

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais

**FENOLOGIA FOLIAR DE TRÊS ESPÉCIES DE
BYRSONIMA E SUAS VARIAÇÕES FISIOLÓGICAS EM
RESPOSTA À SAZONALIDADE HÍDRICA NO CERRADO**

BÁRBARA GODINHO PEREIRA

2018
Uberlândia, Minas Gerais

Bárbara Godinho Pereira

**FENOLOGIA FOLIAR DE TRÊS ESPÉCIES DE
BYRSONIMA E SUAS VARIAÇÕES FISIOLÓGICAS EM
RESPOSTA À SAZONALIDADE HÍDRICA NO CERRADO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Orientadora
Prof. Dra. Ana Silvia Franco Pinheiro Moreira

Co-orientadora
Dra. Alessandra Bartimachi Neves

UBERLÂNDIA
Fevereiro – 2018

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

P436f
2018
Pereira, Bárbara Godinho, 1991-
Fenologia foliar de três espécies de *Byrsonima* e suas variações fisiológicas em resposta à sazonalidade hídrica no cerrado / Bárbara Godinho Pereira. - 2018.
36 f. : il.

Orientadora: Ana Silvia Franco Pinheiro Moreira.
Coorientadora: Alessandra Bartimachi Neves.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Disponível em: <http://dx.doi.org/10.14393/ufu.di.2018.1305>
Inclui bibliografia.

1. Ecologia - Teses. 2. Ecofisiologia vegetal - Teses.
3. Carboidratos - Teses. 4. Fotossíntese - Teses. I. Moreira, Ana Silvia Franco Pinheiro. II. Neves, Alessandra Bartimachi. III. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. IV. Título.

CDU: 574

Bárbara Godinho Pereira

**FENOLOGIA FOLIAR DE TRÊS ESPÉCIES DE
BYRSONIMA E SUAS VARIAÇÕES FISIOLÓGICAS EM
RESPOSTA À SAZONALIDADE HÍDRICA NO CERRADO**

Dissertação apresentada à Universidade
Federal de Uberlândia, como parte das
exigências para obtenção do título de
Mestre em Ecologia e Conservação de
Recursos Naturais.

APROVADA em Fevereiro de 2018

Profa. Dra. Ana Silvia Franco Pinheiro Moreira
UFU
(Orientadora)

Prof. Dr. José Pires de Lemos Filho
UFMG

Dra. Ana Paula Faria
UFU

UBERLÂNDIA
Fevereiro – 2018

Dedico esta conquista a todos meus familiares que em algum período contribuíram para minha formação pessoal e profissional. Especialmente ao meu tio Antônio Godinho Louro e a minha mãe Just Nery Godinho que sempre me possibilitaram ir mais longe e alcançar meus objetivos profissionais e pessoais. Amo vocês!

Agradecimentos

Ao programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES, pela concessão da bolsa para a minha pesquisa.

À minha orientadora Profa. Ana Silvia F. P. Moreira, pela oportunidade oferecida, pela paciência, parceria, amizade e por todo conhecimento transmitido.

À minha co-orientadora Dra. Alessandra Bartimachi Neves, pelo apoio e parceria.

À amiga e pesquisadora Dra. Ana Paula Faria pela disposição e dedicação em me ajudar sempre que foi requisitada.

À todos os meus colegas de laboratório e àqueles que fazem parte do complexo LAFIVE - LADEVI pelas vezes que me ajudaram tanto em laboratório quanto em campo, ou que de alguma maneira contribuíram para a realização desse trabalho.

Ao pesquisador Dr. Alan Nilo da Costa pela identificação das espécies em campo. Ao pesquisador Dr. Gudryan Barônio pela ajuda com as análises estatísticas.

À todos meus aos amigos que me acompanharam nesta caminhada e que me deram forças para continuar, em especial à minha amiga Andressa Dantas Freire por todo apoio, incentivo e compreensão.

Índice

| | |
|--|----|
| 1. Introdução..... | 1 |
| 2. Materiais e Métodos | 3 |
| 2.1 <i>Área de estudo e espécies vegetais</i> | 3 |
| 2.2 <i>Análises fenológicas</i> | 4 |
| 2.3 <i>Massa foliar específica e conteúdo relativo de água</i> | 5 |
| 2.4 <i>Teores de carboidratos (amido, açúcares solúveis totais e polissacarídeos solúveis em água)</i> | 5 |
| 2.5 <i>Teores de pigmentos cloroplastídicos</i> | 6 |
| 2.6 <i>Avaliação do potencial fotossintético (fluorescência da clorofila a)</i> | 6 |
| 2.7 <i>Análise de dados</i> | 7 |
| 3. Resultados..... | 8 |
| 3.1 <i>Fenologia vegetativa</i> | 8 |
| 3.2 <i>Massa foliar específica e conteúdo relativo de água</i> | 8 |
| 3.4 <i>Teores de carboidratos</i> | 14 |
| 3.5 <i>Teores de pigmentos cloroplastídicos</i> | 16 |
| 3.6 <i>Fluorescência da clorofila a</i> | 19 |
| 4. Discussão | 20 |
| 4.1 <i>Fenologia foliar e seu efeito sobre os parâmetros analisados</i> | 20 |
| 4.2 <i>Efeito da sazonalidade hídrica</i> | 23 |
| 5. Conclusão | 26 |
| 6. Referências | 27 |

Resumo

As folhas apresentam alta plasticidade em resposta às variações ambientais. A baixa disponibilidade hídrica é um dos fatores ambientais que pode ocasionar respostas nos vegetais. No presente estudo variações fisiológicas entre três espécies simpátricas de *Byrsonima*; *B. intermedia*, *Byrsonima coccolobifolia* e *Byrsonima verbascifolia*, ocorrentes em área de Cerrado no sudeste do Brasil foram estudadas. Foram avaliados a massa foliar específica (MFE), o teor relativo de água da folha, a fenologia foliar, o conteúdo de carboidratos foliares e potencial osmótico (Ψ_s), pigmentos cloroplastídicos, e o rendimento quântico potencial. *Byrsonima intermedia* e *B. coccolobifolia* são semi-decíduas, enquanto *B. verbascifolia* foi classificada como sempre-verde. O desenvolvimento das fenofases parece estar ligado à oferta de água ao longo do ano. Não foram observadas diferenças entre os valores de MFE, tanto entre os meses quanto entre as espécies. Embora as três espécies tenham apresentado valores semelhantes quanto o teor de água, no mês de dezembro *Byrsonima intermedia* apresentou o menor valor. Os valores de rendimento quântico potencial foram mais baixos em junho reflexo da baixa pluviosidade. O teor de água foi diferente apenas entre os meses e *B. intermedia* apresentou menores valores no mês de dezembro. O elevado teor de água no mês de agosto (mês de seca) seria um indicador de ajuste osmótico, relacionando-se ao aumento dos teores de açúcares solúveis totais e ao potencial osmótico (Ψ_s). Os teores de clorofila total e carotenoides foram maiores no mês de junho, indicativo de um mecanismo de fotoproteção durante períodos de estresse e de dissipação do excesso de energia no sistema fotossintético. Não ocorreram grandes reduções nos valores de rendimento quântico potencial nos meses de estação seca, de forma que as três espécies parecem estar bem adaptadas às condições ambientais.

Palavras chave: ecofisiologia, carboidratos, fotossíntese, semi-decídua, sempre-verde.

Abstract

Abiotic stresses are limiting to plant development, and can generate physiological responses ranging from changes in cellular metabolism, photosynthetic yield, and accumulation of carbohydrates to changes in morphology and in phenological patterns. In this work, physiological variations between three sympatric species: *Byrsonima intermedia*, *Byrsonima coccolobifolia* and *Byrsonima verbascifolia* occurring at Cerrado area of the Brazil southeast were evaluated. The three species present morphologically distinct leaves and different foliar habits. Specific leaf mass (SLM), leaf relative water content (RWC), leaf phenology, leaf carbohydrate content, osmotic potential (Ψ_s) and chloroplastic pigments, and maximum quantum yields were evaluated. *Byrsonima intermedia* and *B. coccolobifolia* are semi-deciduous, while *B. verbascifolia* was the only one classified as evergreen. No differences were observed between SLM values, neither between months nor between species. The values of RWC and maximum quantum yield were lower in June reflecting rainfall. The water content was different between the months and *B. intermedia* presented lower values in December. The high RWC in August (dry season month) would be an indicator of osmotic adjustment, related to the increase of total soluble sugars contents and osmotic potential (Ψ_s). *Byrsonima intermedia* and *B. coccolobifolia* presented RWC values higher than *B. verbascifolia*. Total chlorophyll and carotenoids contents were higher in June, indicative of a photoprotection mechanism and dissipation of excess energy in the photosynthetic system during stressful periods. No large reductions in photosynthetic yield values were observed between dry season months, indicating that all the three species are well adapted to prevailing environmental conditions. The development of phenophases seems to be related to the water supply throughout the year.

Key words: ecophysiology, carbohydrates, photosynthesis, semi-deciduous, evergreen.

1. Introdução

A baixa disponibilidade hídrica é um dos fatores ambientais que mais altera a estrutura e o comportamento vegetal (Reddy 2004). Dentre as estratégias para sobreviver a períodos de seca e manter seus fotossistemas íntegros em resposta ao estresse hídrico, podemos citar o investimento em sistemas antioxidantes, mudança no potencial osmótico foliar, alterações nos períodos de crescimento e desenvolvimento das partes vegetativas, ajuste do metabolismo fotossintético e alterações morfológicas como aumento da esclerofilia foliar (Chaves, 2002; Reich et al., 2003; Reddy et al., 2004; Souza et al., 2015). A falta de água também pode induzir a formação de folhas com cutícula espessa, baixo investimento em mesofilo com relação à epiderme, e alta quantidade de lignina e esclerênquima que conferem maior densidade tecidual (Sarmiento e Monasterio, 1975; Sobrado e Medina, 1980; Turner, 1994; Lüttge, 1997; Read et al., 2000; Salleo e Nardini, 2000; Souza et al. 2015). Na verdade, diferenças morfológicas foliares configuram o reflexo de diferentes processos adaptativos para proteção contra o estresse luminoso e períodos de seca, assegurando o metabolismo fotossintético eficiente dos organismos (Ehleringer e Mooney, 1978; Reich et al., 2003; Hoffmann et al., 2005; Nicotra et al., 2011).

