradão. *Rev. Bras. Biol.* 51: 805-811.

Prado, C. H. B. A., J. A. P. V. de Moraes & E. A. de Mattos. 1994. Gas exchange and leaf water status in poted plantas of *Copaifera langsdorffii*. 1. Responses to water stress. *Photosynthetica* 30: 207-213.

Prado, C. H. B. A. & J. A. P. V. Moraes. 1997. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica* 33:103-112.

_____, C. R. Ronquim & M. C. C. Peron 2005. Respostas da fotossíntese à radiação fotossinteticamente ativa e à concentração de CO_2 em duas espécies lenhosas jovens do cerrado cultivadas sob radiação solar plena e em sub-bosque. *In* A. Scariot, J. C. Sousa-Silva & J. M. Felfili (Eds). *Cerrado: ecologia, biodiversidade, e conservação.* p. 189-206.

Ratter, J. A., S. Bridgewater, R. Atkinson & J. F. Ribeiro. 1996. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation II: Comparison of the woody vegetation of 98 areas. *Edinb. J. Bot.* 53: 153-180.

Rawitscher, F. 1948. The water economy of the vegetation of the "campos cerrados" in southern Brazil. *J. Ecol.* 36: 237-268.

Richards, J. H. & M. M Caldwell. 1987. Hydraulic lift: substantial nocturnal

water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia* 73: 486-489.

Rizzini, C. T. 1976. *Tratado de Fitogeografia do Brasil.* , v. 1. HUCITEC/EDUSP, São Paulo, Brasil.

_____.1979. *Tratado de Fitogeografia do Brasil:* Aspectos Sociológicos e Florísticos, 2º Vol. HUCITEC/EDUSP, São Paulo, Brasil.

_____& E. P. Heringer. 1962. Studies on the underground organs of trees and shrubs from some Southern Brazilian savannas. *An. Acad. Brasil. Ci.* 34: 235-251.

Salgado, M. A. S., A. V. Rezende, J. M. Felfili, A. C. Franco & J. C. Sousa-Silva. 2001. Crescimento e repartição de biomassa em plântulas de *Copaifera langsdorffii* Desf. submetidas a diferentes níveis de sombreamento em viveiro. *Brasil Florestal.* 70: 13-21.

Sarmiento, G. 1984. *The Ecology of Neotropical Savannas.* Harvard University Press, Cambridge, USA.

_____, G. Goldstein & F. C. Meinzer. 1985. Adaptive strategies of woody species in neotropical savannas. *Biol. Rev.* 60: 315-355.

Sassaki, R. M., E. C. Machado, A. M. M. A. L0agôa & G. M. Felippe. 1997. Effect of water deficiency on photosynthesis of *Dalbergia miscolobium* Benth., a cerrado tree species. *Rev. Bras. Fisiol. Veg.* 9: 83-87.

_____& G. M. Felippe. 1998. Response of *Dalbergia miscolobium* Benth. seedlings, a cerrado tree species, to mineral supply. *Rev. Bras. Bot.* 21: 55-72.

Scholz, F. G., S. J. Bucci, G. Goldstein, F. C. Meinzer & A. C. Franco. 2002. Hydraulic redistribution of soil water by savanna trees. *Tree Physiol.* 22: 603-612.

Walker, B. H. & I. Noy-Meir. 1982. Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystems. *In* B. J. Huntley & B. H. Walker (Eds.). Ecology of Neotropical Savannas. pp. 556-590. *Ecological Studies* vol. 42, Springer, Berlin, Alemanha.

Walter, H. 1973. *Die Vegetation der Erde in ökophysiologischer Betrachtung, vol 1. Die tropischen un subtropischwen Zonen.* G. Fisher, Jena, Alemanha.

Capítulo 11

FOTO: CARLOS H. B. A. PRADO

Balanço de carbono em duas espécies lenhosas de Cerrado cultivadas sob irradiação solar plena e sombreadas

Carlos Henrique B. de Assis Prado
Carlos Cesar Ronquim
Mariana Cristina Caloni Peron
Departamento de Botânica
Universidade Federal de São Carlos
São Carlos, SP

INTRODUÇÃO

O período inicial de desenvolvimento é crítico para a sobrevivência e estabelecimento de plantas jovens autônomas (plantas jovens originárias de sementes e sem a conexão com a planta mãe). Por mais preparado que possa estar o embrião, acompanhado de boa reserva de carboidratos, protegido por um tegumento e munido de informações já selecionadas por gerações passadas, há ainda muito que superar até a idade adulta. A intensidade de herbivoria, a possibilidade de infecção e a disponibilidade de recursos (água, calor, nutrientes, luz e CO_2) variam em função do local em que a semente foi depositada após a dispersão. Alguns metros podem representar grandes diferenças no ambiente natural. Mesmo se o programa de produção e dispersão for cumprido com sucesso pela planta mãe, eventos estocásticos como veranicos durante a época chuvosa podem representar um sério risco para o estabelecimento das plantas jovens que acabaram de germinar no Cerrado (Kanegae *et al.*, 2000).

A disponibilidade de recurso que varia de forma mais evidente entre as diferentes fisionomias do Cerrado é aquela relacionada à irradiação solar. Se a germinação ocorrer no campo sujo o estrato herbáceo interceptará (especialmente as gramíneas) a maior parte da irradiação solar antes das espécies jovens menores que 50 cm (Nardoto *et al.*, 1998). Na fisionomia florestal do Cerrado, o cerradão, o maior número de árvores por área provoca uma atenuação da irradiação (aos 50 cm acima do solo), a qual está ainda mais intensa e permanente durante o curso do dia (Kanegae *et al.*, 2000). Esta menor disponibilidade de irradiação no campo sujo ou no cerradão irá condicionar menores taxas de fotossíntese líquida (Prado & Moraes, 1997; Kanegae *et al.*, 2000) e menor acúmulo de biomassa total (Ronquim *et al.*, 2003).

Portanto, as espécies lenhosas jovens de Cerrado devem ser capazes de responder à disponibilidade de irradiação durante o crescimento, alterando o metabolismo do carbono na folha em função do sombreamento da copa das árvores do cerradão ou abaixo do estrato herbáceo do campo sujo. Estas mudanças no metabolismo foliar devem ocorrer no sentido de tornar o balanço de carbono mais positivo, alterando, por exemplo, a capacidade fotossintética, a taxa de respiração no escuro e o ponto de compensação à luz (Ronquim *et al.*, 2003). As folhas expostas diretamente ao sol na maior parte do dia (folhas de sol) apresentam maiores valores de capacidade fotossintética, respiração no escuro, ponto de compensação à luz, massa específica foliar (massa de folha/ área de folha) e maior eficiência de carboxilação (Larcher, 2000). Para estas folhas é possível manter um balanço de carbono favorável com estas características funcionais e, quando expostas a uma maior concentração de dióxido de carbono na atmosfera, podem responder mais intensamente que as folhas de sombra em relação ao aumento da capacidade fotossintética (Herrick & Thomas, 1999).

A capacidade fotossintética de espécies lenhosas de cerrado não é pequena (expressa em massa ou em área de folha) se comparada com outras vegetações tropicais ou temperadas (Prado & Moraes, 1997; Paula, 2002). A exposição das plantas do Cerrado às maiores concentrações de CO_2 pode elevar ainda mais a capacidade fotossintética das espécies lenhosas alterando o balanço de carbono. Hoffmann *et al.*, (2000) obtiveram resultados maiores de acúmulo de biomassa em plantas jovens de *Kielmeyera coriacea* crescendo sob atmosfera enriquecida com CO_2 (700 ppm) após 10, 20 e 25 semanas em relação aos exemplares que cresceram sob concentração de 350ppm. No entanto, as respostas da fotossíntese em plantas de cerrado sob altas concentrações de CO_2 ainda não são conhecidas. Estas respostas necessitam de mais atenção devido ao contínuo incremento anual de CO_2 na atmosfera provocado pela queima de biomassa e de combustíveis fósseis. Este incremento na concentração de CO_2 pós-revolução industrial não é desprezível para o metabolismo do carbono, podendo alterar as taxas fotossintéticas, a concentração total de carboidratos foliares não-estruturais, a partição e o acúmulo de biomassa (Körner, 2000) ou mesmo as taxas de fotorrespiração (Sharkey, 1988).

