
Ciências Biológicas - Noturno

Anna Carolina Gressler Bressan

“Crescimento de raízes e respostas ecofisiológicas de *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii* (Styracaceae) a diferentes tipos de solos”

Anna Carolina Gressler Bressan

“Crescimento de raízes e respostas ecofisiológicas de *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii* (Styracaceae) a diferentes tipos de solos”

Orientador: PROF. DR. GUSTAVO HABERMANN

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” - Câmpus de Rio Claro, para obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Rio Claro
2011

581.1 Bressan, Anna Carolina Gressler
B843c Crescimento de raízes e respostas ecofisiológicas de *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii* (Styracaceae) a diferentes tipos de solos / Anna Carolina Gressler Bressan. - Rio Claro : [s.n.], 2011
42 f. : il., gráfs., tabs., fots.

Trabalho de conclusão de curso (bacharelado - Ciências Biológicas - Noturno) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro

Orientador: Gustavo Habermann

1. Fisiologia vegetal. 2. Ecofisiologia de plantas do cerrado. 3. Comprimento radicular. 4. Fatores edáficos. 5. Cerrado. I. Título.

Ficha Catalográfica elaborada pela STATI - Biblioteca da UNESP
Campus de Rio Claro/SP

SUMÁRIO

1. Resumo.....	4
2. Introdução.....	5
3. Dificuldades encontradas.....	7
4. Material & métodos.....	8
5. Resultados.....	14
6. Discussão.....	25
7. Considerações finais.....	28
8. Referências bibliográficas.....	29
9. Anexo – Artigo publicado.....	I

1. Resumo

É comum congêneres do cerrado brasileiro mostrarem-se morfológicamente semelhantes, mas com padrão de ocorrência distinto. O sucesso de uma espécie em um hábitat é fortemente dependente de seu desempenho ecofisiológico, que pode relacionar-se aos recursos naturais de seu ambiente. Hipotetiza-se fundamentalmente que os referidos congêneres apresentam diferentes taxas de crescimento radicular, e o solo também pode representar fator determinante para a ocorrência de espécies de cerrado. Diante disso, também é admitida a hipótese de que esses congêneres apresentam maior crescimento se cultivados em solo de cerrado ou solos relacionados às áreas dos fragmentos de cerrado em que ocorrem, do que quando cultivados em solos mais férteis. Ainda, baseando-se em observações de campo, supõe-se que dentre os congêneres, *S. ferrugineus* deve ter o maior crescimento de raízes e o menor crescimento da parte aérea. Também é provável que *S. camporum* mostre a maior plasticidade de crescimento em resposta à fertilidade do solo, dada sua ampla ocorrência em relação a diferentes hábitats. Para testar essas hipóteses, objetiva-se medir o crescimento da raiz principal em solo de cerrado *s.s.*, através de observações em rizotron. Também serão medidas as taxas de crescimento da raiz principal, a altura da planta, número de folhas e ganho total de biomassa dos três congêneres em resposta a dois solos com características e fertilidades contrastantes. Um dos solos será originário de um fragmento de cerrado *s.s.* e o outro, um substrato utilizado para viveiros de plantas nativas florestais da região. Será um experimento com nove repetições (rizotrons). O crescimento da raiz principal será medido em intervalos de 10 dias, até 180 dias de cultivo. A biomassa total final será medida através de coleta destrutiva. Os fatores estudados serão as três espécies e os dois tipos de solo. Constituir-se-á de um experimento fatorial (Two-Way ANOVA), em que serão testadas, separadamente algumas variáveis-resposta de crescimento (taxa de crescimento da raiz principal; altura da planta; número de folhas; ganho de biomassa total da planta; biomassa de folhas; biomassa do ramo principal, ramos e pecíolos; área foliar e área foliar específica). As médias poderão ser comparadas pelo teste Tukey ($\alpha=0,05$) ou outro teste mais adequado, segundo a análise dos dados e de acordo com a literatura específica.

Palavras-chave: Comprimento radicular, fatores edáficos, cerrado.

2. Introdução

Atualmente é aceito que a distribuição da vegetação do cerrado no neotrópico tenha sofrido influência de vários fatores co-ocorrentes e das características regionais, tais como chuva sazonal, baixa fertilidade edáfica e incêndios, além das flutuações climáticas do quaternário (Oliveira Filho & Ratter, 2000; Oliveira Filho & Ratter, 2002; Simon et al., 2009). Contudo o declínio da umidade pode ter desencadeado mecanismos evolutivos envolvidos na formação dessa nova flora savânica. Logo, a aridez neotropical, acentuada durante parte do quaternário, teria sido importante para a ocorrência de incêndios, que devem ter contribuído para o empobrecimento do solo, pela volatilização de nutrientes (Ross, 1992; Oliveira Filho & Ratter, 2002).

Após seleção e adaptação, a vegetação do cerrado passou a ser competitiva em áreas com fogo frequente (Simon et al., 2009), solos de baixa fertilidade, profundos e de alta capacidade de drenagem. Mas também, um dos maiores desafios de sobrevivência enfrentado pela vegetação savânica teria sido a restrição hídrica (Schrire et al., 2005) que, ao final do Mioceno e início do Plioceno (Simon et al., 2009), tornou-se intensa.

Corroborando essa hipótese de restrição hídrica, uma das primeiras observações (Rawitscher, 1948) comprovou que muitas espécies lenhosas do cerrado mostram raízes profundas. Portanto, a água não seria fator limitante para as plantas de cerrado atualmente (Ferri, 1977), mas teria sido para seus ancestrais no passado, nos períodos de maior limitação hídrica durante as glaciações do quaternário (Simon et al., 2009). De fato, espécies de savana da família Leguminosae mostram-se recentemente derivadas de ancestrais de floresta seca ou úmida (Schrire et al., 2005). Contudo, a partir de pesquisas realizadas nos anos 80, demonstrou-se que espécies lenhosas do cerrado mostram forte resistência estomática mesmo durante a estação seca (Johnson et al., 1983; Moraes et al., 1989; Perez & Moraes, 1991; Mattos et al., 1997).

O clima do cerrado brasileiro é caracterizado pela sazonalidade da precipitação, com uma estação seca (maio a setembro) e uma chuvosa (outubro a abril). Durante a estação seca, a demanda evaporativa atmosférica, ou déficit de pressão de vapor (DPV), é maior que durante a estação chuvosa. Assim, a baixa precipitação associada ao maior DPV torna o cerrado um ambiente estressante para a sobrevivência de plantas vasculares (Bucci et al., 2008a).

As diferenças entre o cerrado e as florestas adjacentes não se restringem apenas à estrutura do ambiente, mas também à composição florística. Grosso modo, espécies mais

adaptadas às regiões com maior déficit hídrico são as que demonstram maior sucesso adaptativo na região dos cerrados (Felfili & Junior, 1992; Hoffmann & Franco, 2003; Haridasan, 2008). Logo, diferenças na profundidade das raízes e arquitetura hidráulica são importantes fatores na determinação do sucesso de espécies habitantes dos cerrados, em comparação a espécies habitantes de florestas.

Uma das principais diferenças entre espécies do cerrado e de floresta é sua relação com a água. Plantas lenhosas do cerrado possuem capacidade de manter suas relações homeostáticas internas semelhantes, durante a estação seca e a chuvosa (Prado et al., 2004), enquanto espécies de floresta não apresentam tal habilidade sob as mesmas condições (Meinzer et al., 1999; Bucci et al., 2005).

Algumas características que contribuem para a manutenção destas relações homeostáticas internas incluem ajustes na arquitetura hidráulica, resistência e eventuais reparos em cavitações do xilema e sistema radicular profundo para acesso à umidade em sub-superfície (Jackson et al., 1999). De fato, plantas lenhosas do cerrado têm maior habilidade em acessar água em camadas mais profundas do solo do que espécies de floresta, garantindo-lhes maior sobrevivência, sobretudo durante a estação seca (Hoffmann et al., 2004). Ainda, sendo o cerrado um ambiente com recursos hídricos e nutricionais limitantes (Haridasan, 2008), o crescimento radicular inicial é supostamente muito importante para o estabelecimento de espécies.

No cerrado, as diminuições intensas no potencial da água do solo (Ψ_{wsolo}) ocorrem nas camadas até 1-2 m de profundidade (Quesada et al., 2004, 2008). Isso certamente reflete no potencial da água na folha. De fato, em espécies lenhosas da Patagônia com raízes profundas o potencial da água na folha medido antes do alvorecer (*predawn*, Ψ_{pd}) oscila ao redor de -1,0 MPa, enquanto espécies com sistema radicular superficial apresentam Ψ_{pd} ao redor de -4,0 MPa e mostram características que sugerem especialização na captação hídrica de chuvas rápidas e pouco intensas (Bucci et al., 2009).

Também é conhecido que plantas de florestas apresentam menos biomassa acumulada em suas raízes, além das mesmas não apresentarem sistemas radiculares tão extensos, características que as desqualificam para sobreviver em um ambiente tão estressante e sazonal. (Hoffmann & Franco, 2003; Sternberg et al., 2004).

Diferenças morfofisiológicas, como as evidentes entre espécies de cerrado e de floresta (Hao et al., 2008), podem ser alvo de seleção para sobrevivência, segundo os recursos disponíveis. Neste sentido, são comuns congêneres do cerrado mostrarem-se morfológicamente semelhantes, mas com padrão de ocorrência distinto. *Styrax camporum* foi presente em 60%

das coletas ([Programa-Biota-Fapesp](#)) em áreas de cerrado e mata ciliar. *S. ferrugineus* foi encontrado em 50% dessas coletas em cerrado *strictu sensu* (s.s.) e *S. pohlii* em 65% das coletas em matas de brejo, mata ciliar e cerrado.

Assim, poderia ser vantajoso para *S. ferrugineus* se esta espécie apresentasse sistema radicular profundo, com altas taxas de crescimento, atingindo mais rapidamente camadas profundas do solo. Isso possibilitaria à espécie explorar camadas de solo mais úmidas e apresentar-se menos vulnerável aos estresses hídricos mais severos que ocorrem no cerrado *strictu sensu* (s.s.), fisionomia onde há maior distribuição e ocorrência desta espécie.

O presente trabalho teve por objetivos medir a taxa de crescimento inicial das raízes e caule de *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii* em rizotron. Duas questões foram alvo de interesse: 1) As espécies mencionadas mostram diferentes taxas de crescimento radicular inicial? 2) As taxas de crescimento, assim como a incorporação de biomassa e área foliar mostram plasticidade em resposta a diferentes solos, especificamente à sua fertilidade? Além disso, são discutidas as possíveis vantagens que as características de crescimento de cada espécie poderiam conferir para explicar seus padrões de distribuição e ocorrência nas diferentes fisionomias de cerrado.

3. Dificuldades encontradas

Inicialmente, era necessário que todas as plantas transferidas para os rizotrons tivessem o mesmo tamanho, o que gerou certa dificuldade, pois as sementes de *S. ferrugineus* demoraram mais que o esperado para germinar.

Outro problema encontrado foi o tempo de permanência das plantas de *S. pohlii* no gerbox, pois uma vez que as sementes de *S. ferrugineus* não germinavam, foi necessário que esperássemos um tempo maior para transplantar as mudas de *S. pohlii*. Já as mudas de *S. camporum*, cujas sementes apresentaram germinação bem distribuída no tempo, mantiveram-se disponíveis em número e idade apropriadas para o início do experimento. Logo, a demora da germinação das sementes de *S. ferrugineus* foi um importante fator limitante para o início do experimento.

Após o início do experimento (transplante de todas as mudas para os rizotrons), todas as plântulas tiveram uma boa aclimação aos novos vasos, exceto alguns exemplares de *S. pohlii*, cujas raízes levaram maior tempo para se desenvolver.

Ao longo do projeto mais plântulas de *S. pohlii*, localizadas em tubos com solo de cerrado continuaram a morrer, principalmente a partir do mês de outubro, mas não houve taxas de mortalidade relevantes em nenhuma outra espécie.

4. Material & métodos

Material Vegetal

Foram utilizadas plântulas de *Styrax ferrugineus* Nees & Mart., *S. camporum* Pohl. e *S. pohlii* A. DC., cujas sementes foram coletadas e armazenadas (*S. camporum* e *S. ferrugineus*) em recipientes herméticos, no escuro, em geladeira, à 5-8°C.

O local de coleta de *S. camporum* (abril a julho/2008) foi um fragmento de cerradão de 38,7 ha, localizado em Corumbataí-SP (22°15' S e 47°00' W), com altitude de 880 a 810 m.

Os frutos de *S. ferrugineus* foram coletados em um fragmento de cerrado s.s. de 260 ha, na Reserva Biológica de Mogi-Guaçu, pertencente ao Instituto de Botânica (Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo) (22°15' S e 47°08' W), no distrito de Martinho Prado, pertencente ao município de Mogi-Guaçu-SP, com 680 m de altitude.

Os frutos de *S. pohlii* foram coletados em um fragmento de mata de brejo, localizado nos arredores do distrito de Ajapi-SP (24°00' S e 75°30' W), pertencente ao município de Rio Claro-SP, próximo à estrada vicinal Rio Claro-Corumbataí.

Após a coleta dos frutos, as sementes foram despulpadas e postas para secar a sombra por um dia e, em seguida, postas para germinar.

Condições de Germinação

As sementes foram postas para germinar em vermiculita, em gerbox transparentes, dentro de incubadoras do tipo BOD, no claro e a 25°C.

As sementes de *S. camporum* foram postas para germinar 20 dias antes da semeadura de *S. ferrugineus* e *S. pohlii*, uma vez que se considerou (erroneamente) que sementes de *S. camporum* levariam aproximadamente 40 dias para germinar e as outras duas espécies, cerca de 20 a 25 dias. Porém, observou-se que as sementes de *Styrax ferrugineus* foram as que mais demoraram a germinar, e não as de *S. camporum*.

Devido à lenta germinação das sementes de *S. ferrugineus*, alguns tratamentos de estímulo à germinação foram aplicados. O primeiro deles consistiu no choque térmico de suas sementes, por meio de água quente ($95 \pm 2^\circ\text{C}$) aplicada sobre as sementes dispostas em peneira de malha 1,5 mm.

O segundo tratamento consistiu na embebição das sementes em solução de *Ethrel*®, a 500 mg.L⁻¹(P.A.) visando-se a liberação de etileno no tecido seminal, que pode ser estimulante para a germinação (Taiz, 2006).

Um terceiro tratamento foi a aplicação de acetileno, um gás quimicamente semelhante ao etileno e que pode agir no tecido por mecanismo semelhante ao etileno. Para a produção de acetileno, sementes embebidas (24 h) em água permaneceram em contato com fumaça liberada pela queima (contato com água) de rochas de carbureto por 24 horas. De fato, o gás etileno é um hormônio vegetal que pode ser liberado da combustão de biomassa do cerrado, podendo acelerar ou estimular a germinação de espécies do cerrado, muito embora os efeitos do fogo no cerrado sobre a germinação sejam mais relacionados à quebra de dormência das sementes pela alta temperatura, como destacam [Zaidan & Carreira \(2008\)](#).