Nas savanas, os padrões temporais de crescimento vegetal estão ligados à sazonalidade climática (Williams et al., 1997), com baixa umidade, temperatura e redução do comprimento do dia na estação seca. A sazonalidade na disponibilidade de recursos estimula a queda foliar em diversas espécies (Talora et al., 2000; Borchert et al., 2005), e por isso ecossistemas sazonais são compostos por espécies arbóreas com estratégias fenológicas distintas (Lenza e Klink, 2006; Goldstein et al., 2008; Oliveira, 2008; Eamus e Prior, 2011). No entanto, em espécies filogeneticamente relacionadas, a

deciduidade quando combinada a outras características funcionais e estruturais pode representar vantagem adaptativa (Rossato 2013).

Em geral, espécies decíduas apresentam folhas com menor tempo de vida e, portanto, maior investimento em tecidos fotossintéticos, menor massa foliar específica, maior condutância estomática e assimilação de carbono (Eamus et al. 1999; Ishida et al. 2010). Por outro lado, folhas de espécies sempre-verdes têm maior longevidade, menor rendimento quântico e maior eficiência do uso da água (Zhu et al., 2013; Rossatto, 2013; Somavilla et al., 2014; Wei et al., 2016).

Trabalhos que abordam diferenças funcionais entre espécies decíduas e sempre-verdes, geralmente utilizam de grupos funcionais compostos por espécies filogeneticamente não relacionadas (Medina e Francisco, 1994; Zang et al., 2007; Rossato, 2013). De acordo com Rossato (2013), espécies arbóreas pertencentes a grupos fenológicos distintos que co-ocorrem em ambientes sazonais apresentam diferentes padrões de crescimento caulinar e emissão de suas folhas. Diante do exposto, nossa hipótese é de que espécies congênicas e ocorrendo em hábitat similar apresentam padrão fenológico e respostas fisiológicas similares ao longo das estações. Foram avaliadas três espécies de *Byrsonima*, procurando averiguar se (1) os padrões fenológicos se repetem, determinando seus hábitos foliares (decíduas, semi-decíduas ou sempre-verdes) e (2) Verificar se ocorre variação no metabolismo destas espécies, tanto entre si, quanto entre os períodos de seca e chuva.

2. Materiais e Métodos

2.1 Área de estudo e espécies vegetais

O estudo foi desenvolvido na Estação Ecológica do Panga (19°11'40'' S e 48°19'06'' W), Reserva Particular do Patrimônio Natural pertencente à Universidade Federal de Uberlândia (UFU) e localizada a 30 km de Uberlândia/MG. Os dados foram coletados entre junho de 2016 e agosto de 2017. O clima local é o subtropical úmido, com verão quente e inverno seco (Cwa) (Alvares et al., 2013), com precipitação média anual de 1524 mm e temperatura média de 22,7 °C. Dados de precipitação e temperatura foram fornecidos pela Estação Meteorológica da Universidade Federal de Uberlândia e estão representados na Fig. 1.

A área de estudo representa um fragmento de cerrado *sensu stricto*, sendo esta a formação fitofisionômica dominante na reserva (Costa e Araújo, 2001). Indivíduos de *Byrsonima intermedia* A. Juss (25 indivíduos), *B. coccolobifolia* H. B. & K (25 indivíduos) e *B. verbascifolia* (L.) DC (20 indivíduos) foram selecionados e marcados aleatoriamente de acordo com número de indivíduos disponíveis na população. Para análises fisiológicas foi utilizado n = 10, considerando-se 1 folha por indivíduo, enquanto que para análises fenológicas foram utilizados os indivíduos restantes, com n = 15, exceto para *B. verbascifolia*, espécie na qual foi utilizado n = 10 pelo baixo número de indivíduos. Para cada espécie, folhas maduras e intactas foram coletadas tanto na estação seca (junho/2016 e agosto/2016) quanto para o mês de fevereiro/2017. Entretanto, uma vez que a fenofase com maior abundância para *B. intermedia* e *B. coccolobifolia* no mês de dezembro foi brotação (Fig. 2 e 3), neste período foram coletadas folhas jovens para as três espécies.

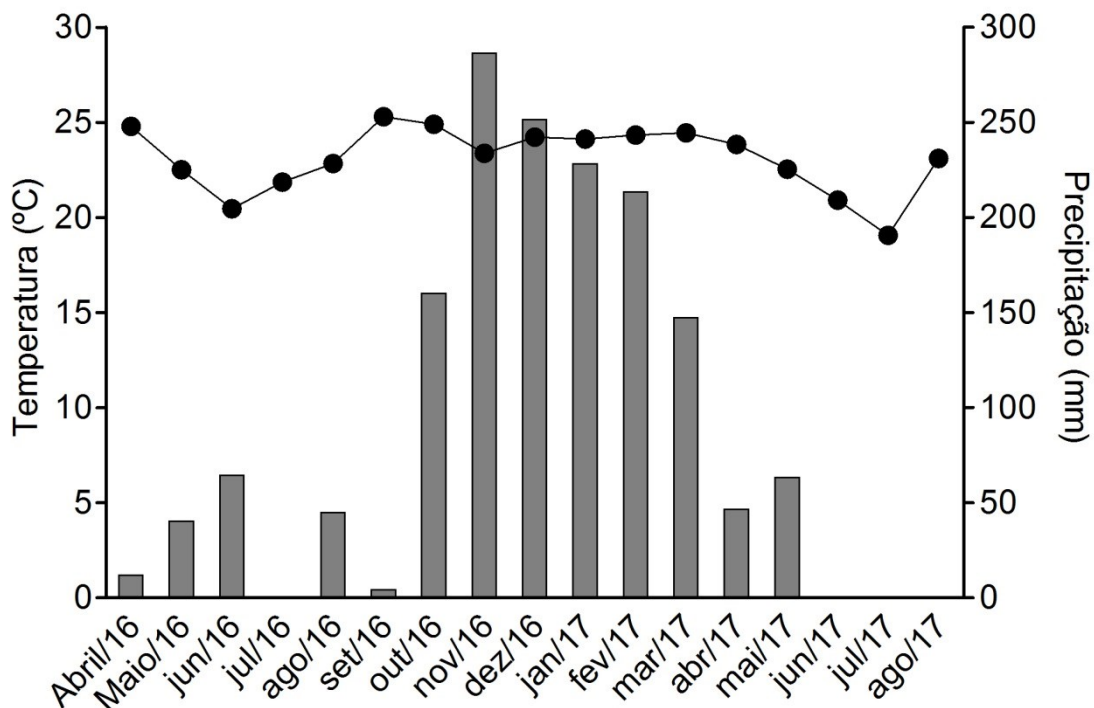


Figura 1. Temperatura média (linha) e precipitação mensal (barras) de abril de 2016 a agosto de 2017 na cidade de Uberlândia, MG, Brasil. Os dados foram fornecidos pela Estação Meteorológica da Universidade Federal de Uberlândia.

2.2 Análises fenológicas

A fenologia vegetativa foi acompanhada mensalmente nos indivíduos das três espécies de estudo. Registrou-se a presença e ausência dos eventos foliares (brotação, folha madura, folha senescente e abscisão) para cada indivíduo. Esse método estima a porcentagem de indivíduos da população que apresenta determinado evento fenológico, e também indica a sincronia de determinado evento fenológico durante o ano (Bencke e Morellato, 2002). A intensidade dos eventos foliares foi estimada para cada indivíduo seguindo a metodologia proposta por Fournier (1974), que utiliza uma escala intervalar semi-quantitativa de cinco categorias (0 a 4).

Os níveis de deciduidade foliar foram determinados considerando-se; (1) espécies sempre verdes são aquelas que retêm sua área foliar aproximadamente

constante ao longo de todo o ano ou que é reposta imediatamente (Lenza e Klink, 2006; Borges e Prado, 2014); (2) espécies semi-decíduas são aquelas que mantêm aproximadamente metade de suas folhas e rapidamente as repõe na mesma estação (Lenza e Klink, 2006; Borges e Prado, 2014) e; (3) espécies decíduas são aquelas que perdem suas folhas durante pelo menos 30 dias (Damascos et al., 2005; Borges e Prado, 2014).

2.3 Massa foliar específica e teor de água

Para cálculo da massa foliar específica (MFE) e do teor relativo de água, foram utilizados fragmentos de folhas de 0,5 cm² (n = 10 por espécie). Os fragmentos foram pesados para obtenção da massa fresca (MF) e posteriormente as amostras foram secas em estufa a 60 °C durante 72 h, determinando-se a massa seca (MS). A MFE foi obtida pela razão entre a massa seca (MS) e a área do tecido (A), conforme Witkowski e Lamont (1991) e recomendado por Groom e Lamont (1999) como índice de esclerofilia. O teor relativo de água foi obtido com base na massa fresca através da fórmula $[(MF-MS) / (MF)] \times 100$ de acordo com o proposto por Turner (1986).

2.4 Teores de carboidratos (amido, açúcares solúveis totais e polissacarídeos solúveis em água) e potencial osmótico.

Folhas expandidas e intactas (n = 10) de cada espécie foram secas em estufa e trituradas para homogeneização dos tecidos. Em seguida, 0,2 mg das amostras foram centrifugadas em 15 ml de metanol:clorofórmio:água (12:5:3) e utilizados para extração de açúcares solúveis totais (AST). Os resíduos foram ressuspensos em 5 ml de etanol 10% e em seguida determinados os teores dos polissacarídeos solúveis em água (PSA). Foi realizada uma nova ressuspensão dos resíduos em 5 ml de ácido perclórico 30% e determinados os teores de amido. A dosagem de carboidratos foi realizada utilizando-se

o método colorimétrico fenol-ácido sulfúrico (Dubois et al., 1956; Chow e Landhäusser, 2004) e glicose como padrão.

Para a mensuração do potencial osmótico (Ψ_s) utilizou-se a equação de van't Hoff's ($\Psi_s = -CAST \cdot Dw \cdot \sigma \cdot R \cdot T$) proposta por Niinemets e Kull (1998). Onde (CAST) é a concentração de açúcares solúveis total (kmol kg^{-1}), (DW) é a razão da massa seca/massa fresca (kg kg^{-1}), (σ) densidade da água (kg m^{-3}), (R) é a constante universal dos gases e (T) a temperatura absoluta (293 K).

2.5 Teores de pigmentos cloroplastídicos

Para se obter os teores de pigmentos, folhas expandidas e intactas ($n = 10$) de cada espécie foram coletadas e armazenadas em ambiente resfriado e protegido da luz até o momento da extração. Sob luz verde, discos foliares de $0,5 \text{ cm}^2$ foram imersos em 5 ml acetona 80% por 48 horas. Após esse período, os discos foram macerados com o auxílio de almofariz e pistilo e acrescentado 5 ml de acetona 80%. O material foi centrifugado e o sobrenadante submetido à leitura espectrofotométrica (espectrofotômetro BioSpectro, SP-220, São Paulo, Brasil). Os teores de clorofila *a*, *b* e carotenóides foram calculados segundo Lichtenthaler e Wellburn (1983).