Neste trabalho foram estudadas as respostas da fotossíntese líquida às variações no fluxo de fótons fotossinteticamente ativos e à concentração de CO_2 em duas espécies lenhosas do Cerrado, cultivadas sob irradiação solar plena ou sombreadas por estrato arbóreo equivalente ao cerradão. Procurou-se simular extremos de disponibilidade de irradiação em condições naturais de Cerrado: acima do estrato herbáceo no campo sujo (plena irradiação) e abaixo das copas das árvores do cerradão (sombreadas). O objetivo principal foi o de avaliar o impacto da disponibilidade de irradiação no balanço de carbono durante a fase jovem das espécies lenhosas estudadas. As respostas da fotossíntese também foram relacionadas à alocação de biomassa buscando revelar aclimatações de longo prazo que assegurassem a sobrevivência de indivíduos jovens crescendo sob condições contrastantes de irradiação no Cerrado.

MATERIAIS E MÉTODOS

Espécies estudadas, solo utilizado, rega e clima do local de crescimento

Foram estudados indivíduos jovens das espécies lenhosas *Cybistax antisyphilitica*, (Mart.) Mart. (Bignoniaceae) e *Tabebuia chrysotricha* (Mart. ex DC) Mart. (Bignoniaceae). A família Bignoniaceae está entre as 10 mais importantes na composição da vegetação alta do Cerrado (Rizzini, 1997). No Cerrado *T. chrysotricha* é também uma das espécies arbóreas mais comuns em mata galeria (Leite, 2001) enquanto *C. antisyphilitica* apresenta-se distribuída na mata, cerradão e cerrado (Mendonça *et al.*, 1998). Exemplares das duas espécies distribuem-se ainda por vários outros ecossistemas brasileiros, tais como restinga (Rizzini, 1997) e em remanescentes de Mata Atlântica (Lombardi, 2000). Os indivíduos das duas espécies foram adquiridos em viveiro (viveiro Camará Mudas Florestais, Ibaté, SP) com 30 dias após a semeadura (DAS) e transferidos diretamente para recipientes plásticos próprios para mudas com capacidade de armazenamento de 10L de solo. O solo utilizado (latossolo distrófico, Lorandi 1985) foi coletado na reserva de Cerrado (21°58'-22°00' S e 47°51'-47°52' W) da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar) em uma área de 30 m^2 e na profundidade de 20 cm. Antes de ensacado este solo foi peneirado com malha de 2mm^2 e seco ao ar livre. Na Tabela 1 são mostradas as principais características químicas do solo utilizado.

Durante todo o experimento o solo foi irrigado duas vezes por semana no tratamento a pleno sol e uma vez a cada 20 dias nas condições sob sombra, até atingir a capacidade de campo. A rega foi necessária tanto na época seca como durante os veranicos na época chuvosa para a manutenção da hidratação do solo. O clima da região é sazonal com inverno seco (geralmente entre junho e setembro) seguido por verão úmido e, de acordo com a classificação de Koeppen, situa-se entre Aw e Cwa, apresentando médias de temperatura de 18,1°C durante o mês mais frio e 23,1°C no mês mais quente; com precipitação média mensal de 24 mm durante o mês mais seco e 286 mm durante o mês mais úmido (Tolentino, 1967).

Tabela 1. Características químicas do solo utilizado para o crescimento das espécies jovens *Cybistax antisyphilitica* e *Tabebuia chrysotricha*. pH=valor determinado em solução centimolar de $CaCl_2$; P=fósforo extraído por resina trocadora de íons; MO=matéria orgânica total; H+Al=acidez potencial; CTC=capacidade de troca catiônica.

pH	P	MO	K^+	Ca^{2+}	Mg^{2+}	H + Al	CTC*
	mg dm^{-3}	g dm^{-3}			$mmol_c$ dm^{-3} **		
3,9	4	26	1,3	3	1	58	63,3

* CTC = $K^+ + Ca^{2+} + Mg^{2+} + H^+ + Al^{3+}$

** $mmol_c dm^{-3}$ = milimol de cargas por dm^3; 10 $mmol_c$ dm^{-3} = 1 meq 100 mL^{-1}

Disponibilidade de irradiação, idade e número de plantas jovens em cada tratamento

Para simular a disponibilidade total de irradiação acima do estrato herbáceo na fisionomia aberta do Cerrado (campo sujo), plantas jovens das duas espécies estudadas cresceram em área sem sombreamento no Jardim Experimental do Departamento de Botânica da UFSCar. Situação similar de atenuação da irradiação a 50cm do solo na fitofisionomia de cerradão como a descrita por Kaneagae *et al.*, (2000) foi obtida cultivando as plantas jovens das duas espécies sob a copa das árvores de um fragmento florestal localizado ao lado do Jardim Experimental. O Fluxo de Fótons Fotossinteticamente Ativos (FFFA; λ = 400 a 700 nm) a pleno sol e na área sombreada durante o curso do dia foi determinado em quatro períodos: em julho de 2001 e de 2002 (período seco) quando ocorreu abscisão parcial das folhas das copas das árvores da área sombreada e em novembro de 2001 e de 2002 (período chuvoso) quando a área foliar do dossel já estava totalmente recomposta (Figura 1). As medições do FFFA foram feitas através do sensor de FFFA de uma câmara foliar PLCN-4 (ADC, Hoddesdon, UK). Os dados de assimilação de CO_2, biomassa e biometria foram coletados nos mesmos indivíduos jovens nas respectivas idades aos 240 e 360 DAS nas duas espécies estudadas. Em cada condição de luminosidade cresceram 40 plantas jovens de cada espécie, sendo utilizados 10 indivíduos escolhidos ao acaso de cada espécie estudada ao longo de cada período de análise (Poorter & Garnier, 1996).

Determinação da massa seca e de parâmetros biométricos

As plântulas foram desenvasadas com o auxílio de um jato de água trabalhando em baixa intensidade, lavadas e separadas em diferentes compartimentos (folhas, caule e raiz). A seguir, foram colocadas em estufa a 80 °C por 48 horas e pesadas em balança analítica digital METTLER modelo AE260, com precisão de 10^{-3} g, para a determinação da biomassa total e biomassa dos diferentes compartimentos da planta.

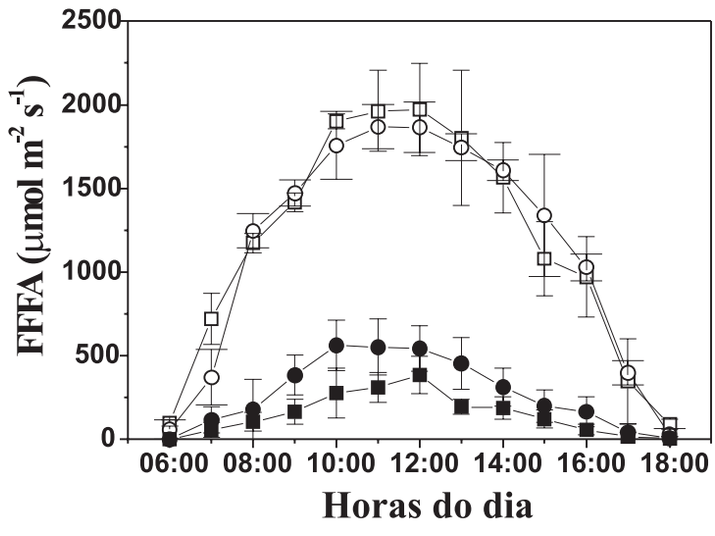


Figura 1
Curso diário do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA) nos locais onde as plantas jovens de *Cybistax antisyphilitica* e *Tabebuia chrysotricha* foram cultivadas. Média ± desvio padrão dos valores de FFFA em 2001 e 2002 a pleno sol (símbolos abertos, □ e ○) e em área sombreada (símbolos cheios, ■ e ●) na época seca (julho, ○ e ●) e na época chuvosa (novembro, □ e ■).