A água quente rendeu resultado positivo, tendo acelerado a germinação, em relação às sementes que não receberam tratamento algum (tratamento controle). No entanto, comparado à aplicação de *Ethrel*®, o uso de água quente mostrou germinabilidade muito semelhante. Já a utilização de fumaça de acetileno não mostrou resultados aparentemente diferentes das sementes não tratadas. Esses resultados sugerem que sementes de *S. ferrugineus* necessitam de tratamentos para quebra de dormência física e/ou fisiológica. Contudo, tais dados não foram testados estatisticamente e não são conclusivos, mesmo porque estes testes não faziam parte dos objetivos originais do trabalho.

Após a germinação e início do desenvolvimento, as plântulas mais vigorosas foram selecionadas e transferidas para os vasos do tipo rizotrons, tomando-se o cuidado de plantá-las próximas às paredes (de vidro) dos rizotrons.

Rizotrons

Os rizotrons foram confeccionados com tubos de PVC (tipo esgoto, com 150 mm de diâmetro e 4 mm de espessura) de 100 cm de altura. Os tubos foram cortados (para aplicação de chapa de vidro) longitudinalmente, de forma que 2/3 de seu volume fosse preservado para preenchimento com solo. No plano de corte (12 cm x 100 cm) foi colada chapa de vidro transparente de 6 mm de espessura, utilizando-se pasta de silicone; a chapa de vidro foi reforçada à estrutura com tiras de câmara de motocicleta, de modo a amparar o vidro ao tubo.

A parede interna de vidro foi coberta por uma lona com uma face branca, voltada para fora, a fim de refletir a luz, e uma preta, voltada para dentro, a fim de escurecer o interior do tubo, evitando-se o fototropismo negativo das raízes. Assim, a parede de vidro permitiu a visualização do sistema radicular. A lona era retirada e retornada por dispositivos de velcro, para as avaliações do comprimento (cm) das raízes.

Os rizotrons foram posicionados em uma estrutura de madeira, com 80 graus de inclinação em relação ao piso, possibilitando o crescimento das raízes junto à face transparente

e facilitando a visualização das raízes e obtenção das medidas. O sistema montado permaneceu ao ar livre e não dentro de casa de vegetação, para evitar aquecimento desnecessário (Fotografia 1).

Cada tubo recebeu cerca de 10 litros dos diferentes tipos de solo (substrato comercial florestal solomax-Eucatex[®] e solo original, peneirado do fragmento de cerrado *s.s.*) (Fotografia 2). O solo e o substrato florestal foram caracterizados química (Tabelas 1 e 2) e fisicamente (Tabela 3). Os solos utilizados nos tubos permaneceram na capacidade de campo de retenção de água (sem deficiência hídrica).

Tabela 1. Resultado da análise da fertilidade do solo e valores da concentração de macronutrientes de diferentes tipos de solo, avaliado na profundidade de 0 a 30 cm.

	pH	M.O.	P resina	Al ³⁺	H + Al	K	Ca	Mg	SB	CTC	V%	S
	(CaCl ₂)	(g.dm ⁻³)	(mg.dm ⁻³)	-----mmol carga dm ⁻³ -----								(mg.dm ⁻³)
1	4,0	12	1	9	47	0,3	1	1	2	49	4	3
2	4,7	45	8	3	56	1,1	10	28	39	95	41	44

Laboratório de Fertilidade do Solo - Departamento de Ciência do Solo (FCA-Unesp, Botucatu-SP)

1 = solo do fragmento de cerrado *strictu sensu* em Itirapina-SP (22°13' S e 47°53' W)

2 = substrato - solo de barranco, areia lavada e substrato comercial (solomax-Eucatex[®]), na proporção (volumétrica) de 3:2:1

Tabela 2. Resultado da análise do conteúdo de micronutrientes de diferentes tipos de solo, avaliado na profundidade de 0 a 30 cm.

	B	Cu	Fe	Mn	Zn
	-----mg dm ⁻³ -----				
1	0,15	0,3	90	0,9	0,1
2	0,28	1,3	48	1,9	0,8

Laboratório de Fertilidade do Solo - Departamento de Ciência do Solo (FCA-Unesp, Botucatu-SP)

1 = solo do fragmento de cerrado *strictu sensu* em Itirapina-SP (22°13' S e 47°53' W)

2 = substrato - solo de barranco, areia lavada e substrato comercial (solomax-Eucatex[®]), na proporção (volumétrica) de 3:2:1

Tabela 3. Resultado de análise granulométrica e de textura (0-30 cm de profundidade) de diferentes tipos de solo

	Areia grossa	Areia fina	Areia total	Argila (em NaOH)	Argila natural (em H ₂ O)	Silte	Textura	Densidade aparente
	----- (g kg ⁻¹) -----							(g.cm ⁻³)
1	553	363	916	73	38	11	Arenosa	1,43
2	155	354	508	397	144	95	Areno-argilosa	1,09

Laboratório de Física do Solo - Departamento de Ciência do Solo (FCA-Unesp, Botucatu-SP)

1 = solo do fragmento de cerrado *strictu sensu* em Itirapina-SP (22°13' S e 47°53' W)

2 = substrato - solo de barranco, areia lavada e substrato comercial (solomax-Eucatex[®]), na proporção volumétrica de 3:2:1

Crescimento da raiz principal

Após as plântulas terem sido consideradas como estabelecidas nos rizotrons (14/08/2009), a lona foi aberta para demarcação da ponta das raízes com fita colorida e, em seguida, a lona foi novamente fechada. Foram realizadas avaliações nos dias 21/08 (7 dias após transplante, DAT), 31/08 (17 DAT), 16/09 (33 DAT), 4/10 (51 DAT), 23/10 (70 DAT) e 7/11 (85 DAT), perfazendo um total de seis avaliações, durante 85 dias de crescimento. A distância entre a última marcação de fita e a ponta da raiz no dia da avaliação foi medida com uma régua milimetrada. Logo, foi possível saber o quanto a raiz cresceu durante o intervalo de tempo entre uma medição e outra (Magalhães Filho et al., 2008), expressando-se os resultados em cm (comprimento acumulado de raízes).

Após os 85 dias de crescimento (07/11/2009), não se demarcou novamente a ponta das raízes, porque as raízes das plantas já se apresentavam no fundo dos rizotrons, limitando a determinação de diferenças no crescimento ao longo de mais dias.



Fotografia 1. Distribuição dos rizotrons no Jardim Experimental do IB – Unesp de Rio Claro. Detalhe da estrutura de madeira, onde os tubos apoiávam-se.



Fotografia 2. Rizotrons contendo substrato florestal (esquerda) e solo original do cerrado *strictu sensu* (direita).

Altura da planta e número de folhas.

Nas mesmas datas de avaliação do crescimento de raízes, mediu-se a altura das plantas (cm) através de uma régua milimetrada, considerando-se a distância entre o coleto até o meristema apical caulinar do ramo principal.

Concomitantemente, contou-se o número de folhas de cada planta, desde o colo até o ápice caulinar. Foram consideradas todas as folhas emitidas, mesmo as imaturas e senescentes ainda unidas pelo pecíolo às plantas. Folhas “desligadas” das plantas (que sofreram abscisão e permanecem sobre o solo do vaso/rizotron) não foram consideradas.

Avaliação de biomassa e área foliar

Para a determinação da área foliar (AF, cm²) inicial, foram selecionadas 12 plântulas de cada espécie, de igual tamanho ao das plantas transferidas para os rizotrons em agosto de 2009. As folhas foram desenhadas sobre papel sulfite (gramatura de 75g/m²) e devidamente recortadas em seu perímetro. Os moldes das folhas de cada planta foram pesados em balança de precisão e, do resultado da massa determinou-se a área foliar a partir da gramatura do papel, segundo os cálculos demonstrados abaixo.

$$\begin{array}{l} 75\text{g de papel} \text{-----} 10.000 \text{ cm}^2 \\ \text{Massa (g) dos moldes de papel} \text{-----} \times \text{ cm}^2 \end{array}$$

Para a determinação inicial de biomassa nessa mesma amostra de 12 plantas de cada espécie, foram separadas a raiz, o caule e as folhas de cada planta em saquinhos individuais, os quais foram postos para secar em estufa de circulação forçada de ar, a 60°C, até massa constante. Em seguida, cada saquinho teve seu conteúdo pesado e anotado.

Ao final do experimento (07/11/2009), as plantas foram removidas dos rizotrons com o máximo de cuidado para não terem as raízes danificadas, retirando-se o vidro e afastando-se o solo de cima da planta (fotografias 3 e 4). A área foliar e a biomassa de seis a nove plantas (repetições) de cada espécie crescida nos diferentes solos foram medidas pelos mesmos métodos descritos acima para a determinação da área foliar e biomassa.

Análise dos resultados

Foram estudados o fator espécie (três espécies) e o fator solo (dois tipos de solo) em delineamento experimental bi-fatorial (Two-Way ANOVA), utilizando-se de seis a nove repetições (rizotron com uma planta). Para o crescimento de raiz, caule e número de folhas, foi realizada uma ANOVA em cada data de avaliação. Para a área foliar, área foliar específica, razão de massa de folhas, biomassa total e dos diferentes órgãos, foi realizada uma ANOVA apenas ao final do experimento (85 dias após o transplante). Os resultados médios foram comparados pelo teste Tukey ($P < 0,05$).

5. Resultados

Crescimento de raiz, caule e número de folhas

O crescimento de raízes de *S. ferrugineus* e *S. camporum* foi semelhante ($P < 0,05$) em todas as seis avaliações efetuadas, independentemente do solo testado. Além disso, o crescimento radicular dessas duas espécies foi superior ($P < 0,05$) ao crescimento das raízes de *S. pohlii* nos dois tipos de solo, em todas as datas avaliadas. Para *S. pohlii*, o crescimento radicular foi o mesmo ($P < 0,05$) quando comparados os dois tipos de solo ao longo dos 85 dias de crescimento. Para *S. camporum*, o substrato florestal conferiu maior ($P < 0,05$) crescimento radicular que o solo de cerrado em todas as avaliações, com exceção dos 85 DAT. Já para *S. ferrugineus*, o substrato florestal somente conferiu maior ($P < 0,05$) crescimento radicular aos 33 e 51 DAT, tendo sido semelhante entre os meios de cultivo utilizados nas demais datas de avaliação (Fig. 1A).

Para o crescimento de caule, *S. ferrugineus* cultivado nos dois tipos de solo apresentou os menores valores, em relação aos outros dois genótipos (Fig. 1B). O crescimento de caule de *S. pohlii* e *S. camporum* cultivados em solo de cerrado foi semelhante ($P < 0,05$) em todas as avaliações efetuadas. Quando o cultivo foi realizado em substrato florestal, o crescimento caulinar de *S. pohlii* e *S. camporum* só não foi semelhante aos 17 e 33 DAT, datas em que o crescimento caulinar de *S. pohlii* foi maior que o de *S. camporum*, que foi maior que o de *S. ferrugineus*. Independentemente do tipo de solo testado, o crescimento do caule de *S. ferrugineus* foi sempre menor ($P < 0,05$) que o de *S. camporum* e *S. pohlii*. O crescimento caulinar de *S. ferrugineus* não sofreu influência ($P < 0,05$) do tipo de solo em nenhuma das datas avaliadas. Para *S. camporum*, este padrão de resposta foi semelhante, contudo seu crescimento caulinar medido aos 85 DAT foi maior ($P < 0,05$) no substrato florestal do que no solo de cerrado, tendo sido semelhante entre os tipos de solo em todas as outras avaliações.

Para *S. pohlii*, o crescimento caulinar só foi influenciado positivamente pelo substrato florestal aos 33 DAT, tendo sido semelhante entre os tipos de solo nas outras avaliações (Fig. 1B).

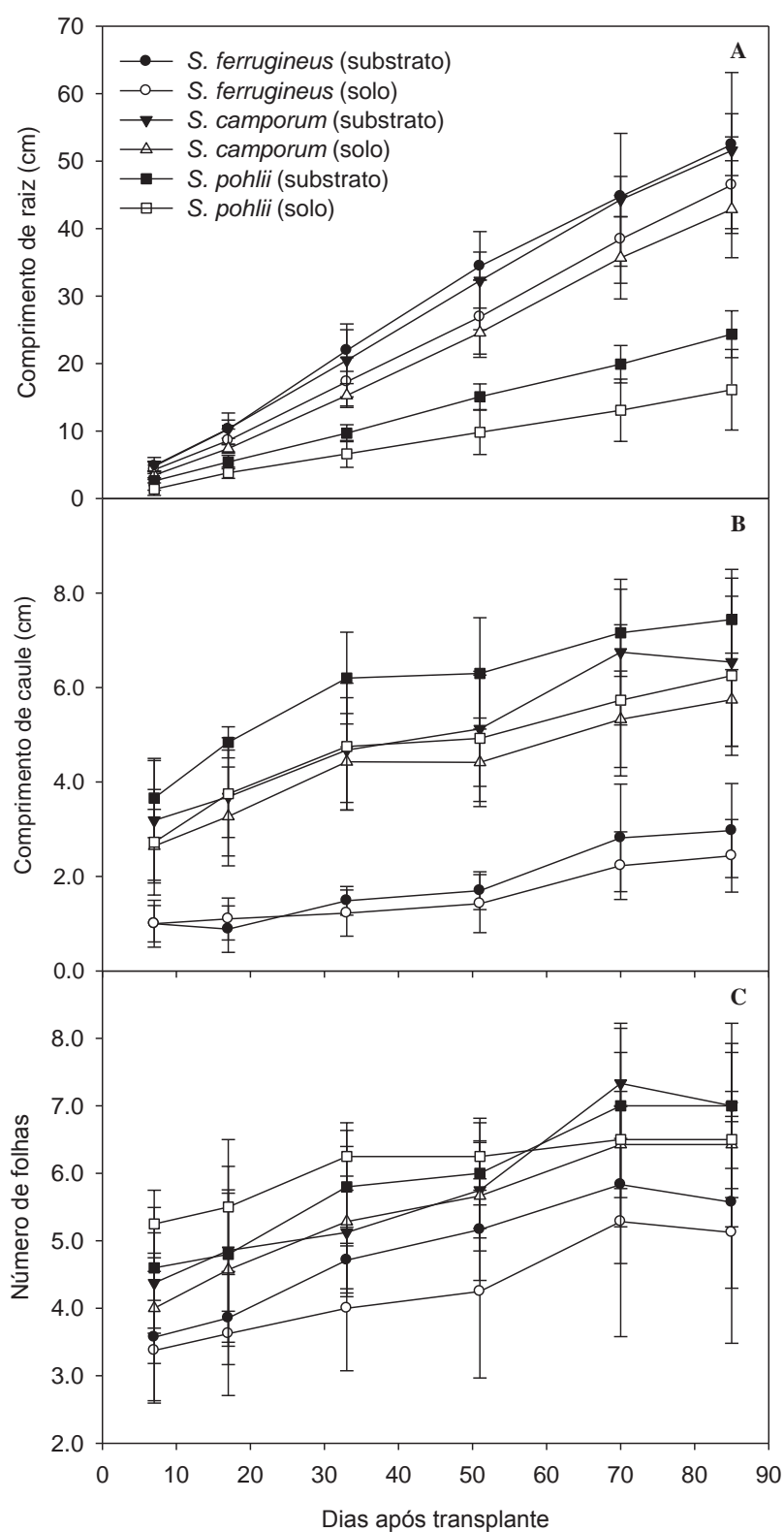


Figura 1. Comprimento de raiz (A), de caule (B) e número de folhas (C) de *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii* aos 7, 17, 33, 51, 70 e 85 dias após transplante para rizotrons contendo substrato florestal e solo de um fragmento de cerrado *strictu sensu*. Cada ponto representa a média de nove repetições; barras verticais representam o desvio padrão.