2.6 Avaliações do potencial fotossintético (fluorescência da clorofila a)

Medidas de fluorescência da clorofila *a* foram obtidas utilizando-se um medidor de fluorescência modulada (MINI-PAM, Walz, Alemanha). As medidas foram realizadas em oito indivíduos de cada espécie ($n = 8$) no período da manhã, entre 8:00 e 11:30 h. Os valores de rendimento quântico potencial do fotossistema II (F_v/F_m) foram determinados após adaptação da folha ao escuro por 30 minutos, sendo que F_v corresponde à diferença entre a máxima (F_m) e mínima (F_0) fluorescência do fotossistema II adaptado ao escuro.

2.7 Análises de dados

Para os dados de fenologia vegetativa, foi verificada a sazonalidade dos dados de atividade e intensidade, e calculados os ângulos médios e os coeficientes de concentração (r) das fenofases em torno das datas médias utilizando-se o teste Rayleigh (z) para distribuições circulares (Zar, 1998). O coeficiente de concentração refere-se ao comprimento do vetor, enquanto que o ângulo médio corresponde à data média de ocorrência da fenofase. Quando o ângulo médio for estatisticamente significativo, o teste indica que existe sazonalidade das fenofases. A concentração do ângulo médio, indicado por (r), pode ser considerada uma medida do grau de sazonalidade (Morellato et al., 2000). Os testes circulares foram realizados no pacote Circular do programa R (R CORE TEAM, 2014).

Para análise dos dados de MFE, teor relativo de água, teores de carboidratos, potencial osmótico e conteúdo de pigmentos cloroplastídicos, as interações entre as variáveis preditoras (meses e espécies) foram verificadas, e posteriormente determinada à existência de diferenças entre os meses e as espécies. Foram realizadas análises de modelos lineares generalizadas (GLM) com distribuição gaussiana, aplicado o teste F de Fisher (Programa R, R CORE TEAM, 2014) e utilizados os recursos do pacote Rcmdr (FOX, 2005). Para as variáveis cujo teste F foi significativo, as médias entre espécies e entre os meses foram comparadas pelo teste de contraste do pacote RT4Bio.

Para avaliação dos dados de fluorescência, foi verificada a interação entre as variáveis preditoras (meses e espécies), e determinada à existência de diferenças entre os meses e as espécies, utilizando-se GLMM no programa R (R CORE TEAM, 2014). Para a normalidade dos dados de rendimento quântico potencial (F_v/F_m) foi realizada a transformação dos dados com log. Para verificar a variação entre os meses foi realizado teste de Tukey.

3. Resultados

3.1 Fenologia vegetativa

Byrsonima intermedia e *B. coccolobifolia* foram classificadas como semi-decíduas por conservarem até 50% de suas folhas ao longo de todo o ano (Fig. 2 e 3); enquanto que *B. verbascifolia* foi classificada como sempre verde por manter maior parte de suas folhas o ano todo (Fig. 4).

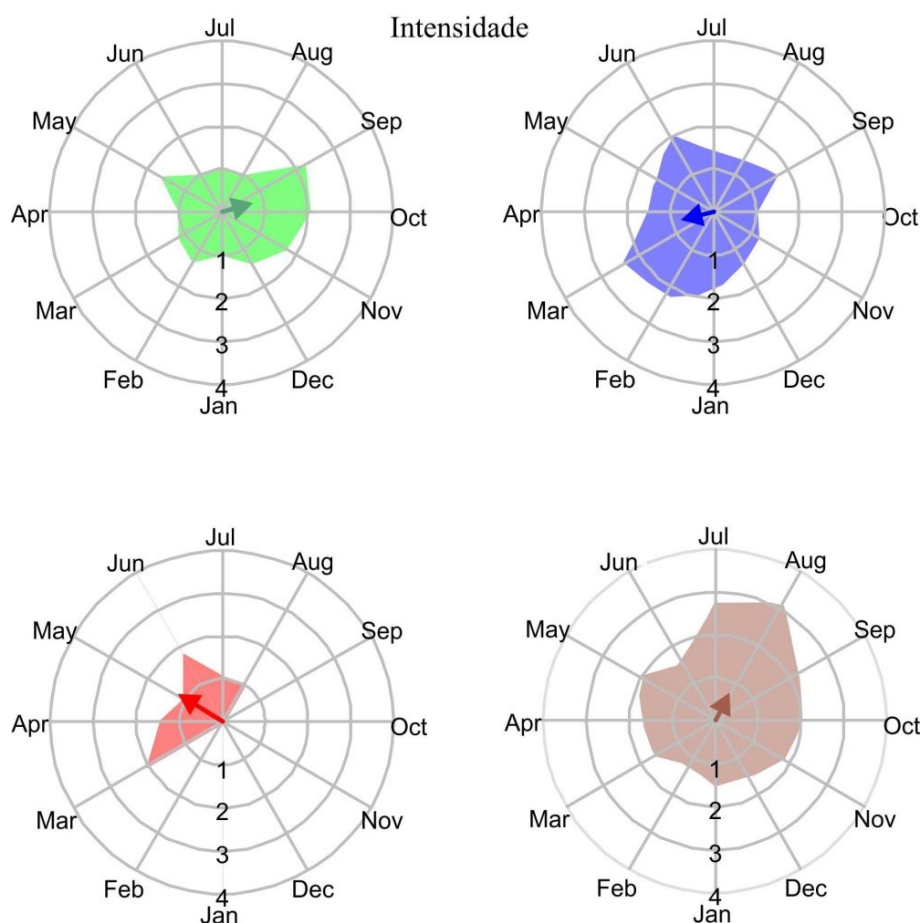
Byrsonima intermedia não apresentou sincronia das fenofases, com folhas sendo produzidas e caindo ao longo de todo o ano em toda a população (Fig. 2). *Byrsonima coccolobifolia* apresentou produção de novas folhas ao longo de todo ano, assim como seu amadurecimento e abscisão (Fig. 3). A única fenofase que se mostrou sazonal foi o processo de senescência entre abril e junho, e no mês de setembro ($p \leq 0,05$; $R = 0,7199$; ângulo médio = 311,0). O índice de atividade mostrou sincronia entre a população para todas as fenofases, exceto a abscisão foliar. *Byrsonima verbascifolia* apresentou brotação e senescência sazonal, com intensa produção de novas folhas entre setembro e novembro ($p \leq 0,05$, $R = 0,541$ e ângulo médio = 124,0) (Fig. 4). O índice de concentração do ângulo médio (r) foi baixo para as três espécies nas fenofases brotação, maturação e queda apontando, portanto, fraca sincronia das populações nestas fenofases.

3.2 Massa foliar específica e teor relativo de água

Não foi observada interação entre os meses do ano e as espécies analisadas, tanto para a massa foliar específica (MFE) quanto para o teor relativo de água. Também não foram observadas diferenças entre os valores de MFE comparando-se os meses ou as espécies entre si (Fig. 5A). O teor de água foi diferente apenas entre os meses ($F_{(3,110)} = 8,45$; $p \leq 0,001$) (Fig. 5B). *Byrsonima intermedia* e *B. coccolobifolia* apresentaram

valores semelhantes ao longo do ano, enquanto que *B. intermedia* apresentou menores valores no mês de dezembro ($F_{(3,34)} = 7,60; p \leq 0,001$) (Fig. 5B).

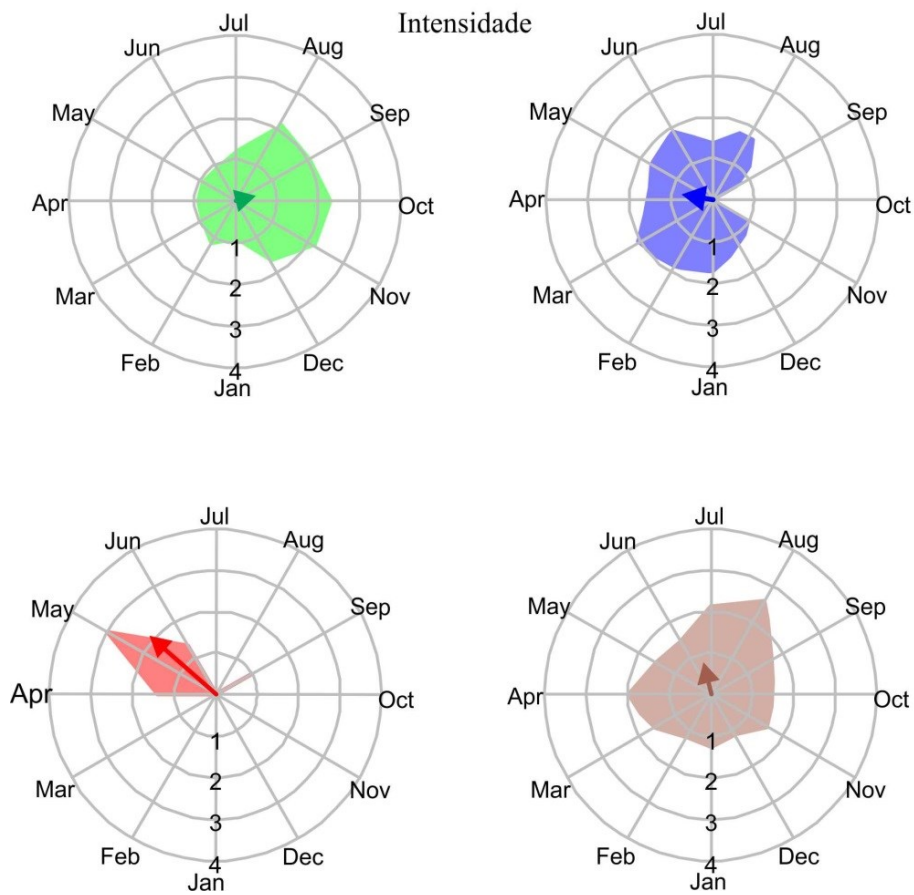
Byrsonima intermedia



| Atividade | Teste de Rayleigh (z) | R | Ângulo médio | Fenofase |
|-------------------|-----------------------|-------|-----------------|-------------|
| | $p \leq 0,001$ | 0,305 | 128,87/Novembro | Brotação |
| <i>Byrsonima</i> | $p \leq 0,001$ | 0,235 | 237,40/Março | Maturação |
| <i>intermedia</i> | $p \leq 0,001$ | 0,776 | 302,43/Maio | Senescência |
| | $p \leq 0,001$ | 0,105 | 58,14/Setembro | Abcisão |

Figura 2. Intensidade (gráficos circulares) e índice de atividade (tabela) das fenofases foliares avaliadas em *Byrsonima intermedia* encontrada na Reserva Ecológica do Panga, Uberlândia MG. As fenofases avaliadas foram brotação (representada pela cor verde), folha madura (azul), senescência (vermelha) e abcisão (marrom). Estão representados os resultados para o teste Rayleigh (z), o índice de concentração do ângulo médio (R) e o ângulo médio (indicação do mês com maior vetor) em cada fenofase.