Foram determinados os seguintes parâmetros biométricos: número de folíolos por indivíduo, área foliar, altura, diâmetro do caule, razão de área foliar (RAF, superfície foliar total/matéria seca total) e massa específica foliar (MEF, massa folha/área de folha). A imagem da área foliar foi captada primeiramente em um digitalizador antes das folhas serem secas, e posteriormente calculada pelo programa *pro-image* da firma norte-americana Media Cybernetics, versão 4.0 para Windows. A altura total (cm) foi determinada com régua milimétrica desde o colo da planta até a inserção da última folha. O diâmetro do caule da planta (mm) foi determinado com um paquímetro graduado em décimos de milímetros, a 2cm de altura do solo.

Obtenção da massa específica foliar e da capacidade fotossintética expressa em massa

Os folíolos selecionados para se obter a massa específica foliar (MEF, g m^{-2}) de cada espécie, em cada idade nos dois tratamentos, apresentavam-se expandidos, sem traços de senescência ou herbivoria. De cada folíolo foram retirados discos foliares de 5,0mm de diâmetro (1 disco por folíolo) num total de 50 discos em 10 indivíduos de cada tratamento. Os discos foram secos em estufa a 80°C durante 48 horas e pesados na mesma balança digital utilizada para obtenção dos valores de biomassa seca. O valor médio da MEF foi obtido pela divisão da massa seca de cada disco pela área do disco foliar (Prado & Moraes 1997).

A divisão da taxa fotossintética líquida expressa em área pela MEF (equação I) resulta na taxa fotossintética expressa em massa (Prado & Moraes 1997).

$$\frac{\mu mol\, CO_2\, m^{-2}\, s^{-1}}{g\, m^{-2}} = \mu mol\, CO_2\, g^{-1}\, s^{-1} \qquad (I)$$

Os valores expressos em grama foram transformados em quilograma (μmol CO_2 kg^{-1} s^{-1}) a fim de facilitar a visualização e o trabalho com os resultados.

Respostas da fotossíntese líquida (A) ao fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA) e à concentração de CO_2

O aparelho utilizado para as medições da fotossíntese líquida foi um analisador portátil de gás por infravermelho (IRGA) da firma inglesa Analytical Development Company (ADC, Hoddesdon, UK) modelo LCA-4, acoplado a um canhão de luz (PLU-2, ADC, Hoddesdon, UK) e uma câmara foliar PLCN-4 (ADC). A variação da intensidade de luz no canhão PLU-2 foi obtida de duas formas. Em intensidades entre 1800–800 mmol m^{-2} s^{-1} variou-se a diferença de voltagem aplicada utilizando-se um controlador de voltagem entre a bateria e a fonte de luz. Nas intensidades entre 800–10 μmol m^{-2} s^{-1} utilizou-se também filtros de vidro neutro (Comar Instruments, Cambridge, UK) com variadas transmitâncias posicionados entre a fonte de luz e o folíolo da planta.

Os folíolos selecionados para obtenção da curva da resposta da fotossíntese líquida (A), em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA), normalmente eram os anteriores aos mais jovens, totalmente expandidos, sem sinais de herbivoria, infecção ou senescência e que apresentavam a maior taxa de fotossíntese líquida. A curva A-FFFA foi obtida a partir de um único folíolo selecionado através de medições prévias em dois folíolos pertencentes a três indivíduos distintos. O folíolo que apresentou a maior taxa de fotossíntese

líquida foi o escolhido. As curvas A-FFFA para as duas espécies aos 240 e 360 DAS e cultivadas sob distintas disponibilidades de irradiação foram obtidas em condições de laboratório entre os horários de sete e nove horas da manhã e com o folíolo ligado ao corpo da planta. A temperatura do folíolo foi mantida entre 25–27°C por meio do sistema Peltier (ADC, Hoddesdon, UK) de controle de temperatura, acoplado abaixo da câmara PLCN-4 na altura de inserção da folha. A equação utilizada para ajustar os pares de pontos na curva A-FFFA foi a mesma utilizada por Prado & Moraes (1997) em 20 espécies lenhosas do Cerrado:

$$A = A_{max} (1 - e^{-k.(FFFA - PCL)}) \qquad (II)$$

Onde:

A = fotossíntese líquida; A_{max} = fotossíntese líquida máxima; e = base do logaritmo natural; k = constante de proporcionalidade; FFFA = fluxo de fótons fotossintetica-mente ativos; PCL = ponto de compensação à luz.

Os valores do ponto de saturação à luz (PSL) e da respiração no escuro (Re) também foram determinados por intermédio da equação II. Para o cálculo do PSL projetou-se para a fotossíntese líquida (A) o valor de 90% de A_{max} e para o cálculo de Re atribuiu-se o valor zero para o FFFA (Prado & Moraes 1997).

Para obtenção da curva da resposta da fotossíntese líquida (A) em função da concentração momentânea de CO_2 utilizou-se de procedimentos idênticos aos citados para as curvas A-FFFA. As curvas A-CO_2 foram obtidas com o auxílio de um diluidor de gases modelo GD-602 (ADC), um rotâmetro (manufaturado pela OMEL, São Paulo, Brasil) e um registro para controle de pressão e fluxo de saída de gás do cilindro contendo CO_2 a 1600ppm. O cilindro contendo CO_2 foi conectado ao registro e ao rotâmetro, e, por último, ao diluidor de gases, antes de chegar à folha, perfazendo um circuito semi-aberto onde as concentrações de CO_2 foram controladas por meio do diluidor de 200 em 200 ppm.

Os valores máximos de fotossíntese líquida em função do CO_2 (A_{maxCO2}) e do ponto de compensação ao CO_2 (Γ) foram determinados por intermédio dos resultados obtidos nas curvas A-CO_2 utilizando a equação II, porém trocando a variável independente: de FFFA para concentração de CO_2. Os valores de eficiência de carboxilação aparente (ε, equação III) foram obtidos por meio da primeira derivada da equação II utilizando os dados de concentração interna de CO_2 (Ci, valores calculados pelo IRGA nas curvas A-CO_2) em curvas A-Ci.

$$\varepsilon = k\, A_{max.} (e^{k\,\Gamma}) \qquad (III)$$

Onde:

ε = eficiência de carboxilação aparente; k = constante de proporcionalidade; e = base do logaritmo natural; Γ = ponto de compensação ao CO_2.

O valor constante de FFFA utilizado para saturação de A nas curvas A-CO_2 foi determinado após as curvas A-FFFA. Os valores escolhidos foram de 1.800 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ para os indivíduos que cresceram sob irradiação plena e 1.100 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ para os indivíduos que cresceram sombreados. Estes valores estão, em média, cerca de 400 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ acima do valor de FFFA que satura a fotossíntese líquida dos indivíduos em cada tratamento. A taxa de FFFA acima do valor de saturação é necessária para se atingir valores máximos de A quando a folha trabalha sob altas concentrações de dióxido de carbono.

Cálculo do valor da fotorrespiração simultânea à taxa de A_{max}

Para o cálculo da fotorrespiração (Fr, mmol CO_2 m^{-2} s^{-1}) simultânea ao valor correspondente de A_{max} assumiu-se que a fotorrespiração possui metade do valor da taxa de oxigenação (ν_0, mmol O_2 m^{-2} s^{-1}) realizada pela RuBP carboxilase-oxigenase, sendo ν_0 calculada de acordo com Sharkey (1988):

$$\nu_0 = (A + Re)/[(1/\Phi)-0,5] \quad \text{(IV)}$$

Onde:

A = fotossíntese líquida; Re = respiração no escuro, calculada a partir das curvas A-FFFA, e $\Phi = \nu_0/\nu_c$ (taxa de oxigenação pela de carboxilação, ν_c), o valor de Φ é condicionado pela temperatura, pressão atmosférica e pela concentração do CO_2 no sítio de carboxilação, Sharkey (1988):

$$\Phi = 2P[42,7+1,68(T-25)+0,0012(T-25)^2]/C \quad \text{(V)}$$

Onde:

P = pressão atmosférica (bar), *T* = temperatura (°C), e C = concentração de CO_2 no sítio de carboxilação (mbar), cerca de 0,6 vezes a concentração de CO_2 da atmosfera nas condições de trabalho favoráveis à capacidade fotossintética (Sharkey, 1988).