Fotografia 3. Detalhe do crescimento radicular de plantas de *Styrox ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii*, cultivados em solo de um fragmento de cerrado *strictu sensu*.

Observou-se variação relativamente grande para o parâmetro número de folhas (Fig. 1C). Quando as espécies foram cultivadas no substrato florestal, o número de folhas foi igual ($P < 0,05$) entre as três espécies, em todas as datas de avaliação. Em solo de cerrado, logo aos 7 DAT, o número de folhas de *S. pohlii* foi maior ($P < 0,05$) que o número de folhas de *S. camporum* e *S. ferrugineus*, que mostraram número de folhas semelhantes ($P < 0,05$) entre si. Aos 17 DAT para o solo de cerrado, o número de folhas de *S. pohlii* foi semelhante ($P < 0,05$) ao número de folhas de *S. camporum*, sendo que *S. camporum* e *S. ferrugineus* mostraram valores estatisticamente semelhantes; porém, *S. pohlii* apresentou mais ($P < 0,05$) folhas que *S. ferrugineus*. Aos 33 e 51 DAT para o solo de cerrado, *S. pohlii* e *S. camporum* mostraram igual ($P < 0,05$) número de folhas entre si, porém mais folhas que *S. ferrugineus*. Já aos 70 e 85 DAT para o solo de cerrado, o número de folhas entre as três espécies foi semelhante ($P < 0,05$). Também se observou que não houve influência ($P < 0,05$) do tipo de solo sobre o número de folhas para nenhuma das espécies (Fig. 1C).



Fotografia 4. Detalhe do crescimento radicular de plantas de *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii*, cultivados em substrato florestal.

Biomassa

Os valores iniciais de biomassa de raiz, caule, folha e biomassa total não serão apresentados, porque já foram mostrados no primeiro relatório e o efeito principal do tipo de solo sobre a incorporação de biomassa nos diferentes órgãos é observado principalmente ao final do período de crescimento.

A biomassa de raiz das plantas cultivadas em substrato florestal mostrou-se semelhante ($P < 0,05$) entre as três espécies. Mas quando se cultivou as plantas em solo de cerrado, *S. ferrugineus* apresentou menores ($P < 0,05$) valores em relação à *S. camporum* e *S. pohlii*, espécies estas que mostraram valores semelhantes ($P < 0,05$) entre si. Para *S. camporum* e *S. pohlii*, não houve influência do tipo de solo sobre a incorporação de biomassa de raiz. Para *S.*

ferrugineus, o substrato florestal conferiu maior biomassa de raiz comparada ao solo de cerrado (Fig. 2A).

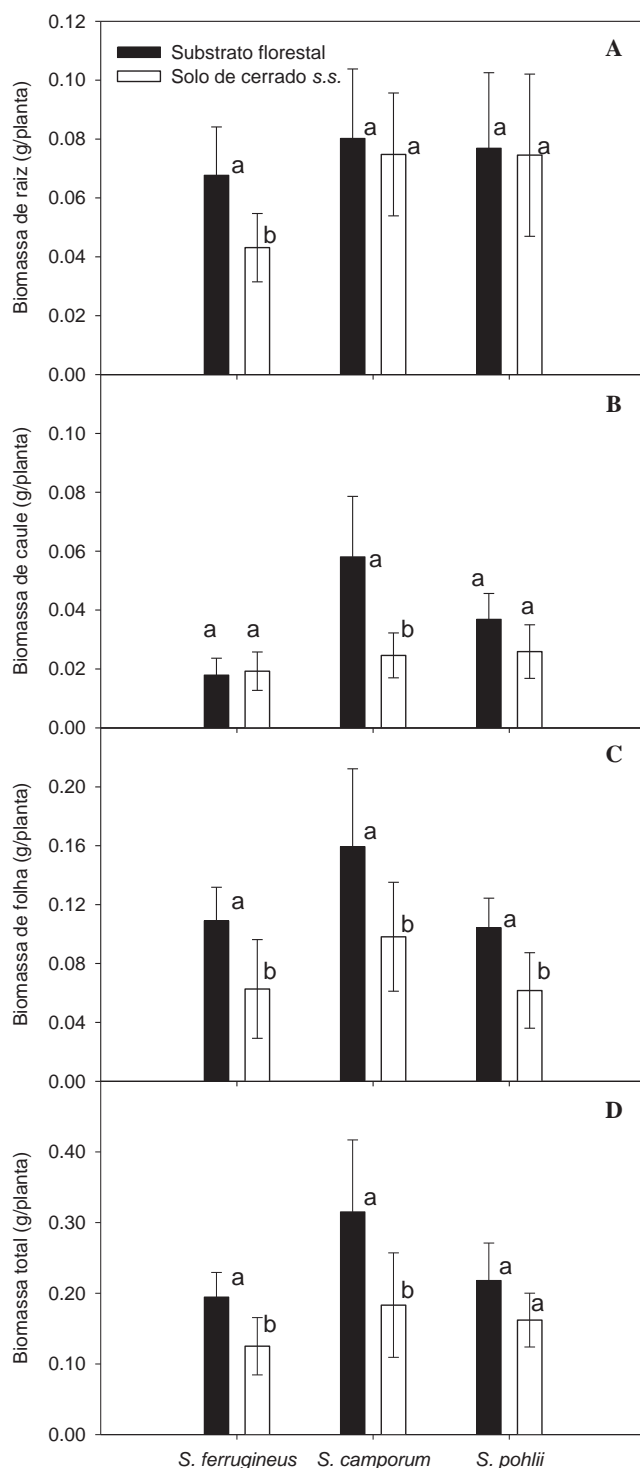


Figura 2. Biomassa de raiz (A), caule (B), folha (C) e biomassa total (D) de *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii* cultivados em rizotrons contendo substrato florestal e solo de um fragmento de cerrado *strictu sensu*. Dentro da mesma espécie, letras iguais não diferem

entre si pelo teste de Tukey ($P < 0,05$) para os diferentes tipos de solo. Colunas representam a média de seis repetições; barras verticais representam o desvio padrão.

A biomassa de caule das plantas cultivadas em substrato florestal mostrou-se superior ($P < 0,05$) em *S. camporum*, em relação à *S. pohlii*, que também foi maior ($P < 0,05$) em relação à *S. ferrugineus*. No entanto, para as plantas cultivadas em solo de cerrado, a biomassa de caule foi semelhante ($P < 0,05$) entre as espécies. A incorporação de biomassa no caule de *S. ferrugineus* e *S. pohlii* não foi influenciada pelo tipo de solo. *S. camporum*, contudo, demonstrou maior biomassa caulinar quando cultivada em substrato florestal, em relação ao solo de cerrado (Fig. 2B).

A biomassa total seguiu praticamente o mesmo padrão de resposta da biomassa de folha (Fig. 2C, D). Plantas cultivadas em substrato florestal mostraram maior ($P < 0,05$) biomassa de folha e biomassa total em *S. camporum*, em relação às outras duas espécies, as quais apresentaram valores semelhantes ($P < 0,05$) entre si. Por outro lado, plantas das três espécies cultivadas em solo de cerrado demonstraram valores correspondentes ($P < 0,05$) de biomassa de folha e biomassa total (Fig. 2C, D).

A incorporação de biomassa foliar foi positivamente influenciada pelo substrato florestal nas três espécies avaliadas (Fig. 2C). Quanto à biomassa total, o efeito positivo do substrato florestal foi observado para *S. camporum* e *S. ferrugineus*; para *S. pohlii*, a biomassa total foi semelhante quando cultivada em solo de cerrado e substrato florestal (Fig. 2D).

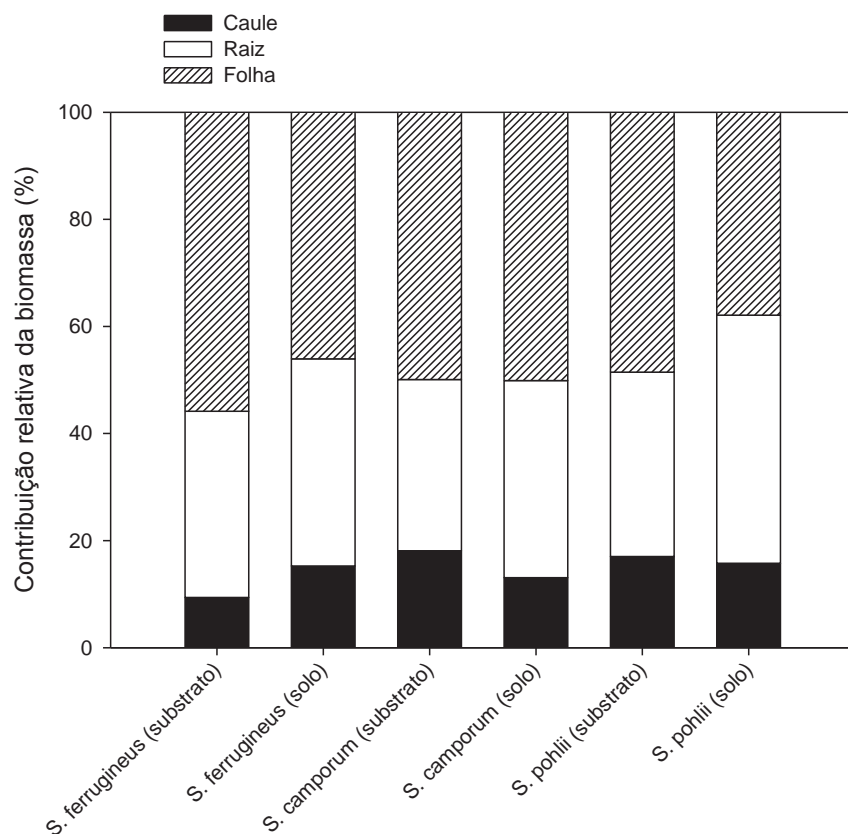


Figura 3. Distribuição relativa da biomassa entre caule, raiz e folha de *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii* cultivados em rizotrons contendo substrato florestal e solo de um fragmento de cerrado *strictu sensu*.

Para *S. ferrugineus* e *S. pohlii*, o substrato florestal parece ter induzido expressiva alocação de biomassa nas folhas (Fig. 3). *S. camporum*, quando cultivada em substrato florestal, também incorporou considerável biomassa nas folhas (Fig. 2C), contudo, o substrato florestal parece ter induzido nessa espécie investimento substancial na biomassa de caule (Fig. 3), o que é também evidente pela análise da figura 2B.

Área foliar (AF), área foliar específica (AFE) e razão de massa de folhas (RMF)

Os valores iniciais de área foliar e demais parâmetros não serão apresentados, porque o efeito principal do tipo de solo sobre a área foliar, área foliar específica e demais parâmetros são observados ao final do período de crescimento.

A área foliar das plantas cultivadas em substrato florestal foi maior ($P < 0,05$) em *S. camporum*, em relação à *S. ferrugineus* e *S. pohlii*, espécies estas que apresentaram valores semelhantes ($P < 0,05$) entre si. Plantas cultivadas em solo de cerrado mostraram área foliar igual ($P < 0,05$), independentemente da espécie analisada. O substrato florestal induziu maior área foliar, em relação ao solo de cerrado, somente em *S. camporum*. Em *S. ferrugineus* e em *S. pohlii*, a área foliar foi semelhante entre plantas cultivadas nos dois tipos de solo (Fig. 4A).

A área foliar específica (AFE) das plantas cultivadas em substrato florestal apresentou-se semelhante ($P < 0,05$) entre *S. camporum* e *S. pohlii* e entre *S. pohlii* e *S. ferrugineus*. No entanto, a AFE de *S. camporum* foi mais elevada ($P < 0,05$) que a de *S. ferrugineus*, cultivadas no substrato florestal. Quando as plantas foram mantidas em solo de cerrado, a AFE de todas as espécies foi idêntica. Também se observou que não houve diferença na AFE entre plantas conduzidas no solo de cerrado e no substrato florestal, para nenhuma das espécies (Fig. 4B).

A razão de massa de folhas (RMF) das plantas cultivadas no substrato florestal foi semelhante ($P < 0,05$) entre as três espécies. Já para as plantas mantidas no solo de cerrado, *S. ferrugineus* e *S. camporum* mostraram valores correspondentes ($P < 0,05$), e que foram superiores ($P < 0,05$) aos valores de RMF de *S. pohlii*. *S. ferrugineus* e *S. camporum* tiveram a mesma RMF, independentemente do tipo de solo analisado, enquanto para *S. pohlii*, o substrato florestal induziu maior RMF, em relação ao solo de cerrado (Fig. 4C).