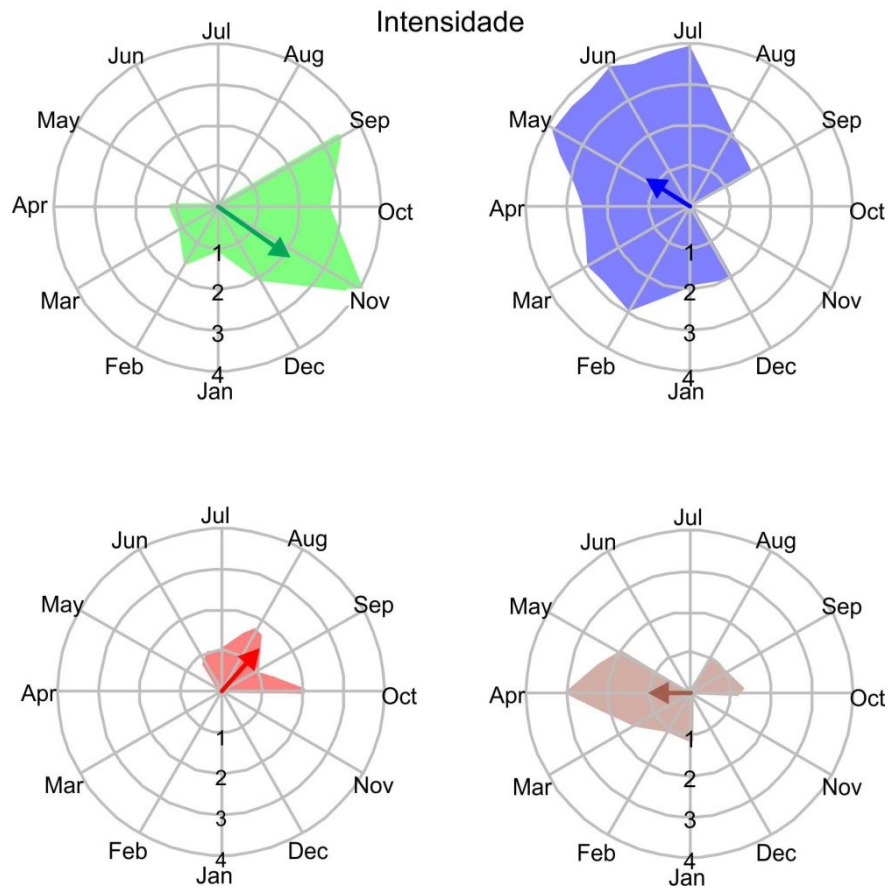
Byrsonima coccolobifolia



| Atividade | Teste de Rayleigh (z) | R | Ângulo médio | Fenofase |
|-----------------------|-----------------------|-------|------------------|-------------|
| | $p \leq 0,001$ | 0,302 | 116,88/Novembro | Brotação |
| <i>Byrsonima</i> | $p \leq 0,001$ | 0,400 | 230,77/Fevereiro | Maturação |
| <i>coccolobifolia</i> | $p \leq 0,001$ | 0,851 | 312,37/Maio | Senescência |
| | $p \geq 0,05$ | 0,018 | 0,53/Julho | Abscisão |

Figura 3. Intensidade (gráficos circulares) e índice de atividade (tabela) das fenofases foliares avaliadas em *Byrsonima coccolobifolia* encontrada na Reserva Ecológica do Panga, Uberlândia MG. As fenofases avaliadas foram brotação (representada pela cor verde), folha madura (azul), senescência (vermelha) e abscisão (marrom). Estão representados os resultados para o teste Rayleigh (z), o índice de concentração do ângulo médio (R) e o ângulo médio (indicação do mês com maior vetor) em cada fenofase.

Byrsonima verbascifolia



| Atividade | Teste de Rayleigh (z) | R | Ângulo médio | Fenofase |
|----------------------|-----------------------|-------|-----------------|-------------|
| | $p \leq 0,001$ | 0,476 | 167,24/Dezembro | Brotação |
| <i>Byrsonima</i> | $p \leq 0,001$ | 0,249 | 281,96/Abril | Maturação |
| <i>verbascifolia</i> | $p \leq 0,001$ | 0,885 | 32,66/Agosto | Senescência |
| | $p \leq 0,001$ | 0,398 | 138,46/Novembro | Abscisão |

Figura 4. Intensidade (gráficos circulares) e índice de atividade (tabela) das fenofases foliares avaliadas em *Byrsonima verbascifolia* encontrada na Reserva Ecológica do Panga, Uberlândia MG. As fenofases avaliadas foram brotação (representada pela cor verde), folha madura (azul), senescência (vermelha) e abscisão (marrom). Estão representados os resultados para o teste Rayleigh (z), o índice de concentração do ângulo médio (R) e o ângulo médio (indicação do mês com maior vetor) em cada fenofase.

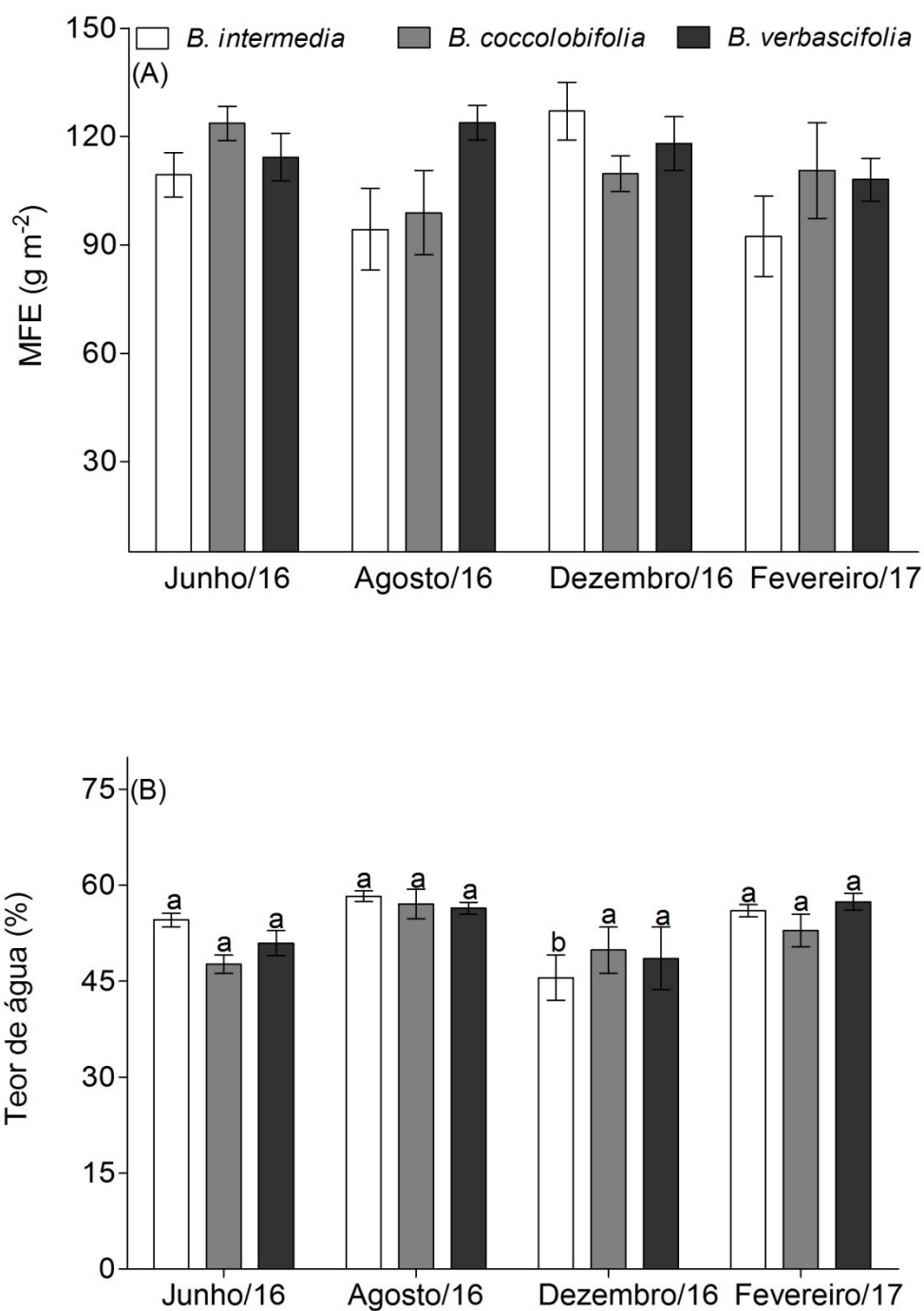


Figura 5. Massa foliar específica (MFE) (A) e teor de água (B) de *Byrsonima intermedia* – barras brancas, *Byrsonima coccolobifolia* – barras cinzas, e *Byrsonima verbascifolia* – barras pretas. As coletas foram realizadas no início e pico da estação seca (junho e agosto, respectivamente) e no início e pico da estação chuvosa (dezembro e fevereiro, respectivamente) na Reserva Ecológica do Panga, Uberlândia, MG, Brasil.

Os dados estão representados por média \pm erro padrão da média. Letras minúsculas representam diferenças entre os meses (estações). Ausência de letras representa ausência de diferenças entre os fatores.

3.4 Teores de carboidratos e potencial osmótico

Considerando-se os teores de amido (Fig. 6A), não houve interação entre as espécies e os meses, porém foi encontrada diferença entre os meses ($F_{(3,101)} = 10,55$; $p \leq 0,05$). *Byrsonima intermedia* e *B. coccolobifolia* apresentaram menores teores de amido para o mês de dezembro com relação aos outros meses avaliados ($F_{(3,28)} = 3,73$; $p \leq 0,05$; $F_{(3,32)} = 3,26$; $p \leq 0,05$, respectivamente). *Byrsonima verbascifolia* apresentou maiores valores apenas para o mês de fevereiro ($F_{(3,35)} = 5,93$; $p \leq 0,01$).