ANÁLISE DOS DADOS

Os valores de massa seca total, altura, diâmetro, razão raiz/parte aérea, área foliar total, massa específica foliar (MEF), razão da área foliar (RAF) e número de folíolos em cada tratamento nos dois períodos de amostragem foram primeiramente testados para a verificação de uma distribuição normal, por meio do programa GraphPad InSTAT, versão 3.0 (GraphPad software, San Diego, USA). Após a confirmação da distribuição normal destes conjuntos de dados os valores médios nos distintos tratamentos foram comparados através de um teste *t* ao nível de 5% de probabilidade. Os valores e o erro padrão de A_{max}, PCL, e A_{maxCO2} foram determinados por intermédio dos ajustes não-lineares das curvas A-FFFA e A-CO_2, utilizando o programa Microcal Origin versão 3.0 (Microcal Software, Northampton, USA).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

As Figuras 2 e 3 mostram as curvas de fotossíntese líquida expressa em área (Figura 2) e em massa (Figura 3) em função do FFFA para as plantas jovens das duas espécies lenhosas estudadas aos 240 e 360 DAS. Na Tabela 2 são mostrados os valores de capacidade fotossintética expressa em área (A_{maxa}) e em massa (A_{maxm}), o ponto de compensação (PCL) e de saturação à luz (PSL), a respiração no escuro (Re) e a fotorrespiração (Fr) obtidos a partir das curvas A-FFFA. Os valores de A_{maxa}, Fr, PCL e Re são em média, respectivamente, 1,8, 1,9, 3,0, e 2,4 vezes maiores nos indivíduos cultivados sob pleno sol nas duas espécies lenhosas estudadas (Tabela 2). Os valores de A_{maxm} são praticamente iguais nas duas idades, nos indivíduos de *Cybistax antisyphilitica* e maiores (1,3 vezes, em média) para os indivíduos de *Tabebuia chrysotricha* cultivados sob sombra em relação aos indivíduos sob irradiação plena (Tabela 2). No entanto, os valores médios de A_{maxm} são similares considerando as duas espécies nos dois períodos de amostragem (Tabela 2).

Ficou evidente que ambas as espécies apresentam capacidade de aclimatação do metabolismo de carbono da folha quando cultivadas sob sombra. Diminuindo as taxas de Re estas duas espécies podem compensar, ao menos em parte, os menores valores de A_{maxa} que apresentaram desenvolvendo-se sob o dossel das árvores de um Cerradão. A manutenção de um balanço positivo de carbono sob intenso sombreamento é condicionada principalmente por reduzidas taxas de respiração (Medina, 1998). Com a diminuição dos valores do PCL os indivíduos cultivados sob sombra puderam também aproveitar a irradiação atenuada neste ambiente mesmo no início e no final do dia (Figura 1).

Para as duas espécies as taxas de fotorrespiração variaram de 26,4 a 28,8% do valor de A_{maxa} sob pleno sol, e de 24,7 a 26,3% de A_{maxa} na condição sombreada (Tabela 2). Marenco *et al.* (2001) obtiveram valores da fotorrespiração variando de 27,6 a 36,8% de A_{maxa} para

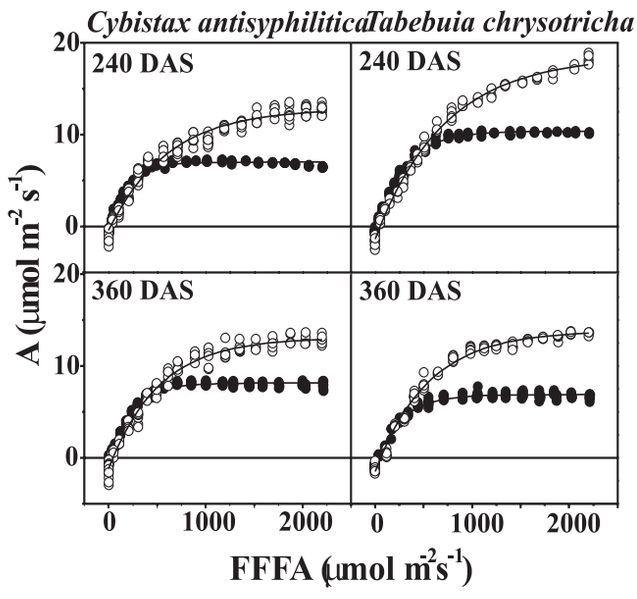


Figura 2
Fotossíntese líquida (A) expressa em área (µmol m^{-2} s^{-1}) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA) em folíolos totalmente expandidos de *Cybistax antisyphilitica* e *Tabebuia chrysotricha* aos 240 e 360 dias após a semeadura (DAS), cultivadas sob sol (símbolos abertos) e sombreadas (símbolos cheios).

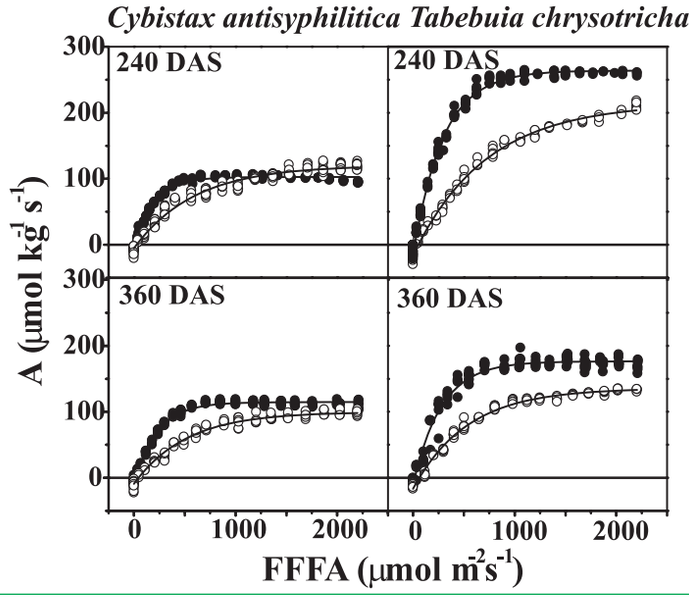


Figura 3
Fotossíntese líquida (A) expressa em massa (µmol kg^{-1} s^{-1}) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA) em folíolos totalmente expandidos de *Cybistax antisyphilitica* e *Tabebuia chrysotricha* aos 240 e 360 dias após a semeadura (DAS), cultivadas sob sol (símbolos abertos) e sombreadas (símbolos cheios).

duas espécies tropicais lenhosas *Swietenia macrophylla* e *Dipteryx odorata* crescendo sob condições de campo aberto e sob sombra. Além da acentuada diminuição da respiração no escuro, a pequena variação dos valores de fotorrespiração em relação aos valores de A_{maxa} (entre 24,7-28,8 %) demonstrou também a capacidade de adaptação do balanço de carbono das duas espécies estudadas nas diferentes condições de irradiação disponível. Os valores de fotorrespiração obtidos (de 1,8 a 2,7 µmol m^{-2} s^{-1}, sob sombreamento e de 3,4 a 5,3 µmol m^{-2} s^{-1}, sob irradiação plena, Tabela 2) são menores, em relação aos valores obtidos por Franco & Lüttge (2002), em quatro outras espécies lenhosas do cerrado crescendo em condições naturais na época chuvosa (de 3,06 a 11,37 µmol m^{-2} s^{-1} sob 1.000 µmol fótons m^{-2} s^{-1} e de 2,87 a 15,16 µmol m^{-2} s^{-1} sob 2000 µmol fótons m^{-2} s^{-1}).