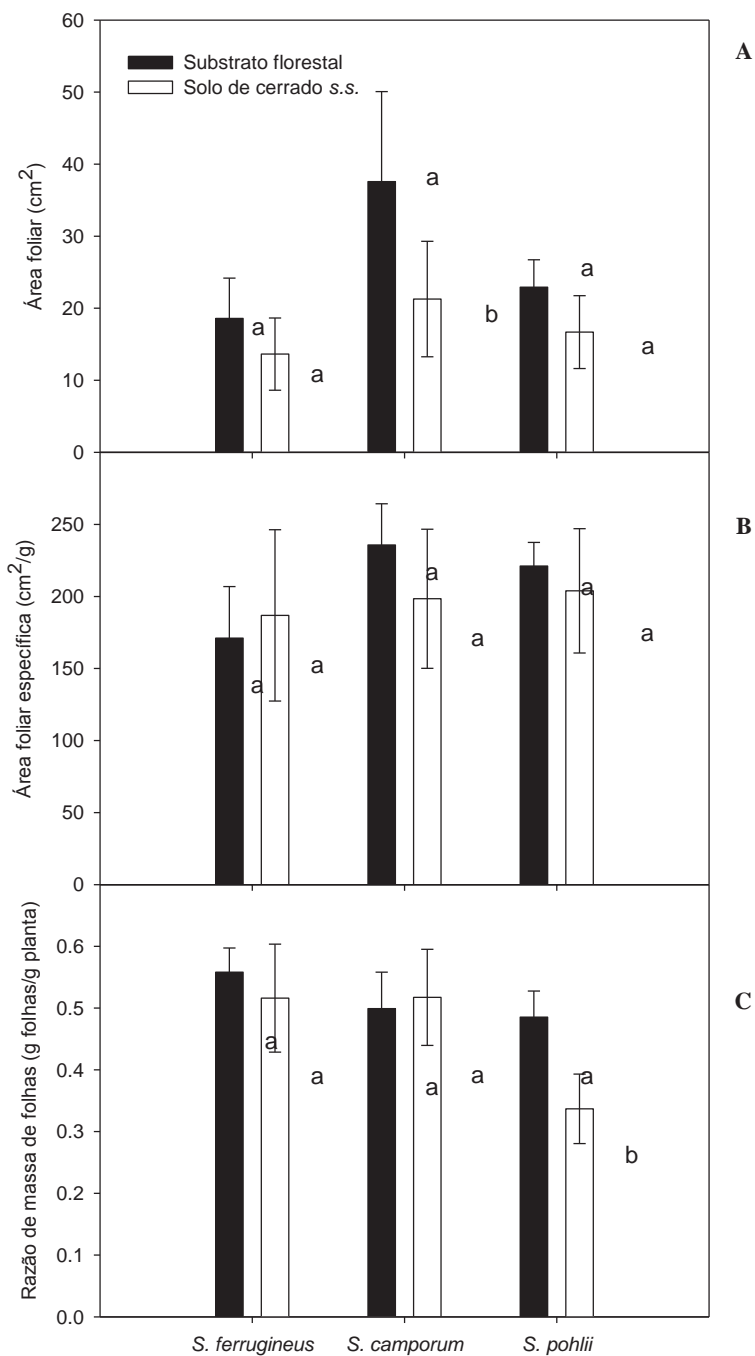


Figura 4. Área foliar (A), área foliar específica (B) e razão de massa de folhas (C) de *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii* cultivados em rizotrons contendo substrato florestal e solo de um fragmento de cerrado *strictu sensu*. Dentro da mesma espécie, letras iguais não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P < 0,05$) para os diferentes tipos de solo. Colunas representam a média de seis repetições; barras verticais representam o desvio padrão.

Taxas de mortalidade

As maiores taxas de mortalidade (%) foram observadas para *S. pohlii*, sobretudo no solo de cerrado. As outras duas espécies apresentaram taxa de mortalidade muito baixa e dentro do esperado. *S. ferrugineus* mostrou mortalidade de 22% no substrato florestal e de 11% quando cultivada no solo de cerrado. Em *S. camporum* esses valores foram invertidos: 11% de mortalidade no substrato florestal e 22% no solo de cerrado (Tabela 4). A mortalidade observada não prejudicou as análises estatísticas para nenhuma das espécies, nem mesmo para *S. pohlii*, que teve quatro repetições perdidas no substrato florestal e cinco, no solo de cerrado.

Tabela 4. Taxa de mortalidade (%) de plantas jovens ($n = 9$) de *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii*, cultivadas em rizotrons contendo substrato florestal e solo de um fragmento de cerrado *strictu sensu* (s.s.), 90 dias após o transplante.

	<i>S. ferrugineus</i>	<i>S. camporum</i>	<i>S. pohlii</i>
	mortalidade (%)		
Substrato florestal	22	11	44
Solo de cerrado s.s.	11	22	55

6. Discussão

A diferença mais conspícua entre as espécies foi o maior crescimento radicular de *S. ferrugineus*, juntamente com *S. camporum*, em relação à *S. pohlii* (Fig. 1A), espécie esta considerada de floresta (Hao et al., 2008). Por outro lado, o crescimento caulinar de *S. ferrugineus* foi significativamente menor, em relação às outras duas espécies (Fig. 1B). De fato, espécies de cerrado apresentam raízes profundas (Rawitscher, 1948), de modo a alcançar reservatórios de água em sub-superfície, o que pode garantir a sobrevivência em condições de deficiência hídrica, situação recorrente e sazonal no cerrado (Bucci et al., 2008b).

Semelhantemente às espécies de mata, *S. pohlii* não apresentou altas taxas de crescimento radicular (Fig. 1A) em profundidade, característica “desnecessária” no ambiente de mata, que é sombreado e com maior disponibilidade hídrica em relação à savana (Hoffmann & Franco, 2003). As adaptações de espécies de mata incluem investimento no crescimento em altura e área foliar, características para competir por luz (Hoffmann & Franco, 2003). Dessas duas características, *S. pohlii* mostrou, em relação à espécie de savana (*S. ferrugineus*), maior crescimento caulinar (Fig. 1B), contudo não mostrou diferença (mesmo comparada à *S. camporum*) quanto à área foliar (AF) ou área foliar específica (AFE), quando cultivada em solo de cerrado (Fig. 4A, B). Quando as plantas foram cultivadas em substrato florestal, mais fértil, apenas *S. camporum* mostrou maior AF, em relação às outras duas espécies, que demonstraram valores semelhantes entre si (Fig. 4A). Além disso, não houve plasticidade de AFE em resposta aos diferentes tipos de solo, para nenhuma das três espécies. Isso indica que o aumento na disponibilidade de nutrientes, do solo de cerrado para o substrato florestal (Tabelas 1 e 2), não induz alterações na morfologia para captação de luz. É importante lembrar que todas as plantas encontravam-se sob a mesma irradiância no Jardim experimental e que a tela sombrite mostrada na fotografia 1 permanecia elevada o dia todo e só foi importante, durante o dia, na primeira semana de aclimação das plântulas aos rizotrons.

Existe um parâmetro da análise de crescimento vegetal, a razão de área foliar (RAF, área foliar por unidade de biomassa total da planta), que pode ser desdobrado em massa de folhas por unidade de biomassa total da planta (razão de massa de folhas, RMF) e AFE, de modo que $RAF = RMF \times AFE$ (Radford, 1967). Considerando essa equação, Hoffmann & Franco (2003) mostraram que a RMF, para nove espécies congênicas de mata e savana, é plástica e responde positivamente ao incremento de fertilidade do solo, o que os autores não detectaram para a AFE. Assim, estes autores destacaram que o aumento de RAF em resposta ao incremento da fertilidade do solo é dado pelo aumento da RMF e não pela AFE, que permanece inalterada. Nossos resultados estão parcialmente de acordo com Hoffmann & Franco (2003)

porque a AFE das três espécies de *Styrax* não foi alterada pela fertilidade, porém a RMF mostrou plasticidade em resposta à fertilidade do solo apenas para *S. pohlii*, cuja RMF foi 25% menor nas plantas cultivadas no solo de cerrado em relação ao substrato florestal (Fig. 4C). A contribuição relativa da biomassa também apontou a responsabilidade da fertilidade do solo sobre a biomassa de folhas, principalmente de *S. pohlii*, que passou de 37% no solo de cerrado para 49% no substrato florestal, claramente “desviando” biomassa que no solo de cerrado teria como destino a raiz. Para *S. ferrugineus*, o substrato florestal também induziu maior biomassa de folhas, porém, à custa compartilhada entre caule e raiz (Fig. 3). Logo, nossos resultados, que também são apoiados pela literatura (Hoffmann & Franco, 2003), indicam fortemente que a fertilidade do solo contribui com a biomassa das folhas e não com a área foliar.

A fertilidade do solo no cerrado é muito baixa (Haridasan, 2008), mas nos solos de habitats onde *S. pohlii* é ocorrente, mais bem distribuída e com maior valor de importância, como matas de brejo/ciliares/ripárias, um dos únicos parâmetros diferenciais de fertilidade é o maior teor de matéria orgânica, uma vez que o solo desses habitats possui valores de pH, alumínio (Al^{3+}), fósforo, cálcio, magnésio, zinco, CTC e V% semelhantes aos solos de cerrado (dados não mostrados e Haridasan, 2008). Assim, espécies de cerrado, como um todo, são adaptadas à baixa fertilidade do solo. Mas isso não significa que espécies de mata, como *S. pohlii*, não possam ter sucesso na savana. Mudanças de *S. pohlii* mantiveram boa aclimação e crescimento em cerrado *strictu sensu* da região de Itirapina-SP (dados não mostrados). Desta forma, do cerrado para a mata, a fertilidade do solo pode não variar muito, mas a luminosidade altera-se expressivamente. A disponibilidade de luz induz diferenças significativas na AFE de mudas jovens das três espécies de *Styrax* plantadas no campo. *S. pohlii*, por exemplo, mostrou a maior AFE nos ambientes mais sombreados (dados não mostrados). Maior AFE é uma característica importante que leva à maior crescimento (Scholz et al., 2008) por permitir maiores taxas de assimilação de carbono por unidade de massa foliar (Franco et al., 2005), beneficiando espécies de mata, em relação às de savana.

Embora *S. ferrugineus* tenha demonstrado vantajoso crescimento de raízes no solo de cerrado, condição mais próxima à realidade de campo, sua biomassa de raiz foi menor, em comparação às outras duas espécies, ainda que a variação dessas respostas tenha sido grande (Fig. 2A). Mas mesmo considerando tal variação, observou-se que no solo de cerrado a proporção de biomassa investida na raiz foi menor em *S. ferrugineus* (38%) do que em *S. pohlii* (47%) (Fig. 3). Logo, *S. ferrugineus* mostra maior comprimento de raiz com pouco investimento em biomassa desse órgão, em relação à *S. pohlii*, que tem comprimento de raiz muito menor, mas maior biomassa desse órgão. Isso indica que a densidade das raízes de *S.*

pohlii é maior que a da espécie de savana (*S. ferrugineus*). Esses resultados vão de encontro aos descritos por Hoffmann & Franco (2003), que ao estudarem a partição de biomassa, incluíram como repetições nove espécies de mata ou de cerrado, categorias estudadas pelos autores como tratamentos. De qualquer forma, esses autores descreveram que espécies de savana alocam menos biomassa nas folhas e caules e mais biomassa nas raízes grossas (*versus* raízes finas). Esta distinção entre tipos de raízes não foi considerada no presente relatório. Logo, é possível que a biomassa das raízes grossas (que se destacavam na parede do vidro dos rizotrons) possa de fato ter incorporado mais biomassa que as outras raízes (finas), mas isso infelizmente não foi avaliado em nossos dados. Contudo, Hoffmann & Franco (2003) ainda destacaram que quando as espécies estudadas foram analisadas individualmente, e não agrupadas em espécies de savana ou mata, alguns parâmetros da análise de crescimento mostraram resultados contraditórios. Assim, a análise *geral* da resposta de muitas espécies de savana ou de mata (Hoffmann & Franco, 2003) pode não corroborar ou representar os resultados mostrados no presente relatório para *S. ferrugineus* (espécie de savana) e *S. pohlii* (espécie de mata).

S. camporum apresentou, para a maioria dos resultados, valores intermediários entre *S. ferrugineus* e *S. pohlii*. Embora *S. camporum* tenha “acompanhado” o crescimento radicular de *S. ferrugineus* (Fig. 1A), a espécie também mostrou expressivo crescimento de caule, com valores muito próximos aos apresentados por *S. pohlii* (Fig. 1B). Isso confere forte caráter competitivo à *S. camporum*, tanto em ambiente de savana, como em ambiente de mata e, possivelmente por isso a espécie apresenta ampla distribuição e ocorrência em relação ao hábitat (Nakajima & Monteiro, 1986, 1987).

A biomassa de caule e folhas de *S. camporum* respondeu positivamente ao incremento da fertilidade do solo (Fig. 2B, C). Esse aumento da biomassa de folhas reverteu-se na expansão da área foliar (Fig. 4A) e não em incremento de biomassa foliar (Fig. 4C). Isso porque houve aumento do número de folhas, que no final do período de crescimento foi relativamente grande para *S. camporum* (Fig. 1C). Já o aumento da biomassa de caule de *S. camporum* no substrato florestal foi provavelmente utilizado no crescimento em altura (Fig. 1B). Embora *S. pohlii*, em resposta ao substrato florestal, também tenha investido no comprimento de caule (Fig. 1B), a proporção de biomassa alocada no caule nos dois tipos de solo ficou praticamente inalterada (Fig. 3). Isso indica que, em resposta ao aumento de fertilidade do solo, enquanto *S. pohlii* tem caule menos denso, investindo em biomassa (e não em expansão de área) de folhas, *S. camporum* investe recursos nutricionais extras na biomassa de caule, resultando em ramos mais densos, além de investir também na expansão de área foliar pela emissão de mais folhas. De fato, espécies de mata de galeria/ciliar/ripária mostram menor

densidade de caule (madeira mais leve), em relação às espécies de savana, o que pode lhes conferir maior condutividade hidráulica (Scholz et al., 2008). Além disso, há evidências (Hoffmann & Franco, 2003; Scholz et al., 2008) de que espécies de mata (em seus ambientes naturais) investem mais em área foliar, mas essas conclusões envolvem estudos da variação do fator luz, que foi constante no presente estudo.

Da mesma forma que a sobrevivência e o sucesso no cerrado passam pelo desafio à obtenção de água (Bucci et al., 2008b) e proteção ao fogo (Simon et al., 2009), na mata, a sobrevivência e o sucesso passam pela competição por luz (Hoffmann & Franco, 2003). Nossos resultados mostraram que *S. ferrugineus* possui enorme vantagem na capacidade de obtenção de água em solo profundo, ao passo que *S. pohlii* mostra grande crescimento caulinar, importante em ambientes sombreados. Além disso, foi possível verificar que *S. camporum* mostra características intermediárias à *S. ferrugineus* e *S. pohlii*, possibilitando-a explorar ambientes desafiadores quanto à obtenção de água (cerrado) e captação de luz (mata).

7. Considerações finais

Ao final do experimento pôde-se elaborar um manuscrito científico, o qual foi submetido à publicação e é intitulado “*Root and leaf functional traits of congeneric Styrax L. species from the Brazilian savanna in response to edaphic gradients and light availability*”.

Além dos resultados apresentados no presente relatório, outros dados obtidos em campo pela equipe de alunos do Prof. Gustavo Habermann foram incorporados. O manuscrito versa sobre as variações que a disponibilidade de luz (no campo) provoca na área, espessura e biomassa foliar, com implicações nas taxas fotossintéticas, ao passo que as variações edáficas vistas neste relatório implicam em outras diferenças descritas e discutidas no presente relatório. Além disso, o manuscrito traz informações anatômicas sobre as folhas das espécies no campo e discute as características morfofisiológicas dessas espécies e seus padrões de distribuição no cerrado.

O manuscrito foi publicado na revista *Functional Plant Biology* em 2011.