Os resultados de polissacarídeos solúveis em água (PSA, Figura 6B) mostram que foi encontrada interação entre os meses e as espécies ($F_{(6,95)} = 2,95$; $p \leq 0,05$), porém diferenças apenas entre os meses ($F_{(3,101)} = 59,48$; $p \leq 0,001$). Considerando-se os meses, *B. intermedia* apresentou os menores teores de PSA para os meses de junho e dezembro, sendo junho o mês de mais baixo teor ($F_{(3,28)} = 38,46$; $p \leq 0,001$). Para *B. coccolobifolia* e *B. verbascifolia* o mês de fevereiro apresentou os maiores teores ($F_{(3,32)} = 33,82$; $p \leq 0,001$; $F_{(3,35)} = 11,33$; $p \leq 0,001$, respectivamente).

Observando os resultados para açúcares solúveis totais (AST, Fig. 6C), foi encontrada interação entre meses e espécies ($F_{(6,95)} = 8,89$; $p \leq 0,001$) e diferenças tanto entre as espécies ($F_{(2,104)} = 5,31$; $p \leq 0,01$) quanto entre os meses ($F_{(3,101)} = 7,88$; $p \leq 0,001$). Foram encontradas diferenças entre as espécies nos meses de agosto ($F_{(2,17)} = 7,22$; $p \leq 0,01$) com maiores valores para *B. verbascifolia*, no mês de dezembro ($F_{(2,27)} = 9,07$; $p \leq 0,001$) com maiores valores para *B. intermedia*, e no mês de fevereiro ($F_{(2,25)} = 18,7$; $p \leq 0,001$) com maiores valores para *B. coccolobifolia*. Considerando-se uma comparação entre os meses, *B. intermedia* obteve maiores teores de AST em junho e

dezembro ($F_{(3,28)} = 10,54$; $p \leq 0,001$); *B. coccolobifolia* apresentou menores teores para os meses de agosto e fevereiro ($F_{(3,32)} = 14,76$; $p \leq 0,001$) e; *B. verbascifolia* apresentou teores de AST mais baixos em dezembro ($F_{(3,35)} = 3,80$; $p \leq 0,05$).

Em relação ao ajuste osmótico com base nos açúcares solúveis totais (Ψ_s , Fig. 6 D), foi encontrada interação entre os meses e as espécies ($F_{(6,95)} = 5,19$; $p \leq 0,001$) e diferenças apenas entre os meses ($F_{(3,101)} = 10,40$; $p \leq 0,001$). Comparando-se os meses, *B. intermedia* apresentou valores mais baixos no mês de dezembro ($F_{(3,28)} = 9,61$; $p \leq 0,001$), *B. coccolobifolia* nos meses de junho e dezembro ($F_{(3,32)} = 12,50$ $p \leq 0,001$) e *B. verbascifolia* não apresentou diferenças entre os meses ($F_{(3,35)} = 1,03$; $p > 0,05$).

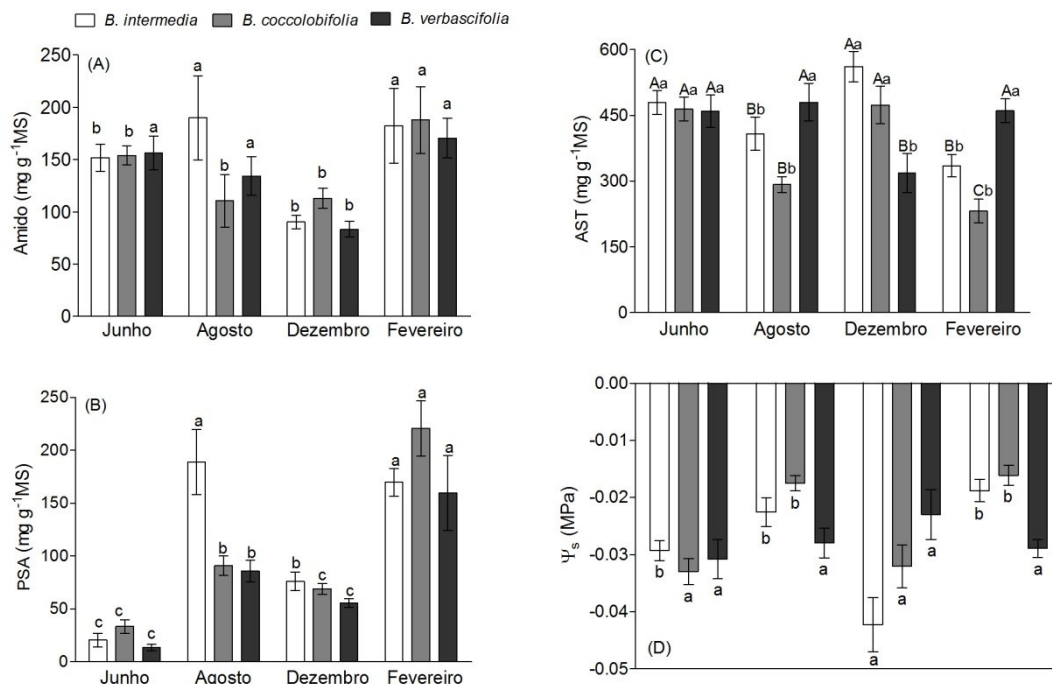


Figura 6. Teores de amido, polissacarídeos solúveis em água (PSA), açúcares solúveis totais (AST) e potencial osmótico (Ψ_s) das três espécies de *Byrsonima*. As coletas foram realizadas no início e pico da estação seca (junho e agosto, respectivamente) e no início e pico da estação chuvosa (dezembro e fevereiro, respectivamente) na Reserva Ecológica do Panga, Uberlândia, MG, Brasil. Os dados estão representados por média \pm erro padrão. Letras minúsculas representam diferenças entre os meses (estações) e as letras maiúsculas representam diferenças entre as espécies. *Byrsonima intermedia* – barras brancas; *Byrsonima coccolobifolia* – barras cinzas; e *Byrsonima verbascifolia* – barras pretas.

3.5 Teores de pigmentos cloroplastídicos

Os resultados dos teores de pigmentos cloroplastídicos estão apresentados na figura 7. As análises mostraram interação entre as espécies estudadas e os meses para o conteúdo de clorofilas totais ($F_{(6,97)} = 2,28$; $p \leq 0,5$). Comparando-se as três espécies, foram observadas diferenças entre os teores de clorofilas totais ($F_{(2,106)} = 4,30$; $p \leq 0,5$) e

razão clorofilas totais/carotenoides ($F_{(2,106)} = 3,15$; $p \leq 0,5$). O conteúdo de clorofilas totais não diferiu entre os meses de junho e dezembro. *Byrsonima intermedia* apresentou maiores valores que as demais espécies nos meses de agosto e fevereiro ($F_{(2,22)} = 6,26$; $p \leq 0,5$; $F_{(2,27)} = 3,43$; $p \leq 0,5$, respectivamente). A razão clorofilas totais/carotenoides não foi diferente entre as espécies nos meses de junho e agosto. Entretanto, os maiores valores foram observados em *B. verbascifolia* no mês de dezembro ($F_{(2,25)} = 5,44$; $p \leq 0,5$) e em *B. intermedia* no mês de fevereiro, ($F_{(2,27)} = 7,11$; $p \leq 0,5$). Não houve diferenças entre os teores de carotenoides e para a razão clorofilas a/b considerando-se as espécies.

Comparando-se os meses, foram observadas diferenças entre os teores de clorofilas totais ($F_{(3,103)} = 30,92$; $p \leq 0,5$), carotenoides ($F_{(3,103)} = 6,19$; $p \leq 0,5$) e na razão clorofilas totais/carotenoides ($F_{(3,103)} = 5,20$; $p \leq 0,5$). *Byrsonima intermedia* apresentou o menor conteúdo de clorofilas totais para o mês de agosto ($F_{(3,34)} = 7,82$; $p \leq 0,5$), enquanto *B. coccolobifolia* apresentou altos teores nos meses de junho e dezembro ($F_{(3,30)} = 11,30$; $p \leq 0,5$). *Byrsonima verbascifolia* apresentou valores oscilando ao longo do ano, com os maiores teores de clorofilas totais no mês de junho ($F_{(3,105)} = 27,54$; $p \leq 0,5$). Os teores de carotenoides foram maiores para *B. intermedia* e *B. verbascifolia* no mês de junho ($F_{(3,34)} = 3,18$; $p \leq 0,5$; $F_{(3,105)} = 6,27$; $p \leq 0,5$, respectivamente), enquanto que para *B. coccolobifolia* o conteúdo de carotenoides oscilou entre os meses, sendo maior nos meses de junho e dezembro ($F_{(3,30)} = 7,80$; $p \leq 0,5$). *Byrsonima intermedia* e *B. coccolobifolia* apresentaram os menores valores de razão clorofilas totais/carotenoides no mês de agosto ($F_{(3,34)} = 6,67$; $p \leq 0,5$; $F_{(3,30)} = 5,64$; $p \leq 0,5$, respectivamente), enquanto *B. verbascifolia* apresentou valores mais altos no mês de junho ($F_{(3,105)} = 4,73$; $p \leq 0,5$). Não foram observadas diferenças na razão clorofila a/b entre os meses.