A menor diferença entre os valores de fotossíntese líquida expressa em massa ocorreu devido a uma diminuição mais acentuada dos valores de massa específica foliar (MEF, figura 4) do que dos valores de A_{maxa} nos indivíduos sombreados. Este evento resultou em valores próximos ou mesmo maiores de A_{maxm} nos exemplares cultivados sob atenuação da irradiação (*e.g.* valores maiores de A_{maxm} nos indivíduos de *C. antisyphilitica* aos 360 dias e de *T. chrysotricha* aos 240 e 360 dias quando sombreados, Tabela 2).

Esta alteração demonstra a capacidade de aclimatação das duas

Tabela 2. Valores máximos ± erro padrão da fotossíntese expressa em área (A_{maxa}, µmol m^{-2} s^{-1}) e em massa (A_{maxm}, µmol kg^{-1} s^{-1}) e do ponto de compensação à luz (PCL, µmol m^{-2} s^{-1}). Também são mostrados os valores máximos de luz saturante da fotossíntese (LSF, µmol m^{-2} s^{-1}), respiração no escuro (Re, µmol m^{-2} s^{-1}), fotorrespiração (Fr, µmol m^{-2} s^{-1}), a proporção Fr/A_{maxm} (%) e a razão dos valores médios entre os tratamentos (Sol/Sombra) em duas espécies lenhosas do Cerrado com idades de 240 e 360 dias após a semeadura (DAS). Os valores foram obtidos por meio das curvas da fotossíntese líquida em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA).

	Cybistax antisyphilitica				*Tabebuia chrysotricha*				
	240 DAS		360 DAS		240 DAS		360 DAS		
	Sol	Sombra	Sol	Sombra	Sol	Sombra	Sol	Sombra	Razão da média Sol/ Sombra
A_{maxa} (µmol CO_2 m^{-2} s^{-1})	12,9 ±0,15	6,9 ±0,03	13,2 ±0,14	8,1 ±0,03	18,5 ±0,23	10,3 ±0,04	13,8 ±0,13	8,0 ±0,05	1,8
A_{maxm} (µmol CO_2 kg^{-1} s^{-1})	121 ±1,02	103 ±1,36	100 ±0,83	115 ±2,14	214 ±2,65	264 ±1,13	136 ±1,23	173 ±2,23	0,9
PCL (µmol quanta m^{-2} s^{-1})	21 ±5,67	13 ±0,81	45 ±4,58	14 ±1,19	50 ±4,19	15 ±1,22	55 ±3,31	15 ±2,03	3,0
LSF (µmol quanta m^{-2} s^{-1})	1171	473	1256	589	1693	691	1333	590	2,3
Re (µmol CO_2 m^{-2} s^{-1})	0,6	0,5	1,2	0,5	1,3	0,5	1,4	0,4	2,4
Fr (µmol CO_2 m^{-2} s^{-1})	3,4	1,8	3,8	2,0	5,3	2,7	3,9	2,1	1,9
Fr/A_{maxa} *100 (%)	26,4	26,1	28,8	24,7	28,6	26,2	28,3	26,3	1,1

espécies lenhosas estudadas, construindo folhas estruturalmente mais simples (menor valor de MEF) e exigindo menos carbono onde a captação deste elemento na forma de CO_2 não é possível de ser mantida nas taxas processadas pelas folhas expostas diretamente à irradiação solar. A irradiação a 50 cm do solo na área sombreada nunca alcançaria os valores necessários para a saturação da fotossíntese líquida das folhas de sol nas duas espécies lenhosas estudadas (valor médio de LSF igual a 1.300 µmol m^{-2} s^{-1}, Tabela 2). Mesmo na época seca (quando as copas das árvores perdem suas folhas) o valor máximo do FFFA sob sombra poderia atingir apenas cerca da metade dos valores necessários para a saturação da fotossíntese líquida (700 mmol m^{-2} s^{-1}) e, mesmo assim, somente em dias claros e entre os horários de dez e treze horas (Figura 1). Nesta condição de sombreamento intenso, as alterações fisiológicas (diminuição dos valores de PCL, LSF, Re, Tabela 2) e estruturais (diminuição dos valores de MEF, Figura 4) na folha são necessárias para aumentar a eficiência de utilização de carbono (carbono assimilado/carbono investido em estruturas de assimilação) onde a aquisição deste elemento é fortemente limitada.

Simultaneamente às alterações fisiológicas e estruturais na folha ocorreram também modificações na alocação de matéria seca nos compartimentos da planta aumentando a área de captação (área foliar) de energia luminosa em relação à massa seca total da planta nos indivíduos das duas espécies que cresceram sombreadas (incremento dos valores da RAF aos 240 e 360 DAS, Figura 4). Portanto, modificações em vários níveis de organização do corpo do vegetal aconteceram ao mesmo tempo nos dois tratamentos. Esta capacidade de aclimatação certamente atribui às duas espécies lenhosas a possibilidade de estabelecimento em ambientes com uma ampla faixa de intensidade de sombreamento. É importante destacar que nenhum dos indivíduos sombreados morreu mesmo aos 570 DAS, ou mesmo mostraram sinais de definhamento (morte prematura de folhas ou ausência de produção de novas folhas durante a época chuvosa) por um balanço negativo de carbono.

No entanto, a diminuição dos valores do PCL, LSF e Re nas folhas e o aumento dos valores de RAF nos indivíduos sombreados não foram suficientes para economizar carbono a ponto de superar a área foliar ou o número de folíolos dos indivíduos cultivados sob irradiação plena (Figura 4). Os indivíduos das duas espécies cultivados a pleno sol apresentaram maiores valores de biomassa total, altura (exceção aos 360 dias em *C. antysiphilitica*), diâmetro do caule e também maiores valores da razão da massa seca raiz/parte aérea (Figura 5).

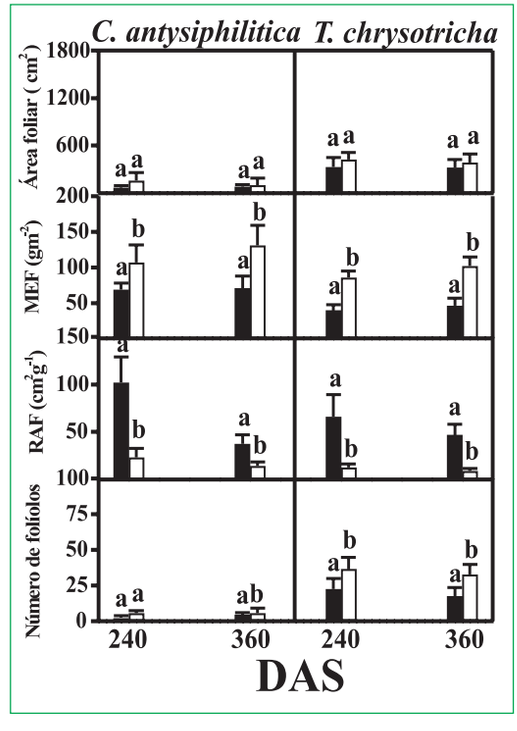


Figura 4
Valores médios (colunas) e desvio padrão (linhas acima das colunas) da área foliar total, massa específica foliar (MEF), razão da área foliar (RAF) e número de folíolos das espécies lenhosas *Cybistax antisyphilitica* e *Tabebuia chrysotricha* aos 240 e 360 dias após a semeadura (DAS), cultivadas sob sombra (colunas escuras) e sob pleno sol (colunas claras). Os valores médios seguidos pela mesma letra na mesma idade (DAS), entre as condições de irradiação (colunas claras e escuras) em cada parâmetro, não diferem entre si a 5% de probabilidade. n=10.

Assim, ficou evidente o efeito significativo e positivo da irradiação solar plena, dando condições de acrescentar mais matéria orgânica e, provavelmente, aumentando a capacidade de defesa (Chapin, 1990) e desenvolvimento da plântula, os dois processos mais importantes antes da fase adulta. Resultados semelhantes foram obtidos por Ronquim *et al.* (2003) os quais obtiveram maiores valores de biomassa seca na raiz, no caule e em toda a planta em indivíduos de duas espécies de Cerrado (*Copaifera langsdorffii* e *Eriotheca gracilipes*) com 360 DAS crescendo sob irradiação solar plena, e valores significativamente menores naqueles indivíduos que cresceram sob 80 e 30% de transmitância.