HABERMANN, G.; BRESSAN, A. C. G. Root, shoot and leaf traits of the congeneric *Styrax* species may explain their distribution patterns in the cerrado *sensu lato* areas in Brazil. *Functional Plant Biology*, vol.38,p 209–218, 2011.
Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1071/FP10182>.

8. Referências bibliográficas

BUCCI, S.J.; SCHOLZ, F.G.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C. ARCE, M.E. Soil water availability and rooting depth as determinants of hydraulic architecture of Patagonian woody species. **Oecologia**, v.160, p.631-641, 2009.

BUCCI, S.J.; SCHOLZ, F.G.; GOLDSTEIN, G.; HOFFMANN, W.A.; MEINZER, F.C.; FRANCO, A.C.; GIAMBELLUCA, T.; MIRALLES-WILHEL, F. Controls on stand transpiration and soil water utilization along a tree density gradient in a neotropical savanna. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.148, p.839-849, 2008a.

BUCCI, S.J.; SCHOLZ, F.G.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C.; FRANCO, A.C.; ZHANG, Y.; HAO, G.Y. Water relations and hydraulic architecture in Cerrado trees: adjustments to seasonal changes in water availability and evaporative demand. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.20, p.233-245, 2008b.

BUCCI, S.J.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C.; FRANCO, A.C.; CAMPANELLO, P.; SCHOLZ, F.G. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. **Trees**, v.19, p.296–304, 2005.

FELFILI, J.M.; JUNIOR, M.C.D.S. Floristic composition, phytosociology and comparison of cerrado and gallery forest at Fazenda Agua Limpa, Federal District, Brazil. In: Furley PA, Procter J, Ratter JA (eds) **Nature and dynamics of forest-savanna boundaries**. London: Chapman & Hall, 1992. p. 393–416.

FERRI, M.G. Ecologia dos cerrados. In: FERRI, M.G. **IV Simpósio Sobre o Cerrado**. São Paulo: EDUSP, 1977. p.15-36.

FRANCO, A.C.; BUSTAMANTE, M.; CALDAS, L.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C.; KOZOVITS, A.R.; RUNDEL, P.; CORADIN, V.T.R. Leaf functional traits on neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. **Trees**, v.19, p.326-335, 2005.

HAO, G.Y.; HOFFMANN, A.; SCHOLZ, F.G.; BUCCI, S.J.; MEINZER, F.C.; FRANCO, A.C.; CAO, K.; GOLDSTEIN, G. Stem and leaf hydraulics of congeneric tree species from adjacent tropical savanna and forest ecosystems. **Oecologia**, v.155, p.405-415, 2008.

HARIDASAN, M. Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.20, p.183-195, 2008.

HOFFMANN, W.A.; FRANCO, A.C. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. **Journal of Ecology**, v91. p.475–484, 2003.

HOFFMANN, W.A.; ORTHEN B.; FRANCO A.C. Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna–Forest boundary. **Oecologia**, v.140, p.252–260, 2004.

JACKSON, P.C.; MEINZER, F.C.; BUSTAMANTE, M.; GOLDSTEIN, G.; FRANCO, A.C.; CALDAS, L.; IGLER, E.; CAUSIN, F. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. **Tree Physiology**, v.19, p.717–724, 1999.

JOHNSON, C.; FRANCO, A.C.; CALDAS, L.S. Fotossíntese e resistência foliar em espécies do cerrado: metodologia e resultados preliminares. **Revista Brasileira de Botânica**, v.6, p.91-97, 1983.

- MAGALHÃES FILHO, J.R.; AMARAL, L.R.; MACHADO, D.F.S.P.; MEDINA, C.L.; MACHADO, E.C. Deficiência hídrica, trocas gasosas e crescimento de raízes em laranjeira 'Valência' sobre dois tipos de porta-enxerto. **Bragantia**, v.67, p.75-82, 2008.
- MATTOS, E.A.; REINERT, F.; MORAES, J.A.P.V. Comparison of carbon isotope discrimination and CO₂ and H₂O gas exchange between the dry and the wet season in leaves of several cerrado woody species. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v.9, p.77-82, 1997.
- MEINZER, F.C.; GOLDSTEIN, G.; FRANCO, A.C.; BUSTAMENTE, M.; IGLER, E.; JACKSON, P.; CALDAS, L.; RUNDEL, P.W. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. **Functional Ecology**, v.13, p.273-282, 1999.
- MORAES, J.A.P.V.; PEREZ, S.C.J.G.A.; CARVALHO, L.F. Curso diário e sazonal do potencial da água e da resistência estomática em plantas de um Cerradão. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v.27, p.13-23, 1989.
- NAKAJIMA, J.N.; MONTEIRO, R. Estudos fitogeográficos com espécies de *Styrax* L. (Styracaceae) dos cerrados brasileiros. **Eugenia**, v.12, p.3-10, 1986.
- NAKAJIMA, J.N.; MONTEIRO, R. Padrões de distribuição espacial de espécies de *Styrax* (Styracaceae) de cerrados. **Arquivos de Biologia e Tecnologia**, v.30, p.419-430, 1987.
- OLIVEIRA FILHO, A.T., RATTER, J.A. Padrões florísticos das matas ciliares da região dos cerrados e a evolução das paisagens do Brasil Central durante o quaternário Tardio. In: RODRIGUES, R.R., LEITÃO FILHO, H.F. (ed.). **Matas ciliares: conservação e recuperação**. São Paulo: EDUSP, FAPESP, 2000. p.73-89.
- OLIVEIRA FILHO, A.T.; RATTER, J.A. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. In: OLIVEIRA, P.S., MARQUIS, R.J. (ed.). **The cerrado of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna**. New York: Columbia University Press, 2002. p.91-120.
- PEREZ, S.C.J.G.A.; MORAES, J.A.P.V. Determinações de potencial hídrico, condutância estomática e potencial osmótico em espécies dos estratos arbóreo, arbustivo e herbáceo de um cerradão. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v.3, p.27-37, 1991.
- PRADO, C.H.B.A.; WENHUI, Z.; ROJAS, M.H.C.; SOUZA, G.M. Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.16, p.7-16, 2004.
- PROGRAMA BIOTA-FAPESP. **Sistema de informação ambiental - SinBiota**. São Paulo: Fapesp, 2007. Banco de dados da biodiversidade do Estado de São Paulo. Disponível em: <<http://www.sinbiota.cria.org.br/sia/consulta>>. Acesso em 01 nov. 2007.
- QUESADA, C.A.; MIRANDA, A.C.; HODNETT, M.G.; SANTOS, A.J.B.; MIRANDA, H.S.; BREYER, L.M. Seasonal and depth variation of soil moisture in a burned open savanna (campo sujo) in central Brazil. **Ecological Applications**, v.14, p.533-541, 2004.
- QUESADA, C.A.; HODNETT, M.G.; BREYER, L.M.; SANTOS, A.J.B.; ANDRADE, S.; MIRANDA, H.S.; MIRANDA, C.; LLOYD, J. Seasonal variations in soil water in two woodland savannas of central Brazil with different fire history. **Tree Physiology**, v.28, p.405-415, 2008.
- RADFORD, P.J. Growth analysis formulae: their use and abuse. **Crop Science**, v.7, p.171-175, 1967.
- RAWISTSCHER, F. The water economy of the campos cerrados in the Southern of Brazil. **Journal of Ecology**, v.36, p.237-268, 1948.

ROSS, S.M. Soil and litter nutrient losses in forest clearings close to a forest-savanna boundary on Maracá Island, Roraima, Brazil. In: FURLEY, P.A., PROCTOR, J., RATTER, J.A. **Nature and dynamics of forest-savanna boundaries**. Londres: Chapman & Hall, 1992. p.119–143.

SCHOLZ, F.G.; BUCCI, S.J.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C.; FRANCO, A.C.; SLAZAR, A. Plant- and stand-level variation in biophysical and physiological traits along tree density gradients in the cerrado. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.20, p.217-232, 2008.

SCHRIRE, B.D.; LAVIN, M.; LEWIS, G.P. Global distribution patterns of the Leguminosae: insights from recent phylogenies. **Biologiske Skrifter Kongelige Danske Videnskabernes Selskab**, v.55, p.375-422, 2005.

SIMON, M.F.; GREYER, R.; QUEIROZ, L.P.; SKEMA, C.; PENNINGTON, R.T.; HUGHES, C.E. Recent assembly of the cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.106, p.20359-20364, 2009.

STERNBERG, L.S.L.; BUCCI, S., FRANCO, A.C.; GOLDSTEIN, G.; HOFFMANN, W.A.; MOREIRA, M.Z.; SCHOLZ, F. Long range lateral root activity by neo-tropical savanna trees. **Plant Soil**, v. 270, p.169-178, 2004.

TAIZ, L. Ethylene: the gaseous hormone. In: TAIZ, L., ZEIGER, E. **Plant Physiology**. 4 ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2006. chap. 22, p.571-591.

ZAIDAN, L.B.P.; CARREIRA, R.C. Seed germination in cerrado species. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.20, p.167-181, 2008.

Anexo I

HABERMANN, G.; BRESSAN, A. C. G. Root, shoot and leaf traits of the congeneric *Styrax* species may explain their distribution patterns in the cerrado *sensu lato* areas in Brazil. *Functional Plant Biology*, vol.38,p 209–218, 2011.

Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1071/FP10182>.

Root, shoot and leaf traits of the congeneric *Styrax* species may explain their distribution patterns in the cerrado *sensu lato* areas in Brazil

Gustavo Habermann^{A,B} and Anna C. G. Bressan^A

^AInstituto de Biociências, UNESP – Univ Estadual Paulista, Departamento de Botânica, Av. 24-A, 1515, 13506-900 Rio Claro, SP, Brazil.

^BCorresponding author. Email: ghaber@rc.unesp.br

Abstract. Shoot and root lengths, the number of leaves, biomass and leaf area were measured in *Styrax ferrugineus* Nees and Mart., *Styrax camporum* Pohl. and *Styrax pohlii* A. DC cultivated in rhizotrons. Additionally, young individuals of these species were planted in a cerrado *sensu stricto* (*s. str.*), at the edge and in the understorey of a cerrado, and in the understorey of a riparian forest. Six months after planting, the specific leaf area (SLA) and the CO₂ assimilation rate were assessed on an area (A_{area}) and mass (A_{mass}) basis. *S. ferrugineus* exhibited greater root and lower shoot length in comparison to *S. pohlii*. The high shoot growth and concomitantly substantial root length of *S. camporum* may illustrate why this species is widely distributed in the cerrado *sensu lato* areas, whereas the deep roots of *S. ferrugineus* could account for its occurrence in the cerrado *s. str.* In the field, an irradiance-diminishing gradient enlarged the SLA of *S. pohlii*, which positively influenced its A_{mass} , and which could partially explain its occurrence in shady habitats. However, a non-plastic trait, such as the high shoot length of *S. pohlii*, is more likely to be responsible for the success of this species in forest habitats.

Additional keywords: Brazilian savanna, leaf gas exchange, photosynthetic capacity, Styracaceae, wet season.

Introduction

Leaves and roots are the organs of a plant that have the most interaction with the environment. The former captures sunlight, and the latter absorbs water and nutrients. Plants are well adapted to their habitats due to their specific traits (Ackerly *et al.* 2000), such as those of the roots and leaves.

Shade-tolerant plants usually have lower photosynthetic capacities in comparison to light-demanding plants (Givnish 1988; Walters and Reich 1999; Montgomery 2004). This fact reinforces the idea that a greater photosynthetic capacity offers little advantage in shaded environments. A leaf trait that varies between shade and sun species, amongst others, is the specific leaf area (SLA), which is one of the most measured leaf traits. Forest species and shade-tolerant plants tend to have larger SLAs than light-demanding plants (Givnish 1988).

Any leaf trait that influences photosynthesis must be balanced by the costs of root function (Givnish 1988; Bucci *et al.* 2009). The ability of a plant to obtain water may determine its success in dry habitats. Desert plants grow roots up to 13 m in length, whereas forest trees exhibit a maximum rooting depth of ~3–4 m (Canadell *et al.* 1996; Schenk and Jackson 2002). For seasonally dry neotropical savannas, such as the Brazilian savanna or cerrado, deep roots are also important to plant success (Rawitscher 1948; Franco 1998).

The cerrado *sensu lato* (*s. l.*) consists of a vertically structured mosaic of grassland, scrubland and dense woodland physiognomies (Ferreira *et al.* 2003). Other types of vegetation,

including riparian and swamp forests, commonly border cerrado physiognomies, where shade-tolerant forest woody species are closely related to savanna species. Under such contrasting conditions, natural selection for light capture, water uptake or both could determine the distribution of species.

In general, for plants of different physiognomies of the cerrado *s. l.*, especially those plants from forest habitats, a large SLA leads to increased light capture and a greater photosynthetic capacity (CO₂ assimilation rate, A) per unit of leaf mass (A_{mass}). Both increased light capture and photosynthetic capacity are important for high growth rates (Scholz *et al.* 2008). High aboveground growth may be significant for forest species to reach the canopy, whereas for savanna species, deep roots may be more critical to surviving the dry season. Therefore, computing photosynthetic capacity as A_{mass} (Franco *et al.* 2005) or per unit leaf area (A_{area}) may lead to distinct interpretations of the physiological performances of forest and savanna species.

Because there are no geographical barriers between cerrado physiognomies (Ratter *et al.* 2003), species distributions may be explained by access to sunlight (Habermann *et al.* 2011) and seasonal drought constraints (Hao *et al.* 2008), rather than by edaphic gradients, because soil fertilities of different cerrado physiognomies are very similar (Haridasan 2008).

Styrax ferrugineus Nees and Mart., an apparently light-demanding plant, is well adapted to the cerrado *sensu stricto* (*s. str.*), which is a savanna-type area with shrubs and a herbaceous understorey where the temperature and vapour

pressure deficits are high due to the high irradiance load. *Styrax camporum* Pohl. is widely distributed in the cerrado *s. l.* areas, such as in specific physiognomies called *cerradão* (Portuguese augmentative of *cerrado*). *Cerradão* is a partially closed woodland, with trees often being 10–15 m tall, causing a critical shade and reducing the chances of herbaceous vegetation. Adult plants of *S. camporum* are 8–12 m tall and reach the canopy height of the trees of a *cerradão*. Young trees of *S. camporum* are observed at the edge of the *cerradão* (Habermann *et al.* 2011), which indicates that *S. camporum* is a light-demanding species. *Styrax pohlii* A. DC is related to waterlogged neosoils (Teixeira *et al.* 2008) and is considered to be a forest species (Hao *et al.* 2008) that occurs in riparian and swamp forests with closed canopies, where trees reach 20 m in height. For the reasons above, *S. ferrugineus* can be referred to as a savanna species, *S. camporum* as an edge species and *S. pohlii* as a forest species.