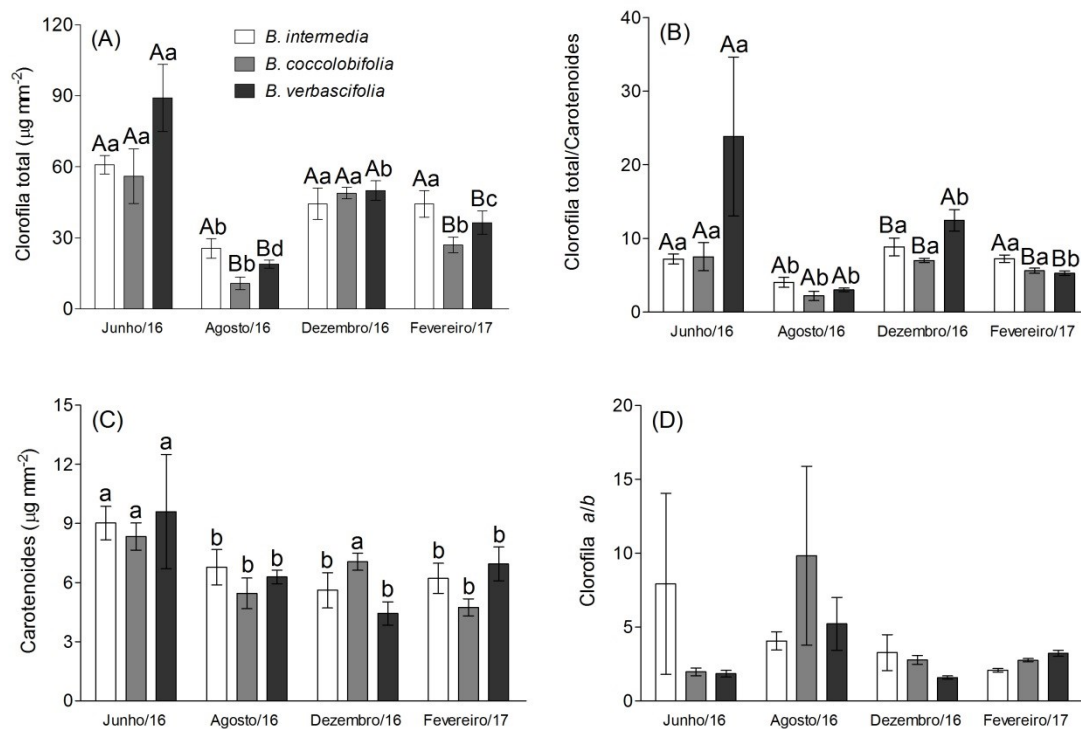


Figura 7. Teores de pigmentos cloroplastídicos de *Byrsonima intermedia* – barras brancas *Byrsonima coccolobifolia* – barras cinza, e *Byrsonima verbascifolia* – barras pretas, no início e pico da estação seca (junho e agosto, respectivamente) e no início e pico da estação chuvosa (dezembro e fevereiro, respectivamente) na Reserva Ecológica do Panga, Uberlândia MG. Os dados estão representados por média \pm erro padrão da média. Letras maiúsculas representam diferenças entre as espécies e letras minúsculas representam diferenças entre os meses. Ausência de letras representa ausência de diferenças entre os fatores.

3.6 Fluorescência da clorofila a

Não foi observada interação entre os meses e as espécies para os valores de rendimento quântico potencial (F_v/F_m) (Fig. 8). Foi encontrada diferença apenas entre os meses ($\chi = 17,57$; gl = 3; $p < 0,05$).

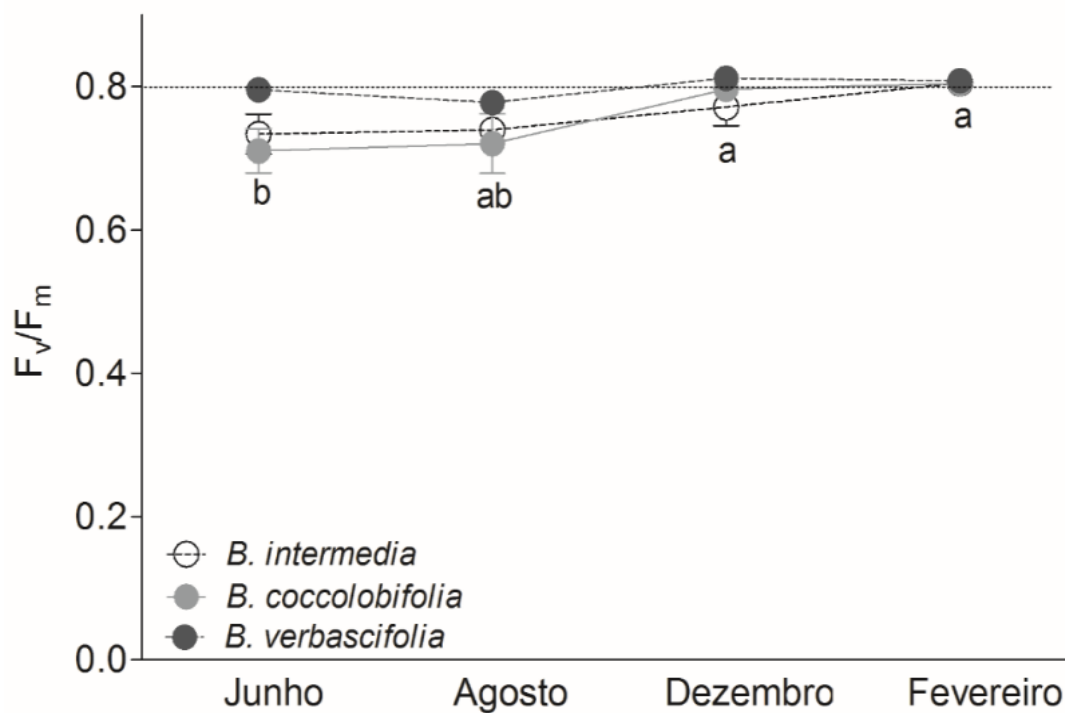


Figura 8. Rendimento quântico potencial (F_v/F_m) de *Byrsonima*. Letras minúsculas indicam as diferenças entre os meses nas análises de rendimento quântico potencial. Valores representados por média \pm erro padrão da média.

4. Discussão

4.1 Fenologia foliar

Todas as três espécies de *Byrsonima* aqui estudadas apresentaram comportamento sazonal de suas fenofases, conforme observado para outras espécies de plantas do Cerrado (Rossatto, 2013). A sazonalidade ambiental pode atuar de forma diferente sobre o crescimento e desenvolvimento vegetal. Por exemplo, ao contrário do proposto por muitos autores (Williams et al., 1997; Talora et al., 2000; Borchert et al., 2005; Rogério et al., 2008), onde o desenvolvimento das fenofases está ligado principalmente à oferta de água ao longo do ano, características como alongamento caulinar e produção das folhas parecem não sofrer influência da sazonalidade pluviométrica ou da temperatura (Rossatto, 2013), mas sim serem afetadas pelo aumento do fotoperíodo durante a transição da estação seca para a chuvosa (Rivera et al. 2002; Rossatto 2013). *Byrsonima intermedia*, *B. coccolobifolia* e *B. verbascifolia* iniciaram a produção de novas folhas em setembro (período transicional), com pico em novembro (início da estação chuvosa) e, independente do fator de indução da brotação foliar, a produção de novas folhas neste período garante tecidos com alta produtividade durante o período de maior oferta de água.

Embora as fenofases tenham apresentado sazonalidade, os baixos índices de concentração (r) observados mostraram que os eventos fenológicos ocorreram ao longo de todo o ano e apresentaram baixa sincronia. Como a deciduidade foliar é um traço funcional relacionado a respostas ecofisiológicas (Mantovani e Martins, 1988; Franks et al., 2012) e o comportamento fenológico das espécies é dependente de condições ambientais como disponibilidade hídrica, temperatura e luminosidade, a baixa sazonalidade é comum para eventos como brotação e maturação para espécies do Cerrado (Pilon et al., 2015).

Variações no comportamento fenológico das espécies vegetais mostram diferentes estratégias às condições ambientais semelhantes (Lenza e Klink, 2006). A marcante sazonalidade hídrica do Cerrado leva ao predomínio de espécies semi-decíduas dentro da comunidade vegetal (Kikusawa, 1991), que assim como *B. intermedia* e *B. coccolobifolia*, perdem suas folhas na estação seca como um mecanismo de escape ao estresse hídrico por reduzirem a transpiração (Rizzini, 1976; O'Brien et al., 2008). Já espécies sempre-verdes (como *B. verbascifolia*) mantêm suas folhas na estação seca e em geral possuem outras estratégias para superar o estresse hídrico, como xilopódios ou sistemas radiculares bem desenvolvidos, com raízes profundas que permitem maior eficiência na captação de água (Jackson et al., 1999, Franco et al., 2005) e permitindo-lhes manter a suas folhas ao longo do ano (Franco et al. 2005, Lenza e Klink 2006).

O fato das plantas perderem suas folhas por determinado período de tempo (espécies decíduas), mantê-las parcialmente (espécies semi-decíduas) ou totalmente ao longo de todo o ano (espécies sempre-verdes), faz com que elas apresentem características funcionais variáveis, de modo a ajustar e aumentar sua produtividade (Meloche e Diggle, 2001). Entretanto, alguns estudos têm mostrado que o comportamento fenológico pode variar entre populações. Por exemplo, apesar de nossos dados indicarem *B. intermedia* como semi-decídua, esta espécie apresenta uma população sempre-verde em um fragmento remanescente de Cerrado nas proximidades de Campo Grande, Mato Grosso, Brasil (Boas et al., 2013).

Embora alguns estudos apontem maiores valores de massa foliar específica para espécies sempre-verdes quando comparadas às decíduas, não foi verificada nenhuma diferença em nosso trabalho.

A MFE é produto de um balanço entre a densidade foliar e a espessura da folha (Witkowski e Lamont, 1991), e pode determinar diferenças na capacidade de armazenamento de água. No entanto, também não encontramos diferenças no teor de água entre as espécies. Ishida e colaboradores (2010) em seu estudo com espécies sempre-verdes e decíduas mostraram que as diferenças relacionadas à condutância hidráulica na planta (como características anatômicas do xilema) e ao ajuste osmótico, são mais dependentes das espécies propriamente ditas do que de padrões fenológicos.

Espécies sempre-verdes são bons modelos para se estudar o efeito da sazonalidade hídrica sobre a dinâmica de abertura estomática e seu desdobramento na assimilação de CO₂. Em geral, espécies sempre-verdes apresentam melhor controle da condutância estomática, apresentando características foliares que reduzem a perda de água por transpiração (a resistência hidráulica pode representar de 30 a 80% da resistência hidráulica total do corpo vegetal) (Ishida et al., 2010). Entretanto, a redução da condutância estomática afeta diretamente a entrada de CO₂ e, portanto, reduz a eficiência da sua assimilação (Ribeiro et al. 2018). Porém, os valores similares de rendimento quântico potencial entre as três espécies aqui estudadas (ver figura 7), refutam teorias encontradas na literatura que indicam maior eficiência no uso de água pelas espécies sempre-verdes (Givinish, 2002; Ishida et al., 2010). Tais teorias ditam que espécies decíduas possuem melhor rendimento fotossintético devido ao maior investimento em N foliar (Eamus, 1999). Entretanto, a semelhança no rendimento quântico das três espécies de *Byrsonima* indica capacidade de aclimatação e adaptação destas espécies às condições hídricas do Cerrado, independente da estratégia fenológica adotada.