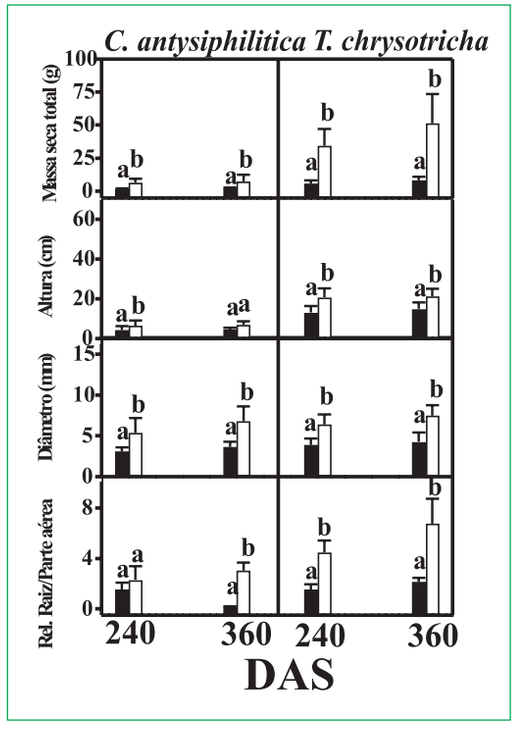


Figura 5 Valores médios (colunas) e desvio padrão (linhas acima das colunas) da massa seca total, altura, diâmetro do caule e razão da massa seca raiz/parte aérea das espécies lenhosas *Cybistax antisyphilitica* e *Tabebuia chrysotricha* aos 240 e 360 dias após a semeadura (DAS), cultivadas sob sombra (colunas escuras) e sob pleno sol (colunas claras). Os valores médios seguidos pela mesma letra na mesma idade (DAS), entre as condições de irradiação (colunas claras e escuras) em cada parâmetro não diferem entre si a 5% de probabilidade. n =10.

As curvas A-CO_2 evidenciaram que os indivíduos das duas espécies cultivados sob irradiação solar plena se mostraram mais capazes de seqüestrar CO_2 atmosférico por área de folha, apresentando valores de capacidade fotossintética expressa em área, em média, duas vezes maior que os indivíduos sombreados nas duas idades de medição (Figura 6). No entanto, quando os resultados de capacidade fotossintética sob condições saturantes de CO_2 são expressos em massa de folha a diferença entre tratamentos é nula ou menor (Figura 7, Tabela 3).

Esta aproximação de valores, quando a capacidade fotossintética é expressa em massa, ocorreu de forma

Tabela 3. Valores máximos ± erro padrão da fotossíntese líquida em função da concentração de CO_2 expressa em área ($A_{maxaCO2}$, µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}) e em massa ($A_{maxmCO2}$, µmol CO_2 kg^{-1} s^{-1}). Também são mostrados os valores da eficiência de carboxilação aparente (ε, mol CO_2 m^{-2} s^{-1}) e a razão da média entre os tratamentos (Sol/Sombra) em duas espécies lenhosas do Cerrado com idades de 240 e 360 dias após a semeadura (DAS). Os valores foram obtidos através das curvas da fotossíntese líquida em função da concentração externa (para $A_{maxaCO2}$ e $A_{maxmCO2}$) e interna (para ε) de CO_2.

	Cybistax antisyphilitica				*Tabebuia chrysotricha*				
	240 DAS		360 DAS		240 DAS		360 DAS		
	Sol	Sombra	Sol	Sombra	Sol	Sombra	Sol	Sombra	Razão da média Sol/ Sombra
$A_{maxaCO2}$ (µmol m^{-2} s^{-1})	25,1 ±0,39	12,7 ±0,36	22,4 ±0,45	11,9 ±0,32	42,9 ±0,73	16,2 ±0,40	31,4 ±0,51	18,2 ±0,50	2,1
$A_{maxmCO2}$ (µmol kg^{-1} s^{-1})	235 ±4,85	214 ±4,18	170 ±5,87	170 ±3,72	520 ±13,01	442 ±8,50	300 ±9,66	400 ±11,50	1,0
ε (mol m^{-2} s^{-1})	0,085	0,035	0,062	0,035	0,160	0,050	0,100	0,030	2,7

similar nas curvas A-FFFA (Figuras 2 e 3) e pelo mesmo motivo: os valores de MEF (Figura 4) diminuem mais que os valores de capacidade fotossintética sob sombra.

No entanto, deve ser notado que houve um aumento do valor de Amax expressa em área ou em massa quando as folhas foram expostas momentaneamente às altas concentrações de CO_2 (Figuras 6 e 7). Em qualquer situação (idade, massa, área, espécie ou tratamento) os valores de Amax apresentados na Tabela 2 são de 1,7 a 2,3 vezes menores que os correspondentes na Tabela 3.

O aumento da capacidade fotossintética sob elevada concentração de CO_2 ocorre porque a proporção CO_2/O_2 atual na atmosfera (1,69 x 10^{-3}) não é favorável à fotossíntese. O O_2 inibe a carboxilação e incrementa a fotorrespiração simultaneamente (Bowes, 1993). O aumento da capacidade fotossintética em espécies de Cerrado, expostas momentaneamente a altas concentrações de CO_2 (acima de 700 ppm), também foi obtido em plantas jovens de *Aloysia virgata* crescendo a

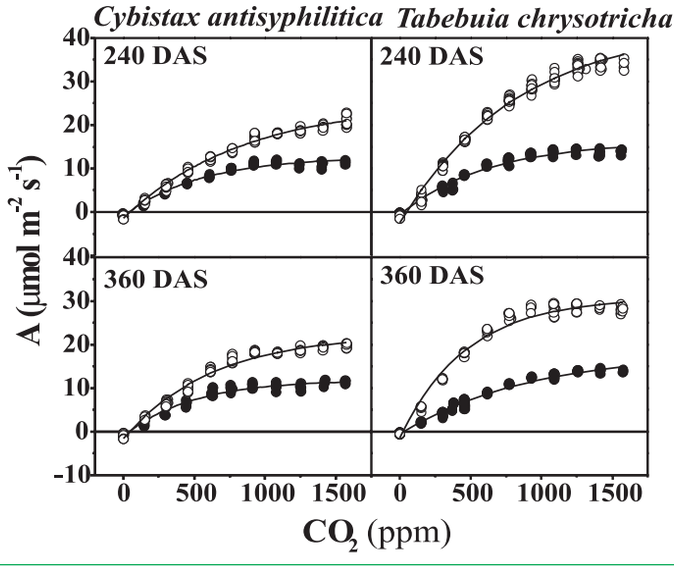


Figura 6
Fotossíntese líquida (A) expressa em área (µmol m^{-2} s^{-1}) em função da concentração de CO_2 atmosférico em folíolos totalmente expandidos de plantas jovens de *Cybistax antisyphilitica* e *Tabebuia chrysotricha* aos 240 e 360 dias após a semeadura (DAS), cultivadas sob pleno sol (símbolos abertos) e sob sombra (símbolos cheios).