To understand the physiological differences among these *Styrax* species, we measured their leaf traits and initial root and stem growths under semi-controlled conditions using rhizotrons containing an organic substrate. Additionally, SLA, A_{area} and A_{mass} were assessed in the same species that were reciprocally planted in selected physiognomically different cerrado vegetation types. Keeping in mind the semi-controlled conditions, we tested the hypothesis that (i) these species have distinct initial root and stem growth patterns. With the field conditions in mind, we tested the hypothesis that (ii) young plants of these species show different SLA and photosynthetic responses when planted in the same cerrado vegetation types, and that (iii) their A_{area} and A_{mass} significantly respond to the irradiance gradient provided by these different cerrado vegetation types. We discuss whether these traits provide any significant evidence for the observed distribution patterns of these species in the cerrado physiognomies.

Materials and methods

Plant material and study sites

Nine 40-day-old plants, obtained from seeds that germinated in September 2007, of the savanna species (*Styrax ferrugineus* Nees and Mart.), the edge species (*Styrax camporum* Pohl.), and the forest species (*Styrax pohlii* A. DC) were individually planted in rhizotrons that contained an organic substrate (Plantmax:

Eucatex, Paulinia, SP, Brazil) that is used for forest nurseries. The rhizotrons were maintained in an experimental garden, in Rio Claro, SP, Brazil.

Additionally, 20 young plants (8 months of age, 25 ± 5 cm in height) of each of the three species were reciprocally planted in a cerrado *s. str.* fragment, at the edge and in the understorey of a *cerradão*, and in the understorey of a riparian forest fragment in October 2007. These plants grew in the field during the wet and hot season (October–April). The cerrado *s. str.* fragment (260 ha), located on the São José da Conquista farm ($22^{\circ}13'S$ and $47^{\circ}53'W$); the *cerradão* fragment (37 ha; $22^{\circ}15'S$ and $47^{\circ}00'W$); and the riparian forest fragment (32 ha; $24^{\circ}00'S$ and $75^{\circ}30'W$) were respectively located in the municipalities of Itirapina, Corumbataí and Ajapi, southern São Paulo State, Brazil.

Physical (Table 1) and chemical (Table 2) soil characteristics were determined for the substrate that was used in the rhizotrons and for the soils from the cerrado *s. str.* fragment, the *cerradão* and the riparian forest fragments. A 0.5-L soil sample was taken from nine subsamples that were randomly collected (0–20 cm depth) in each vegetation fragment. The 0.5-L substrate sample was taken from subsamples that were taken from nine 25-L commercial bags (Plantmax). These measurements were performed in the soil science laboratory at the Universidade Estadual Paulista, Botucatu Campus. Basic physical and chemical analyses of the soil were carried out according to standard Brazilian procedures as described by Embrapa (1997).

Rhizotrons

The rhizotrons were made from PVC sewer pipes (100 cm in length \times 15 cm internal diameter). The pipes were longitudinally cut, eliminating 30% of their volume. A transparent glass frame (0.6 cm thick \times 12 cm in width \times 100 cm in length) was fixed over the cut edge (0.5 cm thick) using silicone glue, resulting in a glass viewing face (window) of 1200 cm². After the glue dried, strong, flat, circular rubber bands were applied around the pipe-glass structure to prevent the window from becoming unglued. Because the rhizotrons stood outdoors, each one was covered with a plastic canvas (100 cm \times 50 cm \times 150 μm) that was black on the internal side and white on the external side in order to prevent excessive heat reaching the rhizotron surface. This canvas was fixed onto the rhizotrons using a Velcro[®] strap (Velcro Industries

Table 1. Textures (sand, silt and clay) and densities of the organic substrate (Plantmax: Eucatex, Paulinia, SP, Brazil) and the soils from a cerrado *sensu stricto* (*s. str.*), a *cerradão* and riparian forest fragments of natural vegetation from Itirapina, Corumbataí and Ajapi, respectively, in south-eastern Brazil

Mean values ($n=5$) \pm s.d.; n.d., not determined

Soil type	Texture (g kg ⁻¹)						Texture	Density (g cm ⁻³)
	Coarse sand	Fine sand	Total sand	Clay (in NaOH)	Natural clay (in H ₂ O)	Silt		
Substrate ^A	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	0.63 \pm 0.05 ^B
Cerrado <i>s. str.</i> ^A	553 \pm 75	363 \pm 40	916 \pm 50	73 \pm 7	38 \pm 3	11 \pm 0.4	Sandy	1.43 \pm 0.06 ^C
<i>Cerradão</i>	355 \pm 51	463 \pm 39	819 \pm 92	126 \pm 10	45 \pm 3	55 \pm 2.7	Sandy	1.36 \pm 0.05 ^C
Riparian forest	502 \pm 57	369 \pm 42	871 \pm 48	95 \pm 8	25 \pm 3	34 \pm 1.5	Sandy	1.44 \pm 0.08 ^C

^AThe soils that were used in the rhizotrons.

^BThe particle density measured from a deformed soil sample.

^CThe bulk density measured from a non-deformed soil sample.

Table 2. Macro- and micronutrient contents and fertility parameters of the organic substrate (Plantmax: Eucatex, Paulinia, SP, Brazil), as well as those of soils from a cerrado *sensu stricto* (s. str.), a cerrado and riparian forest fragments of natural vegetation from Itrapina, Corumbatai and Ajapi, respectively, in south-eastern Brazil
 Mean values ($n = 5$) \pm s.d.; BS, base saturation ($K^+ + Ca^{2+} + Mg^{2+}$); CEC (Cation Exchange Capacity) = $K^+ + Ca^{2+} + Mg^{2+} + H^+ + Al^{3+}$; V% = fertility rate [$V = 100 (K^+ + Ca^{2+} + Mg^{2+}) / CEC$], %

Soil type	pH (CaCl ₂)	Organic matter (g dm ⁻³)	P (resin) (mg dm ⁻³)	Al ³⁺	H+Al	K ⁺	(mmole dm ⁻³)			CEC	V% (%)	SO ₄ ⁻²	(mg dm ⁻³)				
							Ca ²⁺	Mg ²⁺	BS				B	Cu	Fe	Mn	Zn
Substrate ^A	5.8 ± 0.2	184 ± 5	152 ± 7	0.01 ± 0	47 ± 1.5	4 ± 0	125 ± 0	116 ± 0	245 ± 0	291.9 ± 0	84 ± 1	1.2 ± 0	4.96 ± 0.05	1.4 ± 0.05	301 ± 0	6.4 ± 0.05	2.92 ± 0
Cerrado	4.0 ± 0.2	12 ± 2	1 ± 0.1	9 ± 0.5	47 ± 1.5	0.3 ± 0.06	1 ± 0.1	1 ± 0.1	2 ± 0.3	49 ± 2	4 ± 0.5	3 ± 0.9	0.15 ± 0.01	0.3 ± 0.05	90 ± 13	0.9 ± 0.14	0.1 ± 0
<i>s. str.</i> ^A																	
Cerradão	4.0 ± 0.3	15 ± 2	1 ± 0.2	10 ± 0.7	48 ± 2.0	0.3 ± 0.05	1 ± 0.2	0	2 ± 0.2	50 ± 3	3 ± 0.6	9 ± 1.5	0.18 ± 0.01	0.7 ± 0.04	72 ± 4	0.2 ± 0.02	0.1 ± 0.01
Riparian forest	4.1 ± 0.3	19 ± 3	1 ± 0.1	12 ± 0.6	46 ± 1.8	0.3 ± 0.06	1 ± 0.2	1 ± 0.1	2 ± 0.4	48 ± 4	4 ± 0.8	3 ± 1.7	0.18 ± 0.02	0.5 ± 0.06	39 ± 6	0.2 ± 0.02	0.2 ± 0

^AThe soils that were used in the rhizotrons.

B.V., Manchester, NH, USA) so that the canvas acted as a small curtain over the glass window. The bottom parts of the rhizotrons were made of wooden frames that were screwed onto the PVC pipes. A plastic 0.2-cm net was fastened and stapled inside the frame. Before filling the rhizotrons with the organic substrate (Plantmax, Eucatex), a 2-cm gravel layer was placed over the net to drain water properly from the rhizotrons. The rhizotrons stood over a wooden structure, and they remained at an angle of 70° in relation to the ground so as to induce root growth along the glass window.

Stem and root lengths, the number of leaves, biomass and leaf area

The position of the main root tip was marked on the glass window using Silver tape 3939® (3M, Campinas, SP, Brazil) strip 10 days after planting, which was defined as the *planting date*. The length (cm) of the stems (from soil line to shoot apex), the length (cm) of the roots (from the strip mark to root tip) and the number of leaves were measured on the 7th, 17th, 33rd, 51st, 70th, and 85th day after planting.

On the 86th day, the rhizotrons were disassembled and nine replicates of each of the three species were separated into leaves, stems (plus petioles) and roots, which were washed and dried at 60°C until a constant mass was reached. The biomass (g plant⁻¹) of these organs and their sum (the total biomass) were evaluated. Before taking leaf samples to the oven to dry, their leaf areas were gravimetrically measured. The leaf borders were traced on paper with a density of 75 g m⁻². After all of the leaves were drawn, leaf moulds were weighed and their mass expressed as an area (cm²). Additionally, leaf areas (cm²) and the total biomass were used to calculate the leaf mass ratio, LMR (leaf g/plant g).

Specific leaf area

The second youngest mature leaf (Hoffmann and Franco 2003) was collected from five replicates of each of the three species on the 86th day (December 2007) for the semi-controlled (rhizotron) experiment, and in late April 2008 for the open field experiment. This leaf had its area (cm²) determined by the gravimetric method previously described. The leaf was then dried in an oven (60°C) to a constant mass and the specific leaf area (SLA) was expressed as cm² g⁻¹.

Photosynthetic capacity

Photosynthetic capacity (CO₂ assimilation rate, *A*) was measured only in the field using an open gas exchange system (LI-6400, LI-COR, Lincoln, NE, USA), and the results were obtained per

unit leaf area (*A*_{area}) as μmol CO₂ m⁻² s⁻¹. The SLA was also expressed in m² kg⁻¹ and multiplied by *A*_{area} to express the photosynthetic capacity per unit leaf mass (*A*_{mass}) as μmol CO₂ kg⁻¹ s⁻¹.

Two leaves per plant were assessed between 0900 hours and 1030 hours 6 months after planting (late April 2008). The air temperature and vapour pressure deficit (VPD) within the leaf cuvette were set to 26 ± 2°C and 1.2 ± 0.2 kPa, respectively, in all environments where gas exchange was measured. The PPFD was provided by an artificial red–blue light emitting diode light source (6400–02B, LI-COR) and was set to provide an average value of the same PPFD within the leaf cuvette that was tracked in the external environment (Table 3).

Daily courses of microclimate and soil water availability

For the semi-controlled experiment, the organic substrate within the rhizotrons was irrigated every day and maintained at the field capacity of soil water retention. In the experimental garden, PPFD fluctuated around 1615.6 ± 122 μmol photons m⁻² s⁻¹ from 0800 hours to 1200 hours and around 1117.6 ± 651 μmol photons m⁻² s⁻¹ from 1300 hours to 1800 hours.

For the field experiment, the external PPFD was concomitantly measured with gas exchange assessments using a quantum sensor (9901–013, LI-COR), which was mounted and positioned on the gas exchange system's leaf cuvette in such a way as to minimise potential errors (Li-Cor 2001). Soil samples were collected at 20- and 40-cm depths in late April 2008. These samples were weighed in the field using a portable balance. The dry mass of the soil samples were obtained by oven-drying them at 105°C until their mass was constant. The soil water content was expressed as g H₂O per g soil.

Statistical analysis

For the semi-controlled experiment, the stem and root lengths, number of leaves, biomass, leaf area and the LMR were obtained from nine randomly selected replicates, whereas the SLA was obtained from five randomly selected replicates. A one-way ANOVA was carried out to test the differences among the three species cultivated in the rhizotrons. For the field experiments, *A*_{area}, *A*_{mass} and SLA were obtained from five randomly selected plants, and, in this case, a two-way ANOVA was run to test the effects of the species, environmental factors and their interactions on *A*_{area}, *A*_{mass} and SLA. For both experiments, the Tukey test (*P* < 0.05) was used to conduct *post hoc* comparisons to estimate the LSD between the mean results.

Table 3. Irradiance and soil water content from a cerrado *sensu stricto* (*s. str.*), a cerrado (edge and understory) and riparian forest (understorey) fragments with natural vegetation from Itirapina, Corumbataí, and Ajapi, respectively, in south-eastern Brazil
Mean values (*n* = 10) ± s.d. of measurements taken in spring (November), summer (February) and autumn (late April)

Vegetation type	Irradiance (μmol m ⁻² s ⁻¹)		Soil water content (g H ₂ O per g soil)	
	0900 hours–1030 hours	0900 hours–1700 hours	0–20 cm	20–40 cm
Cerrado <i>s. str.</i>	239.3 ± 104.5	906.2 ± 274.6	0.061 ± 0.004	0.066 ± 0.005
Cerrado (edge)	37.0 ± 10.9	640.4 ± 262.7	0.070 ± 0.007	0.069 ± 0.005
Cerrado (understorey)	9.7 ± 6.8	250.0 ± 147.7	0.068 ± 0.002	0.070 ± 0.007
Riparian forest	20.3 ± 9.4	300.0 ± 200.1	2.652 ± 1.51	2.923 ± 2.312

Results

The rhizotrons were disassembled on the 86th day after planting (DAP) because the main roots of most of the savanna species had reached the bottom of the rhizotrons.

For every evaluation date, the root lengths of the savanna and the edge species were similar and presented higher ($P < 0.05$) values in comparison to those of the forest species (Fig. 1a).