4.2 Efeito da sazonalidade sobre o metabolismo de três espécies congênicas

A massa foliar específica (MFE) é um atributo chave para correlação de características foliares de espécies vegetais e suas performances em diversos habitats. Através da MFE é possível quantificar o quanto de matéria vegetal a planta investe por unidade de área fotossintética (Villar et al., 2013). Além da determinação genética, sabe-se que fatores ambientais como luz, temperatura, escassez hídrica e de nutrientes também afetam este parâmetro (Meziane e Shipley, 1999; Niinemets, 2001; Poorter et al., 2009; Tholen et al., 2012). Assim, uma vez que as espécies de *Byrsonima* aqui estudadas ocorrem na mesma fitofisionomia, é provável que a semelhança nos valores de MFE ocorra devido às características ambientais similares nas quais estão inseridas, já que as folhas são mais sensíveis às condições prevalentes durante o período de expansão foliar (Witkowski e Lamont, 1991). Os resultados também apontam que a proximidade filogenética é determinante na ausência de diferença dos valores de MFE entre as espécies aqui estudadas.

A baixa precipitação no mês de junho pode ser responsável pelo baixo rendimento fotossintético em plantas savânicas sob condições de déficit hídrico (Zhang et al., 2007; Ronquim, 2009). Em *Copaifera langsdorffii* Desf., a análise do potencial hídrico e da capacidade fotossintética de suas folhas constatou que o baixo potencial hídrico na estação seca era suficiente para impor restrições significativas à sua fotossíntese líquida. Entretanto, em nosso estudo, as três espécies apresentam estratégias que garantem a manutenção do status hídrico foliar durante o período de seca e, apesar dos menores valores de F_v/F_m no mês de junho, o rendimento fotossintético das três espécies não foi severamente afetado pelo déficit hídrico. Medina e Francisco (1994) já observaram anteriormente que outras espécies vegetais, como *Godmania macrocarpa*,

também são capazes de manter altas taxas fotossintéticas mesmo apresentando baixo conteúdo de água durante a estação seca.

Durante o mês de junho, foram observados maiores valores nos teores de pigmentos cloroplastídicos, mas os teores de clorofila decresceram com o decorrer da estação seca (agosto). Resultados similares foram encontrados por Gonzalez (2007) em uma rosácea arbórea e por Inoue (2009) em outras espécies arbóreas. Para estes autores, o aumento nos teores de pigmentos pode estar relacionado à menor incidência solar em meses de inverno (Inoue, 2009). Entretanto, nas regiões tropicais é bem provável que esta hipótese não se aplique. Aqui, com o processo de senescência em evidência, os altos valores de pigmentos cloroplastídicos parecem uma estratégia destas plantas na tentativa de manter as taxas fotossintéticas nas folhas restantes. Ainda durante a estação seca, os menores valores na razão entre o conteúdo de clorofilas e carotenóides, e os maiores valores de carotenóides durante o mês de junho, mostram que sob déficit hídrico, estas plantas ainda investem em um mecanismo de fotoproteção e de dissipação do excesso de energia no sistema fotossintético.

A retomada do crescimento vegetal no final da estação seca e início da estação chuvosa, nas três espécies, explica os menores valores de amido nas folhas no mês de dezembro. Em contrapartida, em fevereiro as folhas estão no auge de sua maturidade estrutural e funcional, com altos valores de polissacarídeos solúveis em água (carboidratos estruturais como celulose, hemicelulose e pectina), e são capazes de elevada taxa fotossintética e armazenar grande quantidade de amido. Resultados semelhantes foram encontrados em folhas de *Sinningia aghensis* (Rogério et al., 2008) na estação chuvosa, no qual os maiores teores de amido, principalmente no mês de fevereiro, são consequência dos maiores rendimentos fotossintéticos devido a maior disponibilidade hídrica e, portanto, maior síntese de fotoassimilados e carboidratos de

reserva. O fato é que os altos valores de rendimento quântico dos fotossistemas em dezembro e fevereiro mostram a maturidade dos tecidos fotossintetizantes no mês que se segue à brotação e há água abundante. E os valores de F_v/F_m apontam para a não ocorrência de fotoinibição severa e sugere a presença de efetivos mecanismos de dissipação de excesso de energia mesmo durante a estação seca.

Muitos estudos relatam que espécies savânicas arbóreas são isoídricas, ou seja, mantêm seu conteúdo de água relativamente constante ao longo do ano e não realizam ajuste osmótico, uma vez que apresentam raízes profundas e utilizam basicamente a água das camadas mais profundas do solo (Franco, 1998; Meinzer et al., 1999; Prado et al., 2004; Bucci et al., 2005; Bucci et al., 2008). Entretanto, o ajuste osmótico é uma resposta do vegetal para aclimatação e adaptação que mantém as partes fotossintetizantes hidratadas em épocas de déficit hídrico. Pode ser decorrente da alta concentração de carboidratos solúveis nas células do mesófilo (Irigoyen et al., 1992; Marur, 1998; Chaves-Filho et al., 2001; Chaves et al., 2002), assim como observado em nosso estudo. Medina e Francisco (1994) constataram a presença de ajuste osmótico em *Curatella americana* e *Godmania macrocarpa*, duas espécies da savana venezuelana com fenologias foliares contrastantes. Segundo esses autores, em ambas as espécies a manutenção da condutância foliar em baixo potencial hídrico é assegurada por uma redução no potencial osmótico. Esta redução, em ambas as espécies, está altamente correlacionada com o aumento da concentração de açúcares solúveis. No presente estudo, apenas *B. coccolobifolia* apresenta baixos valores de potencial osmótico durante o período de seca, podendo ser a única espécie a apresentar o ajuste osmótico como alternativa para manutenção dos teores de água na folha. Por outro lado, *B. intermedia* e *B. coccolobifolia* apresentaram menores valores de potencial osmótico para o mês de

dezembro. Neste período, os altos valores de AST podem indicar a mobilização de carboidratos para a floração que se inicia.

5. Conclusão

Apesar dos menores valores de rendimento quântico potencial no mês de junho, a sazonalidade parece não prejudicar efetivamente o rendimento fotossintético das espécies mesmo em períodos de déficit hídrico. Embora as espécies tenham apresentado diferenças fenológicas foliares, suas estratégias fisiológicas parecem convergir para uma adaptação de resistência à seca e aclimatação à sazonalidade hídrica do Cerrado. Estas diferentes estratégias de resistência à seca podem amenizar a competição por recursos e permitir a coexistência destas espécies no Cerrado.

6. Referências

- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, et al (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Zeitschrift* 22:711–728. doi: <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Barros F de V, Goulart MF, Sá Telles SB, et al (2012) Phenotypic plasticity to light of two congeneric trees from contrasting habitats: Brazilian Atlantic Forest versus cerrado (savanna). *Plant Biol* 14:208–215 . doi: <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2011.00474.x>
- Bencke CSC, Morellato LPC (2002) Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Rev Bras Botânica* 25:237–248. doi: <https://doi.org/10.1590/S0100-84042002000200012>
- Boas JCV, Fava WS, Laroca S, Sigrist MR (2013) Two sympatric *Byrsonima* species (Malpighiaceae) differ in phenological and reproductive patterns. *Flora Morphol Distrib Funct Ecol Plants* 208:360–369 . doi: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.05.003>
- Borchert R, Renner SS, Calle Z, et al (2005) Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. *Nature* 433:627–629. doi: <https://doi.org/10.1038/nature03259>
- Borges MP, de Assis Prado CHB (2014) Relationships between leaf deciduousness and flowering traits of woody species in the Brazilian neotropical savanna. *Flora Morphol Distrib Funct Ecol Plants* 209:73–80. doi: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.10.004>
- Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, et al (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 - Struct Funct* 19:296–304. doi: <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0391-2>
- Bucci SJ, Scholz FG, Goldstein G, et al (2008) Water relations and hydraulic architecture in Cerrado trees: Adjustments to seasonal changes in water availability and evaporative demand. *Brazilian J. Plant Physiol.* 20:233–245. doi: <https://doi.org/10.1590/S1677-04202008000300007>
- Chaves Filho JT, Stacciarini-Seraphin E (2001) Alteração no potencial osmótico e teor de carboidratos solúveis em plantas jovens de lobeira (*Solanum lycocarpum* St.-Hil.) em resposta ao estresse hídrico. *Rev Bras Botânica* 24:199–204. doi: <https://doi.org/10.1590/S0100-84042001000200010>
- Chaves MM, Pereira JS, Maroco J, et al (2002) How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. *Ann Bot* 89:907–916 . doi: <https://doi.org/10.1093/aob/mcf105>
- Chaves MM, Flexas J, Pinheiro C (2009) Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. *Ann. Bot.* 103:551–560. doi: <https://doi.org/10.1093/aob/mcn125>
- Costa AA, Araújo GM de (2001) Comparação da vegetação arbórea de cerrado e de cerrado na Reserva do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. *Acta Bot Brasilica* 15:63–72. doi: <https://doi.org/10.1590/S0102-33062001000100008>
- Chow PS, Landsmann SM (2004) A method for routine measurements of total sugar and starch content in woody plant tissues. *Tree Physiol* 24:1129–1136 . doi: <https://doi.org/10.1093/treephys/24.10.1129>
- Demmig-Adams B, Adams WW (1996) The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends Plant Sci.* 1:21–26. doi: [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(96\)80019-7](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(96)80019-7)

- Dubois M, Gilles KA, Hamilton JK, et al (1956) Colorimetric Method for Determination of Sugars and Related Substances. *Anal Chem* 28:350–356. doi: <https://doi.org/10.1021/ac60111a017>
- Ehleringer JR, Mooney HA (1978) Leaf hairs: Effects on physiological activity and adaptive value to a desert shrub. *Oecologia* 37:183–200. doi: <https://doi.org/10.1007/BF00344990>
- Franco AC (1998) Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, an evergreen savanna species. *Plant Ecol* 136:69–76. doi: <https://doi.org/10.1023/A:1009763328808>
- Franco AC, Bustamante M, Caldas LS, et al (2005) Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees - Struct Funct* 19:326–335. doi: <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0394-z>
- Fox J (2005) The R Commander: A Basic Statistics Graphical User Interface to R. *J Stat Softw* 14:1–42. doi: 10.1234/12345678
- Fournier, L.A. (1974). Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24:422-423.
- Genty B, Briantais JM, Baker NR (1989) The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim Biophys Acta - Gen Subj* 990:87–92 . doi: [https://doi.org/10.1016/S0304-4165\(89\)80016-9](https://doi.org/10.1016/S0304-4165(89)80016-9)
- Groom PK, Lamont BB (1999) Which common indices of sclerophylly best reflect differences in leaf structure? *Ecoscience* 6:471–474. doi: <https://doi.org/10.1080/11956860.1999.11682537>