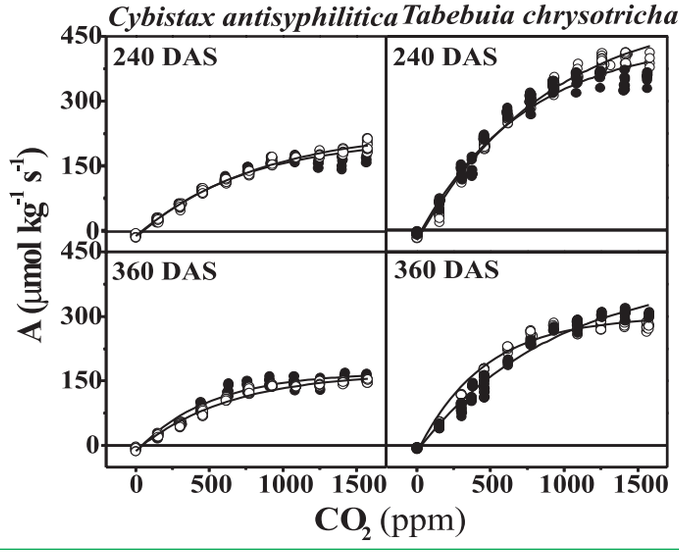


Figura 7
Fotossíntese líquida (A) expressa em massa (µmol kg^{-1} s^{-1}) em função da concentração de CO_2 atmosférico em folíolos totalmente expandidos de plantas jovens de *Cybistax antisyphilitica* e *Tabebuia chrysotricha* aos 240 e 360 dias após a semeadura (DAS), cultivadas sob sol (símbolos abertos) e sob sombra (símbolos cheios).

pleno sol (Amax = 45 µmol m^{-2} s^{-1}, duas vezes maior que em condições atmosféricas normais de CO_2); em folhas de sol de indivíduos adultos de *Miconia albicans* e *Bauhinia rufa* em condições naturais na época chuvosa (39 e 46 µmol m^{-2} s^{-1}, três vezes maior que sob concentrações normais de CO_2) e em indivíduos jovens de *Copaifera langsdorffii* (34 µmol m^{-2} s^{-1}, quatro vezes maior), dados de Prado *et al.* (não publicados).

Portanto, é provável que o aumento da concentração de CO_2 na atmosfera deve, de imediato, incrementar a capacidade fotossintética de espécies lenhosas jovens e adultas de Cerrado crescendo sob o sol ou sombreadas. No entanto, em médio e longo prazo este efeito pode diminuir ou mesmo ser anulado (Bowes, 1991). Uma maior aquisição potencial de carbono, devido à maior disponibilidade de CO_2, poderá ter conseqüências sobre a folha alterando as concentrações de carboidratos solúveis (Körner 2000), o tempo de vida (Cavender-Bares *et al.*, 2000), a concentração de nitrogênio (Bowes, 1993), e a capacidade fotossintética (Henrrick & Thomas, 1999). Poderá haver, também, conseqüências sobre a planta aumentando a produção de biomassa (Ceulemans *et al.*, 1999), a capacidade de rebrota (Hoffmann *et al.*, 2000) e a razão de área foliar (Cavender-Bares *et al.*, 2000). Ainda não existem trabalhos com espécies de Cerrado submetidas por períodos médios ou longos (1-4 meses ou anos, respectivamente) para que se possam estimar mudanças ou mesmo adaptações metabólicas e de alocação de biomassa às altas concentrações de CO_2.

A média entre os valores de eficiência de carboxilação aparente (ε) nos dois períodos de amostragem a pleno sol para *Cybistax antisyphilitica* e *Tabebuia chrysotricha* foram de 0,07 e 0,13 mol m^{-2} s^{-1}, respectivamente (Tabela 3). Tezara *et al.*, (1998) obtiveram valores semelhantes, 0,07 e 0,12 mol m^{-2} s^{-1}, respectivamente para *Jatropha gossypifolia* e *Ipomoea carnea*, ambos arbustos C_3 crescendo sob condições de campo a pleno sol e disponibilidade hídrica favorável. Os valores de ε foram maiores nos indivíduos cultivados sob irradiação solar plena (Tabela 3). Estes maiores valores de ε estão relacionados com a concentração e ativação da enzima RuBP carboxilase-oxigenese (a Rubisco) no estroma do cloroplasto (Bowes, 1993). Maior concentração e atividade da Rubisco aumentam potencialmente as taxas de carboxilação, seqüestrando mais rapidamente o CO_2 a cada incremento da disponibilidade deste gás antes da saturação da fotossíntese. Assim, é evidente o maior ângulo entre a fase linear inicial da curvas A-Ci e o eixo da variável independente nos indivíduos cultivados sob irradiação solar plena (Figura 8). Este resultado era esperado, pois folhas de sol apresentam maior capacidade de trabalho fotoquímico (maior atividade dos fotossistemas e maior velocidade de transporte eletrônico) e bioquímico (maior atividade da ATP-sintase por clorofila e maior atividade da Rusbisco) no processo fotossintético (Larcher 2000). Hoflacher & Bauer (1982) obtiveram o dobro da atividade da Rubisco em folhas de sol de *Hedera helix* (uma liana sempre verde) quando comparado com folhas de sombra.

A concentração da Rubisco pode aumentar de maneira significativa e positiva em função do conteúdo de nitrogênio nas folhas (em g de N m^{-2}, Osborne *et al.*, 1998). Com um sistema radicular mais desenvolvido e apresentando maiores valores de MEF

(Figura 5), os indivíduos que cresceram sob radiação solar plena podem ter maior capacidade de absorção de nutrientes e maior conteúdo de nitrogênio por área de folha. Uma determinação do conteúdo de nitrogênio foliar foi realizada aos 240 e 360 DAS nas duas espécies nos dois tratamentos. Foram obtidos maiores valores do conteúdo de nitrogênio por área de folha nos indivíduos que cresceram sob irradiância plena (2,8 e 2,2 g N m^{-2} em *C. antysiphilitica* e *T. chrysotricha*, respectivamente, n = 4) em relação aos que cresceram sombreados (2,0 e 1,6 g N m^{-2} em *C. antysiphilitica* e *T. chrysotricha*, respectivamente, n = 4).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Foi evidente a ação positiva e significativa da irradiação solar plena sobre os indivíduos cultivados em área aberta nas duas espécies lenhosas estudadas. Com maior disponibilidade de energia luminosa houve maiores valores de biomassa total e da razão raiz/parte aérea. Nesta situação, as plantas cultivadas sob irradiação plena certamente obtiveram maior reserva de carboidratos. Esta reserva poderá ser utilizada em uma situação desfavorável (por exemplo, durante a estação de seca no Cerrado) diminuindo os custos envolvidos na aquisição de carbono (Chapin *et al.* 1990). Os carboidratos estocados são reservas que podem ser mobilizadas para os dois processos vitais durante a fase jovem (o crescimento e a defesa) aumentando as chances de sobrevivência.

Os indivíduos das duas espécies, quando cultivados sob sombra, apresentaram capacidade de ajuste fisiológico (diminuição dos valores de Re, Fr, PCL, LSF) e estrutural (diminuição dos valores de MEF e aumento da RAF) capazes de mitigar os efeitos dos menores valores de capacidade fotossintética no balanço de carbono sob sombreamento intenso. Estas aclimatações de longo prazo explicam parcialmente a ocorrência de *C. antisyphilitica* em fitofisionomias de Cerrado (cerrado *stricto sensu* e cerradão) com diferentes regimes de irradiação e em mata (Mendonça *et al.*, 1998). Por outro lado, o estabelecimento de *T. chrysotricha* em mata-galeria (Leite, 2001), onde deve responder a diferentes disponibilidades de energia luminosa antes de alcançar o dossel, pode também ser em parte explicada pelos ajustes

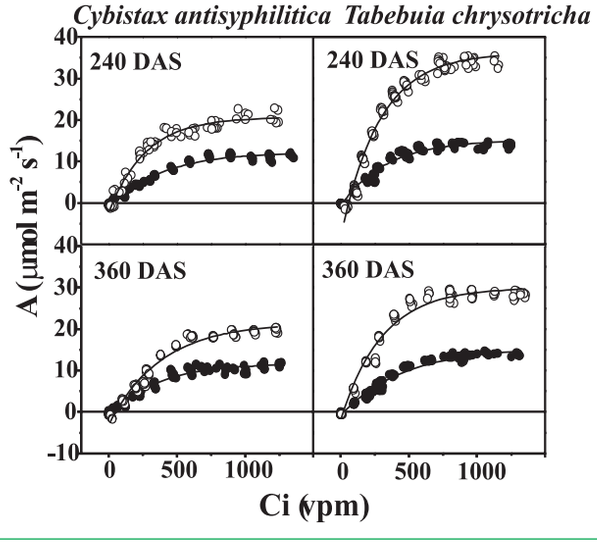


Figura 8
Fotossíntese líquida (A) expressa em área (µmol m^{-2} s^{-1}) em função da concentração interna de CO_2 (Ci) em folíolos totalmente expandidos de plantas jovens de *Cybistax antisyphilitica* e *Tabebuia chrysotricha* aos 240 e 360 dias após a semeadura (DAS), cultivadas sob pleno sol (símbolos abertos) e sob sombra (símbolos cheios).

fisiológicos e estruturais na folha evidenciados neste trabalho. As duas espécies ainda são encontradas em restinga e em remanescentes de Mata Atlântica (Rizzini, 1997).