The savanna species exhibited the lowest ($P < 0.05$) shoot length in comparison to the other two species, which had the same shoot lengths on the 7th, 51st, 70th and 85th DAPs; however, the

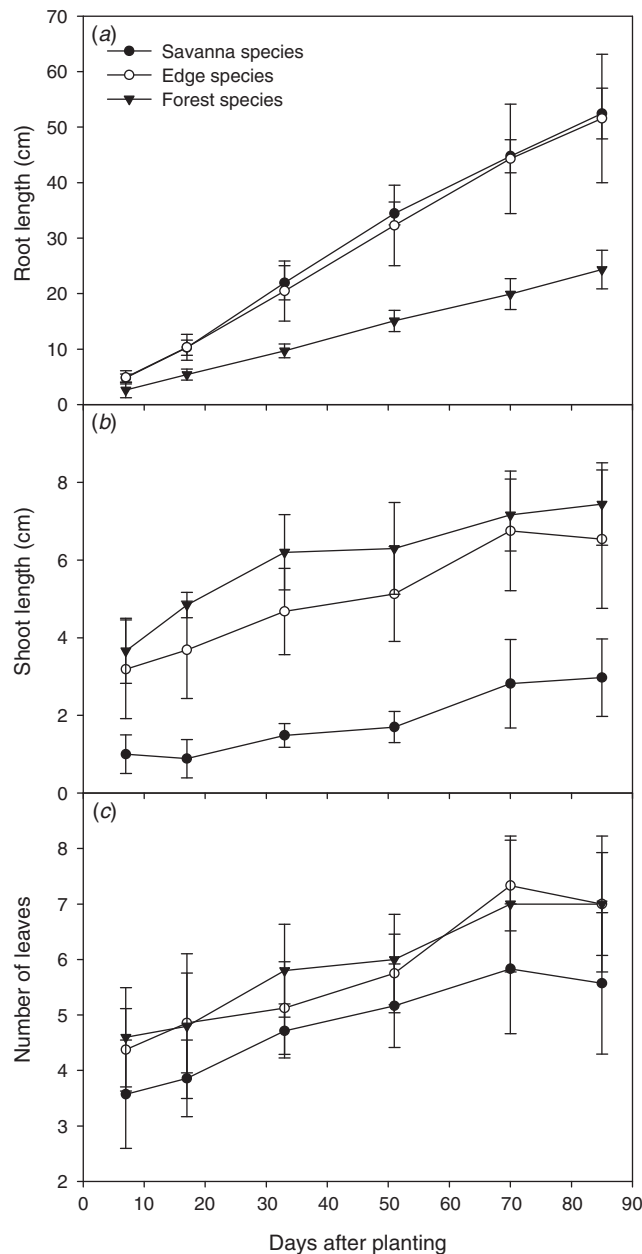


Fig. 1. Mean values ($n=9$ plants) of (a) root and (b) shoot length and (c) number of leaves of the savanna species (*S. ferrugineus*), the edge species (*S. camporum*) and the forest species (*S. pohlii*) that were cultivated in rhizotrons containing an organic substrate (Plantmax: Eucatex, Paulinia, SP, Brazil) (vertical bars = s.d.).

forest species surpassed the shoot length of the edge species on the 17th and the 33rd DAPs.

A great variation in the number of leaves was observed among species. However, the three species had the same ($P > 0.05$) number of leaves throughout the experimental period.

Plants had the same ($P = 0.5352$) root biomass in the three species (Fig. 2a).

The shoot biomasses were different ($P = 0.0001$) among the three species. The largest shoot biomasses were observed in the edge species, which had significantly larger biomasses than those of the forest species, which showed biomasses that were still greater than those of the savanna species (Fig. 2b).

The leaf biomasses were different ($P = 0.0173$) among the three species that were cultivated in the rhizotrons. The leaf biomass of the edge species was significantly greater than those of the other two species, which exhibited similar results to each other (Fig. 2c). The same response pattern ($P = 0.0042$) was observed for the total biomass (Fig. 2d).

The relative contribution of leaf biomass to total biomass was greater in the savanna species in comparison to the edge and the forest species, which presented the same proportion of biomass allocated to their leaves. The relative contribution of root biomass to total biomass was similar for the forest and savanna species. The savanna species showed half of the relative contribution of shoot biomass to total biomass in comparison to the edge and the forest species, which had the same proportion of biomass allocated to their shoots (Fig. 3).

Leaf areas were different ($P = 0.0002$) among the three species (Fig. 4a). The edge species exhibited an increased leaf area in comparison to the other two species, both of which exhibited similar leaf areas (Fig. 4a). Similarly, SLAs were distinct ($P = 0.0206$) among the three species. The SLA of the edge species was larger than that of the savanna species, but the edge and the forest species had identical SLAs. The forest and the savanna species also had identical SLAs (Fig. 4b). On the other hand, the LMRs were similar ($P = 0.1562$) for the three species (Fig. 4c).

The SLAs of plants that were cultivated in the field were similar to those of the three species that were grown in the cerrado *s. str.* ($P = 0.2329$) and at the edge of the cerrado ($P = 0.0922$). On the other hand, the three species had distinct SLAs when cultivated in the understorey of the cerrado ($P = 0.0575$) and in the riparian forest site ($P = 0.0383$). In the understorey of the cerrado, the edge species exhibited the largest SLAs. In the riparian forest fragment, the largest SLAs were observed for the forest species, which were significantly larger than those of the savanna species. All environmental conditions equally influenced the SLAs of the edge species ($P = 0.2531$); however, the forest species exhibited greater SLAs ($P = 0.0025$) in the riparian forest fragment in comparison to the other sites, where measurements produced similar results for this species. In the case of the savanna species, the SLAs were higher ($P = 0.0404$) at the riparian forest site than those at the edge of the cerrado; the savanna species SLA assessments from the cerrado *s. str.* and the understorey of the cerrado yielded intermediate results (Fig. 5a).

The CO₂ assimilation rates per unit leaf area (A_{area}) were similar for the three species in the cerrado *s. str.* ($P = 0.0560$), at the edge of the cerrado ($P = 0.5670$) and in the riparian forest

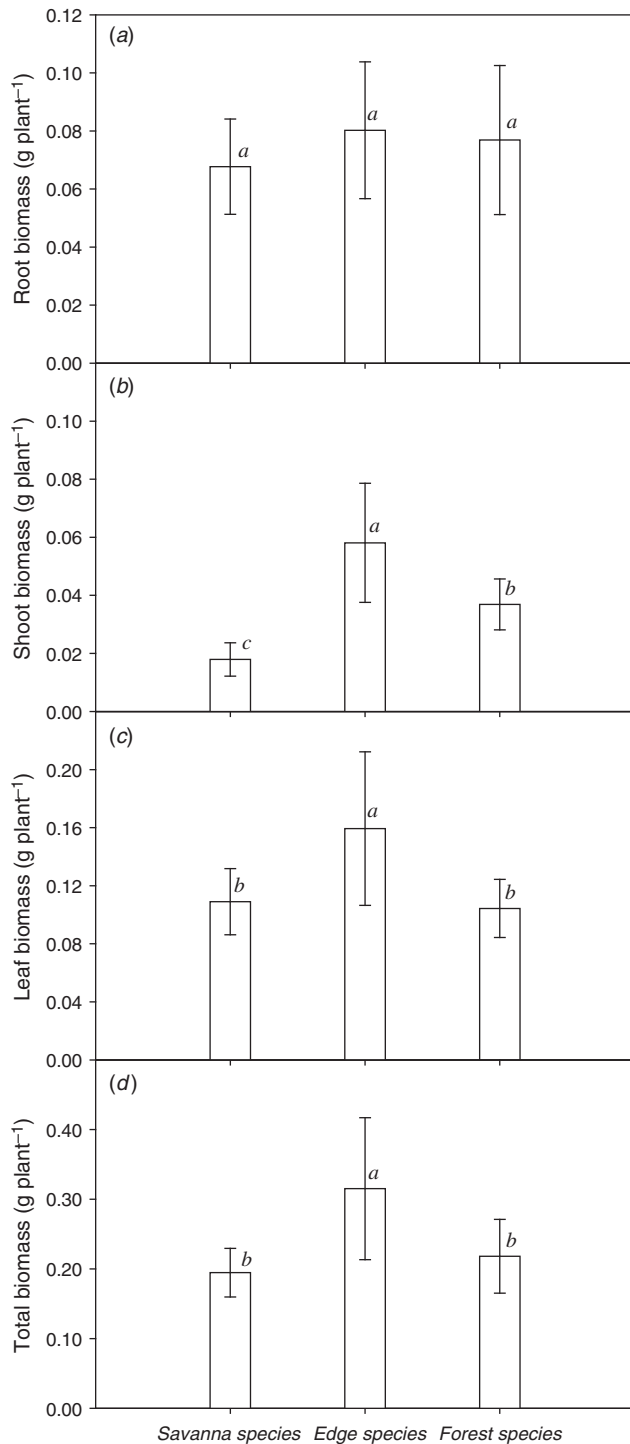


Fig. 2. Mean values ($n=9$ plants) of (a) root biomass, (b) shoot biomass, (c) leaf biomass and (d) total biomass of the savanna species (*S. ferrugineus*), the edge species (*S. camporum*) and the forest species (*S. pohlii*) cultivated in rhizotrons containing an organic substrate (Plantmax: Eucatex, Paulinia, SP, Brazil). Distinct letters indicate significant differences ($P < 0.05$) among species (vertical bars = s.d.).

fragment ($P=0.4425$). In the understorey of the cerradão, the edge species showed the largest A_{area} ($P=0.0499$) (Fig. 5b). The CO_2 assimilation rates per unit leaf mass (A_{mass}) were similar for

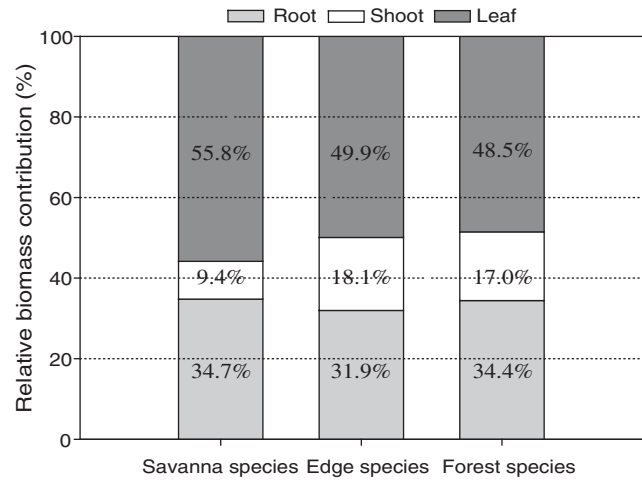


Fig. 3. Mean values ($n=9$ plants) of the relative biomass contribution of the roots, shoots and leaves to total biomass of the savanna species (*S. ferrugineus*), the edge species (*S. camporum*) and the forest species (*S. pohlii*) cultivated in rhizotrons containing an organic substrate (Plantmax: Eucatex, Paulinia, SP, Brazil).

the three species only in the cerrado *s. str.* ($P=0.0526$) and at the edge of the cerradão ($P=0.2985$). In the understorey of the cerradão, the edge species showed the largest A_{mass} ($P=0.0496$). In the riparian forest fragment, the forest species showed a conspicuously higher A_{mass} ($P=0.0499$) in comparison to the savanna species, and the edge species exhibited an intermediate A_{mass} (Fig. 5c).

The vegetation types significantly influenced the A_{area} values of the savanna ($P=0.0001$), the edge ($P=0.0001$) and the forest ($P=0.0001$) species, and the same environmental influence was observed for A_{mass} , with the same respective P -values. The savanna and the forest species exhibited larger values of A_{area} and A_{mass} in the cerrado *s. str.* than those values measured at the edge of the cerradão and in the riparian forest fragment, where measurements produced similar results that were even larger than those obtained for the savanna and the forest species in the understorey of the cerradão. Regarding the edge species, the A_{area} and the A_{mass} values obtained in the cerrado *s. str.* were greater than the values of these variables that were obtained at the other three sites, all of which had similar results (Fig. 5b, c).

The irradiance clearly declined from the cerrado *s. str.* to the riparian forest fragment (cerrado *s. str.* >> cerradão edge > cerradão understorey \approx riparian forest). This trend was observed from 0900 hours to 1030 hours and from 0900 hours to 1700 h (Table 3).

The soil water content clearly increased from the cerrado *s. str.* and the cerradão to the riparian forest fragment (Table 3). Based on soil water retention curves (data not shown), the soil water potential (Ψ_{soil}) of the riparian forest was calculated to be 0 MPa, revealing that there was 15 times more water than was indicated by the water retention field capacity. The Ψ_{soil} of the cerrado *s. str.* soil was estimated to be -0.03 MPa, and the Ψ_{soil} of the cerradão soil was estimated to be between -0.3 and -0.4 MPa.

Discussion

There was an increased root length of the savanna species in comparison to the forest species (Fig. 1a), which corroborates our

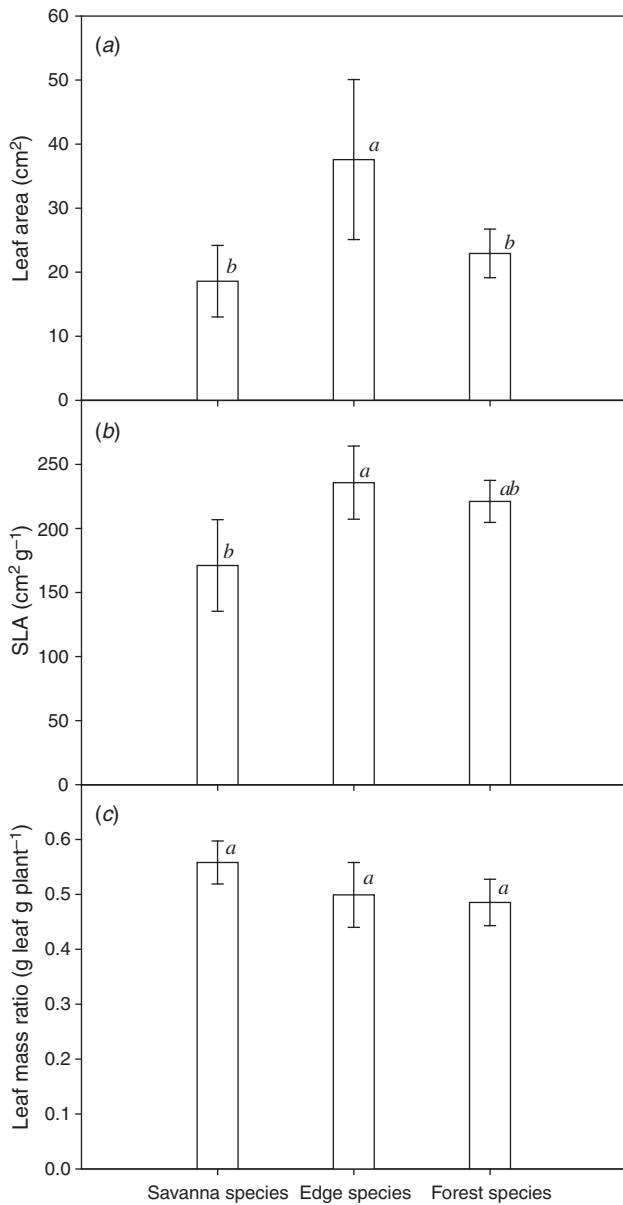


Fig. 4. Mean values of (a) leaf area ($n=9$ plants), (b) specific leaf area (SLA) ($n=5$ plants) and (c) leaf mass ratio ($n=9$ plants) of the savanna species (*S. ferrugineus*), the edge species (*S. camporum*) and the forest species (*S. pohlii*) cultivated in rhizotrons containing an organic substrate (Plantmax: Eucatex, Paulinia, SP, Brazil). Distinct letters indicate significant differences ($P < 0.05$) among species (vertical bars = s.d.).

first hypothesis. In fact, the long and deep roots of the cerrado species have already been described by Rawistscher (1948). Physiological predictions that savanna species have long and deep roots have also been reported (Franco 1998; Hao *et al.* 2008), confirming that these species access deep soil layers so that water is available in the dry season (Bucci *et al.* 2008). Additionally, shoots were longer in the forest species compared with the savanna species (Fig. 1b), and this trait, if maintained during plant development, would enable young plants of the forest species effectively to reach the canopy.