- Goldstein G, Meinzer FC, Bucci SJ, et al (2008) Water economy of Neotropical savanna trees: Six paradigms revisited. *Tree Physiol* 28:395–404. doi: <https://doi.org/10.1093/treephys/28.3.395>
- González JA, Gallardo MG, Boero C, et al (2007) Altitudinal and seasonal variation of protective and photosynthetic pigments in leaves of the world's highest elevation trees *Polylepis tarapacana* (Rosaceae). *Acta Oecologica* 32:36–41. doi: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2007.03.002>
- Hoffmann WA, Franco AC, Moreira MZ, Haridasan M (2005) Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Funct. Ecol.* 19:932–940. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01045.x>
- Horton P, Ruban A V., Walters RG (1996) REGULATION OF LIGHT HARVESTING IN GREEN PLANTS. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 47:655–684. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.47.1.655>
- Inoue, M. T. (2010). Teor de clorofila de seis espécies arbóreas sob influência da poeira de cimento. *Floresta*,40(2). doi: <https://doi.org/10.5380/rf.v40i2.17841>
- Ishida A, Harayama H, Yazaki K, et al (2010) Seasonal variations of gas exchange and water relations in deciduous and evergreen trees in monsoonal dry forests of Thailand. *Tree Physiol* 30:935–945. doi: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq025>
- Jackson PC, Meinzer FC, Bustamante M, et al (1999) Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiol* 19:717–724. doi: <https://doi.org/10.1093/treephys/19.11.717>
- Lenza E, Klink CA (2006) Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Rev Bras Botânica* 29:627–638. doi: <https://doi.org/10.1590/S0100-84042006000400013>

- Lichtenthaler H, Wellburn A (1983) Determinations of total carotenoids and chlorophylls b of leaf extracts in different solvents. *Biochem Soc Trans* 11:591–592. doi: <https://doi.org/10.1042/bst0110591>
- Lichtenthaler, Hartmut K. (1996). Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. *Journal of plant physiology*, v. 148, n. 1-2, p. 4-14. doi: [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(96\)80287-2](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(96)80287-2)
- Long SP, Humphries S, Falkowski PG (1994) Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 45:633–662. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.45.060194.003221>
- Lüttge U, Haridasan M, Fernandes GW, et al (1997) Photosynthesis of mistletoes in relation to their hosts at various sites in tropical Brazil. *Trees - Struct Funct* 12:167–174. doi: <https://doi.org/10.1007/s004680050136>
- Mantovani W, Martins FR (1988) Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Moji Guaçu, Estado de São Paulo. *Acta Bot Brasilica* 11:101–112
- Medina E, Francisco M (1994) Photosynthesis and water relations of savanna tree species differing in leaf phenology. *Tree Physiol* 14:1367–1381. doi: <https://doi.org/10.1093/treephys/14.12.1367>
- Meinzer FC, Goldstein G, Franco AC, et al (1999) Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Funct Ecol* 13:273–282. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1999.00313.x>
- Meziane D, Shipley B (1999) Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: Effects of irradiance and nutrient availability. *Plant, Cell Environ* 22:447–459. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1999.00423.x>

- Moreira ASFP, Queiroz ACL, Barros FDV, et al (2013) Do leaf traits in two *Dalbergia* species present differential plasticity in relation to light according to their habitat of origin? *Aust J Bot* 61:592–599 . doi: <https://doi.org/10.1071/BT13248>
- Niinemets Ü (2001) Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* 82:453–469. doi: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0453:GSCCOL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0453:GSCCOL]2.0.CO;2)
- Talora DC, Takahasi a., Bencke CC, et al (2000) Phenology of Atlantic Rain Forest Trees: A Comparative Study. *Biotropica* 32:811–823. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00620.x>
- Tholen D, Boom C, Zhu XG (2012) Opinion: Prospects for improving photosynthesis by altering leaf anatomy. *Plant Sci.* 197:92–101. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2012.09.005>
- Nicotra AB, Leigh A, Boyce CK, et al (2011) The evolution and functional significance of leaf shape in the angiosperms. *Funct Plant Biol* 38:535–552. doi: <https://doi.org/10.1071/FP11057>
- Niinemets Ü, Kull O (1998) Stoichiometry of foliar carbon constituents varies along light gradients in temperate woody canopies: Implications for foliage morphological plasticity. *Tree Physiol* 18:467–479 . doi: <https://doi.org/10.1093/treephys/18.7.467>
- Oliveira PE (1998) Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de cerrado. *Cerrado Ambient e Flora* 169–192
- Paviani, T.I. (1978). Anatomia vegetal e cerrado. *Ciência e Cultura* 30:1077-1086.
- Prado CHB a., Moraes J a. PV De (1997) Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica* 33:103–112. doi: <https://doi.org/10.1023/A:1022183423630>

- Prado CHB, Wenhui Z, Rojas MHC, Souza GM (2004) Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. *Brazilian J Plant Physiol* 16:7–16. doi: <https://doi.org/10.1590/S1677-04202004000100002>
- Pilon NAL, Giassi R, Giselda U, et al (2015) Padrões fenológicos de 111 espécies de Cerrado em condições de cultivo. *Hoehnea* 42:425–443. doi: <https://doi.org/10.1590/2236-8906-07/2015>
- Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, et al (2009) Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol* 182:565–588. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x>
- R Development Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. R Found. Stat. Comput. Vienna, Austria.
- Read J, Edwards C, Sanson GD, Aranwela N (2000) Relationships between sclerophylly, leaf biomechanical properties and leaf anatomy in some Australian heath and forest species. *Plant Biosyst* 134:261–277. doi: <https://doi.org/10.1080/11263500012331350445>
- Reddy AR, Chaitanya KV, Vivekanandan M (2004) Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *J. Plant Physiol.* doi: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.01.013>
- Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, et al (2003) The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. *Int J Plant Sci* 164:S143–S164. doi: <https://doi.org/10.1086/374368>
- Rogério G, Cuzzuol F, Clippel K (2009) Aspectos eco fisiológicos de *Sinningia aghensis* Chautems em condições de campo 1. 36:73–81

- Rossatto DR, Hoffmann WA, de Carvalho Ramos Silva L, et al (2013) Seasonal variation in leaf traits between congeneric savanna and forest trees in Central Brazil: Implications for forest expansion into savanna. *Trees - Struct Funct* 27:1139–1150 . doi: <https://doi.org/10.1007/s00468-013-0864-2>
- Ronquim CC, Prado CHBA, de Souza JP (2009) Growth, photosynthesis and leaf water potential in young plants of *Copaifera langsdorffii* Desf. (Caesalpiniaceae) under contrasting irradiances. *Brazilian J Plant Physiol* 21:197–208. doi: 00.0000/S00000-000-0000-0
- Salleo S, Nakdini A (2000) Sclerophylly: Evolutionary advantage or mere epiphenomenon? *Plant Biosyst* 134:247–259. doi: <https://doi.org/10.1080/11263500012331350435>
- Sarmiento G, Monasterio M (1975) A critical consideration of the environmental conditions associated with the occurrence of savanna ecosystems in tropical America. In: *Tropical Ecological Systems*. pp 223–250. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-642-88533-4_16
- Silvério D V., Lenza E (2010) Fenologia de espécies lenhosas em um cerrado típico no Parque Municipal do Bacaba, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil. *Biota Neotrop* 10:205–216 . doi: <https://doi.org/10.1590/S1676-06032010000300024>
- Sobrado MA, Medina E (1980) General morphology, anatomical structure, and nutrient content of sclerophyllous leaves of the “bana” vegetation of Amazonas. *Oecologia* 45:341–345 . doi: <https://doi.org/10.1007/BF00540202>
- Somavilla NS, Kolb RM, Rossatto DR (2014) Leaf anatomical traits corroborate the leaf economic spectrum: a case study with deciduous forest tree species. *Rev Bras Bot* 37:69–82. doi: <https://doi.org/10.1007/s40415-013-0038-x>

- Souza MC, Franco AC, Haridasan M, et al (2015) The length of the dry season may be associated with leaf scleromorphism in cerrado plants. *An Acad Bras Cienc* 87:1691–1699. doi: <https://doi.org/10.1590/0001-376520150381>
- Turner NC (1986) *Adaptation to Water Deficits : A Changing Perspective*.
- Valladares F, Niinemets Ü (2008) Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 39:237–257. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>
- Villar R, Ruiz-Robledo J, Uberta JL, Poorter H (2013) Exploring variation in leaf mass per area (LMA) from leaf to cell: An anatomical analysis of 26 woody species. *Am J Bot* 100:1969–1980 . doi: <https://doi.org/10.3732/ajb.1200562>
- Vitarelli NC, Riina R, Cassino MF, Meira RMSA (2016) Trichome-like emergences in *Croton* of Brazilian highland rock outcrops: Evidences for atmospheric water uptake. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 22:23–35. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2016.07.002>
- Wei H, Luo T, Wu B (2016) Optimal balance of water use efficiency and leaf construction cost with a link to the drought threshold of the desert steppe ecotone in northern China. *Ann Bot* 118:541–553. doi: <https://doi.org/10.1093/aob/mcw127>
- Williams RJ, Myers BA, Muller WJ, et al (1997) Leaf phenology of woody species in a North Australian tropical savanna. *Ecology* 78:2542–2558. doi: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[2542:LPOWSI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[2542:LPOWSI]2.0.CO;2)
- Witkowski ETF, Lamont BB (1991) Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 88:486–493. doi: <https://doi.org/10.1007/BF00317710>

- Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JHC, et al (2005) Assessing the generality of leaf trait of global relationships. *New Phytol* 166:485–496. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01349.x>
- Xu X, Peng G, Wu C, et al (2008) Drought inhibits photosynthetic capacity more in females than in males of *Populus cathayana*. *Tree Physiol* 28:1751–9 . doi: <https://doi.org/10.1093/treephys/28.11.1751>
- Zar, J.H. (1998). *Biostatistical analysis*. New Jersey, Prentice–Hall
- Zhang JL, Zhu JJ, Cao KF (2007) Seasonal variation in photosynthesis in six woody species with different leaf phenology in a valley savanna in southwestern China. *Trees - Struct Funct* 21:631–643. doi: <https://doi.org/10.1007/s00468-007-0156-9>
- Zhu SD, Song JJ, Li RH, Ye Q (2013) Plant hydraulics and photosynthesis of 34 woody species from different successional stages of subtropical forests. *Plant, Cell Environ* 36:879–891. doi: <https://doi.org/10.1111/pce.12024>