Tanto os indivíduos cultivados sob as copas quanto sob irradiação solar plena responderam ao aumento da concentração momentânea de CO_2 com alterações significativas na assimilação (capacidade fotossintética) e na desassimilação (respiração e fotorrespiração). A alteração na estrutura da folha (MEF) compensou o maior aumento da capacidade fotossintética expressa em área, aproximando os resultados de capacidade fotossintética entre os tratamentos quando a fotossíntese foi expressa em massa. No entanto, a própria assimilação de carbono pode ser alterada após um tempo mais longo de exposição a altas concentrações de CO_2, retornando a valores de capacidade fotossintética anteriores. Este evento parece ser mediado pelo declínio da atividade da Rubisco (Bowes, 1991), mas só pode ser testado em experimentos com tempo de exposição das folhas a altas concentrações de CO_2 durante alguns meses (Cavender-Bares *et al.*, 2000) ou após alguns anos (Herrick & Thomas, 1999).

Portanto, ainda é necessária uma série de experimentações com plantas jovens e adultas de Cerrado, expostas por períodos mais longos a altas concentrações de CO_2. Neste tipo de experimento poderiam ser avaliadas as respostas pós-exposição, as quais podem ser muito diferentes das respostas imediatas. Um projeto de grande porte utilizando câmaras de topo aberto e o sistema FACE ("Free Air CO_2 Enrichment") seria imprescindível para testar várias respostas ao nível foliar e individual em espécies de Cerrado crescendo sob condições controladas ou sob condições naturais, mas expostas a altas concentrações de CO_2 (por exemplo, cerca de 700 ppm).

AGRADECIMENTOS

Este trabalho teve o apoio do CNPq (PRONEX e bolsa PIBIC), da FAPESP (bolsa Doutoramento), e do Fundo Nacional do Meio Ambiente (FNMA). Agradecemos a colaboração da MSc. Izabel P. Corrêa na ajuda durante a obtenção dos dados de biomassa e área foliar. Este trabalho é dedicado a Adam Homonnay (*in memoriam*).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Bowes, G. 1991. Growth at elevated CO_2: photosynthetic responses mediated through Rubisco. *Plant, Cell and Environment* 14: 795-806.

_____. 1993. Facing the inevitable: plants and increasing atmospheric CO_2. Annual Review Plant Physiology. *Plant Molecular Biology* 44: 309-332.

Cavender-Bares, J., M. Potts, E. Zacharias & F. A. Bazzaz. 2000. Consequences of CO_2 and light interaction for leaf phenology, growth, and senescence in *Quercus rubra*. *Global Change Biology* 6: 877-887.

Ceulemans, R., I. A. Janssens & M. E. Jach. 1999. Effects of CO_2 enrichment on trees and forests: lessons to be learned in view of future ecosystem studies. *Annals of Botany* 84: 577-590.

Chapin, F. S., E. D. Schulze & H. A. Mooney.

1990. The Ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 423-47.

Franco, A. C. & U. Lüttge. 2002. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO_2 assimilation and water use efficiency. *Oecologia* 131:356-365.

Herrick, J. D. & R. B. Thomas. 1999. Effects of CO_2 enrichment on the photosynthetic light response of sun and shade leaves of canopy sweetgum trees (*Liquidambar styraciflua*) in a forest ecosystem. *Tree Physiology* 19: 779-786.

Hoffmann, W. A., F. A. Bazzaz, N. J. Chatterton, P. A. Harrison & R. B. Jackson. 2000. Elevated CO_2 enhances resprouting of a tropical savanna tree. *Oecologia* 123: 312-317.

Hoflacher, H. & H. Bauer. 1982. Light acclimation in leaves of the juvenile and in adult life phase of ivy *Hedera helix*. *Physiology Plantarum* 56: 177-182.

Kanegae, M. F., V. da S. Braz & A. C. Franco. 2000. Efeitos da disponibilidade sazonal de água e luz na sobrevivência de *Bowdichia virgilioides* em duas fitofisionomias típicas dos cerrados do Brasil Central. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 459-468.

Körner, C. 2000. Biosphere responses to CO_2 enrichment. *Ecological Applications* 10: 1590-1618.

Larcher, W. 2000. *Ecofisiologia Vegetal.* Rima. São Carlos, São Paulo.

Leite, E. J. 2001. Spatial distribution patterns of riverine Forest taxa in Brasília, Brazil. *Forest Ecology and Management* 140: 257-264.

Lombardi, J. O. & M. Gonçalves. 2000. Composição florística de dois remanescentes de Mata Atlântica do sudeste de Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 255-282.

Lorandi, R. 1985. *Caracterização dos solos das áreas urbana e suburbana de São Carlos (SP) e suas aplicações.* Tese de doutorado, ESALQ, Piracicaba, São Paulo.

Marenco, R. A., J. F. de C. Gonçalves & G. Vieira. 2001. Leaf gas exchange and carbohydrates in tropical trees differing in successional status in two light environments in central Amazonia. *Tree Physiology* 21: 1311-1318

Medina, E. 1998. Seedling establishment and endurance in tropical forests: Ecophysiology of stress during early stages of growth. In: Scarano, F. R. and Franco, A. C. (eds) *Ecophysiological strategies of xerophitic and amphibious plants in the neotropics.* pp. 23-43. Oecologia Brasiliensis, Rio de Janeiro, RJ

Mendonça, R. C., J. M. Felfili, B. M. T. Walter, C. S. Júnior, A.V. Rezende, T. S. Filgueiras & P. E. Nogueira. 1998. Flora vascular do cerrado. In: Sano, S. M. & S. P. Almeida. *Cerrado: ambiente e flora.* pp 289-539. Embrapa-CPAC, Planaltina, DF.

Nardoto, G. B., M. P. Souza & A. C. Franco. 1998. Estabelecimento e padrões sazonais de produtividade de *Kielmeyera coriacea* (Spr) Mart. nos cerrados do Planalto Central: efeitos do estresse hídrico e sombreamento. *Revista Brasileira de Botânica* 21: 313-319.

Osborne, C. P., J. LaRoche, R. L. Garcia, B. A. Kimball, G. W. Wall, P. J. Pinter, R. L. La Morte, G. Hendrey & S. P. Long. 1998. Does leaf position within a canopy affect acclimation of photosynthesis to elevated CO_2? *Plant Physiology* 117: 1037-1045.

Paula, N. F. 2002. *Capacidade fotossintética, deciduidade e teor de nitrogênio e fósforo em espécies lenhosas de cerrado.* Tese de doutorado,UFSCar, São Carlos, São Paulo.

Poorter, H. & E. Garnier. 1996. Plant growth analysis: an evaluation of experimental design and computational methods. *Journal of Experimental Botany* 47: 1343-1351.

Prado, C. H. B. A. & J. A. P. V. Moraes. 1997. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica* 33: 103-112.

Rizzini, C. T. 1997. *Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos florísticos.* Âmbito Cultural edições Ltda. Rio de Janeiro. R. J.

Ronquim, C. C., C. H. B. A. Prado & N. F. Paula. 2003. Growth and photosynthetic capacity in two woody species of cerrado vegetation under different radiation availability. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 46 (2): 243 - 252.

Sharkey, T. D. 1988. Estimating the rate of photorespiration in leaves. *Physiologia Plantarum* 73: 147-152.

Tezara, W., M. D. Fernández, C. Donoso & A. Herrera. 1998. Seasonal changes in photosynthesis and stomatal conductance of five species from a semiarid ecosystem. *Photosynthetica* 35(3): 399-410.

Tolentino, M. 1967. *Estudo crítico sobre o clima da região de São Carlos.* Prefeitura Municipal de São Carlos, São Carlos, S. P.