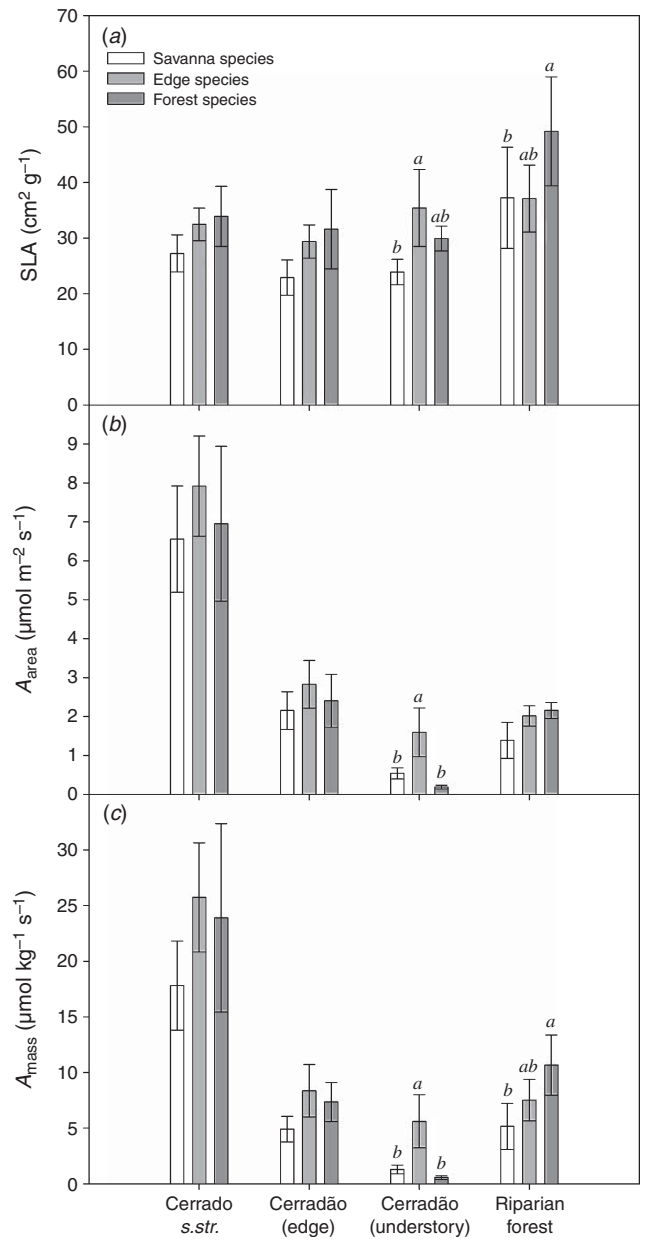


Fig. 5. Mean values ($n=5$ plants) of (a) specific leaf area (SLA), (b) CO₂ assimilation rates on an area and (c) mass basis of young plants of the savanna species (*Styrax ferrugineus*), edge species (*S. camporum*) and forest species (*S. pohlii*) measured in April 2008 from native sites in Itirapina, Corumbataí and Ajapi, south-eastern Brazil. Distinct letters indicate significant differences ($P < 0.05$) among species at the same site. Identical letters or an absence of letters indicates a lack of significant differences among species at the same site (vertical bars = s.d.).

This divergence between the savanna species and the forest species root and shoot lengths reveals that these traits are already expressed at the seedling stage and may explain the success of *S. ferrugineus* in the savanna and of *S. pohlii* in forest habitats. It has been reported that a large root: shoot ratio, which only involves a few genes, could be easily selected for dry habitats, and that the conquest of other stressful habitats also requires certain environment-specific traits (Chapin *et al.* 1993). We did

not test root and shoot traits against light or soil water availability gradients, which would simulate the contrast between the savanna and the forest habitats; however, the root and shoot lengths of the savanna and the forest species are not plastic in response to a soil fertility gradient (data not shown). In fact, when savanna–forest congeneric pairs were analysed together, some leaf and stem hydraulic traits were the least conserved within genera but the most conserved within functional types (Hao *et al.* 2008). Therefore, deep roots and a long initial shoot length could be considered important environment-specific traits for savanna and forest habitats, respectively.

Although the savanna species exhibited a strikingly long root length, the root biomass was the same for the three species (Fig. 2a). The relative contribution of root biomass to total biomass was also identical for the forest (34.4%) and the savanna (34.7%) species (Fig. 3). Thus, both species seem to allocate the same amount of biomass to the underground organ. We did not separately measure coarse and fine root biomasses, which may explain why these species show the same biomass allocation to their roots; however, it is well reported that the coarse roots (defined as those with clear signs of secondary growth and lignification) of savanna species exhibit larger biomasses in comparison to the coarse roots of forest species (Hoffmann and Franco 2003; Hoffmann *et al.* 2004). These authors analysed the biomasses of coarse roots 150 days after planting; however, in our study, we did not identify coarse roots 86 days after planting.

Under full sunlight, the edge species showed higher biomasses of the shoots (Fig. 2b) and leaves (Fig. 2c), compared with the forest and the savanna species. This edge species had the same number of leaves as the other two species (Fig. 1c); however, they were larger (Fig. 4a) and had a greater SLA in comparison to the savanna species (Fig. 4b). On the other hand, when it was cultivated in rhizotrons containing a cerrado soil, the edge species had the same leaf area and SLA as the other two species (data not shown). This observation suggests that *S. camporum* may benefit from conditions at the edge of vegetation fragments where light, water and the nutrients of disturbed soils are more available (Pivello *et al.* 1999) than within fragments. The enlarged leaf area, high light capture and increased A_{mass} result in high growth rates (Scholz *et al.* 2008), which would be necessary for *S. camporum* to populate the edges of fragments. In fact, young *S. camporum* trees are commonly found at the edge of the cerradão, and fewer (only adult plants) are found within these fragments (Habermann *et al.* 2011). Moreover, young *S. camporum* plants that are planted in the understorey of a cerradão exhibit a higher mortality ratio compared with those planted at the edge of this physiognomy (Habermann *et al.* 2011), which reinforces the idea that this species is a light-demanding plant and explains its frequent occurrence at the edge of vegetation fragments.

As irradiance diminished from the cerrado *s. str.* towards the understorey of the riparian forest (Table 3), SLAs significantly increased, especially in the forest species (Fig. 5a). Therefore, our prediction that young plants of the three species show distinct SLAs may depend on the light availability of the habitat. As shade increases, a high SLA may improve light capture capacities, especially in forest species. However, such

plasticity of SLA is not evident in each of the three species in response to a fertility gradient (data not shown). Considering that the soils of the evaluated habitats display similar characteristics (Tables 1, 2), we concluded that in the field, the SLAs of the forest species increased with a reduction in irradiance and not with a rise in soil organic matter content (cerrado *s. str.* < riparian forest; Table 2). In fact, the soils of forest habitats may show elevated organic matter content (Haridasan 2008). This phenotypic plasticity of SLA of the forest species to the irradiance gradient implies its low heritability and, consequently, a low potential to be selected for in that environment (Ackerly *et al.* 2000). In the cerrado *s. str.* and at the edge of the cerradão, where the three species exhibited the same SLAs (Fig. 5a), the A_{area} and A_{mass} of these three species were also the same (Fig. 5b, c).

A general relationship among woody species of the cerrado areas is that a large leaf area per plant and an increased SLA enables plants to achieve a high photosynthetic capacity, which depends on a high stomatal conductance (g_s ; Scholz *et al.* 2008). The unrestricted soil water content of the riparian forest causes higher g_s for young plants of the forest species in comparison to young plants of the savanna species planted in the riparian forest (Habermann *et al.* 2011); however, this high g_s for the forest species does not entail an enhanced A_{area} in comparison to the other species planted in the riparian forest (Fig. 5b), but its A_{mass} was substantially augmented (Fig. 5c). Therefore, in shaded environments, the elevated SLA of the forest species induced an increased photosynthetic capacity. Thus, our prediction that the three species would show different photosynthetic capacities when in the same cerrado physiognomy depends on which basis the photosynthetic capacity is being computed, which may be influenced by the SLA and not by g_s . Accordingly, the A_{mass} of cerrado woody species increases with SLA; however, the A_{area} does not follow this relationship (Franco *et al.* 2005).

Another facet of this general relationship (Scholz *et al.* 2008) is that in forest species, increased leaf area and SLA can promote higher growth rates, which lead to taller and larger trees with lower wood densities in comparison to open savanna trees, which are relatively small in size and exhibit denser wood compositions. Therefore, a plastic trait, such as SLA (Fig. 5a), could explain the success of *S. pohlii* in forest environments (Teixeira *et al.* 2008). Accordingly, SLA was also found to be more strongly determined by the habitat of a species rather than by its taxonomic affinity (Hoffmann *et al.* 2005). On the other hand, considering the fact that it is non-plastic traits and not plastic traits that can be selected in an environment (Ackerly *et al.* 2000), it is reasonable to propose that root and shoot lengths are more likely to be responsible for the success of *S. ferrugineus* in savanna and of *S. pohlii* in forest habitats.

It has been reported that a large root : shoot ratio is highly conserved in species that inhabit savannas or dry environments (Rawitscher 1948; Hoffmann and Franco 2003; Bucci *et al.* 2008, 2009; Hao *et al.* 2008). Additionally, it is well known that high shoot growth is a non-plastic trait in shade-tolerant forest species (Givnish 1988). In contrast to the savanna environment, competition for sunlight and reaching the canopy are important in forest environments. Consequently, the high shoot growths of the seedling stages of *S. pohlii* and *S. camporum* could explain

the success of the former species in the riparian forest and the success of the latter at the edge of forest fragments, which tend to expand into areas that are not predisposed to fire (Silva *et al.* 2008).

The large A_{area} and A_{mass} that were observed for young plants of the edge species in the understorey of the cerrado (Fig. 5b, c) are not sufficient evidence that this species benefits from this particular habitat. Our data indicate that, in general, the edge species demonstrated response values between those of the forest species and the savanna species. For instance, the edge species exhibited long shoot lengths (Fig. 1b), which are typical of forest species, whereas it also demonstrated substantial root lengths (Fig. 1a), which are important to surviving the dry season of the cerrado *s. str.* Such results, although not conclusive, could illustrate why the edge species is widely distributed in the cerrado *s. l.* areas.

Sunlight drives the A_{area} and A_{mass} of the three species (Fig. 5b, c), which corroborates our third hypothesis. However, this fact also influences the growth capacity (Scholz *et al.* 2008) of the savanna and of the forest species, which could theoretically advance into the savanna areas. Nonetheless, when evaluating the distribution patterns of these *Styrax* species, one should consider the drought and frequent fires of the dry season. Therefore, the strikingly longer and deeper roots of seedlings of the savanna species in comparison to those of the forest species (Fig. 1a) give the former an important advantage over the latter in the savanna. Moreover, adult plants of the forest species exhibit a thin bark, whereas adult individuals of the savanna species exhibit a thick bark on their trunks (Habermann *et al.* 2011), and this trait has been suggested to be an adaptation to the fire of the cerrado (Nakajima and Monteiro 1987).

Acknowledgements

We thank Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) for the fellowship for ACGB (Proc. 2008/09532-7) and the Instituto de Biociências de Rio Claro (UNESP) for the facilities that were provided in the experimental garden at the Rio Claro Campus. We extend our appreciation to Dr João D. Rodrigues for the LI-6400 lent from UNESP, as well as to Camila Kissmann and João Covre for their assistance with disassembling the rhizotrons.

References

- Ackerly DD, Dudley SA, Sultan SE, Schmitt J, Coleman JS, Linder CR, Sandquist DR, Geber MA, Evans AN, Dawson TE, Lechowicz MJ (2000) The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. *Bioscience* **50**, 979–995. doi:10.1641/0006-3568(2000)050[0979:TEOPET]2.0.CO;2
- Bucci SJ, Scholz FG, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC, Zhang Y, Hao GY (2008) Water relations and hydraulic architecture in cerrado trees: adjustments to seasonal changes in water availability and evaporative demand. *Brazilian Journal of Plant Physiology* **20**, 233–245. doi:10.1590/S1677-04202008000300007
- Bucci SJ, Scholz FG, Goldstein G, Meinzer FC, Arce ME (2009) Soil water availability and rooting depth as determinants of hydraulic architecture of Patagonian woody species. *Oecologia* **160**, 631–641. doi:10.1007/s00442-009-1331-z
- Canadell J, Jackson RB, Ehleringer JR, Mooney HA, Sala OE, Schulze E-D (1996) Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* **108**, 583–595. doi:10.1007/BF00329030
- Chapin FS, Autumn K, Pugnaire F (1993) Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist* **142**, S78–S92. doi:10.1086/285524
- Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa) (1997) 'Manual for methods of soil analyses.' 2nd edn. (Embrapa: Rio de Janeiro) [In Portuguese]
- Ferreira LG, Yoshioka H, Huete A, Sano EE (2003) Seasonal landscape and spectral vegetation index dynamics in the Brazilian cerrado: an analysis within the large-scale biosphere–atmosphere experiment in Amazônia (LBA). *Remote Sensing of Environment* **87**, 534–550. doi:10.1016/j.rse.2002.09.003
- Franco AC (1998) Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, an evergreen savanna species. *Plant Ecology* **136**, 69–76. doi:10.1023/A:1009763328808
- Franco AC, Bustamante M, Caldas LS, Goldstein G, Meinzer FC, Kozovits AR, Rundel P, Coradin VPR (2005) Leaf functional traits of neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees* **19**, 326–335. doi:10.1007/s00468-004-0394-z
- Givnish TJ (1988) Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* **15**, 63–92. doi:10.1071/PP9880063
- Habermann G, Ellsworth PFV, Cazoto JL, Simão E, Bieras AC (2011) Comparative gas exchange performance during the wet season of three Brazilian *Styrax* species under habitat conditions of cerrado vegetation types differing in soil water availability and crown density. *Flora* **206**, (in press). doi:10.1016/j.flora.2010.05.009
- Hao G-Y, Hoffmann WA, Scholz FG, Bucci SJ, Meinzer FC, Franco AC, Cao K-F, Goldstein G (2008) Stem and leaf hydraulics of congeneric tree species from adjacent tropical savanna and forest ecosystems. *Oecologia* **155**, 405–415. doi:10.1007/s00442-007-0918-5
- Haridasan M (2008) Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. *Brazilian Journal of Plant Physiology* **20**, 183–195. doi:10.1590/S1677-04202008000300003
- Hoffmann WA, Franco AC (2003) Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology* **91**, 475–484. doi:10.1046/j.1365-2745.2003.00777.x
- Hoffmann WA, Orthen B, Franco AC (2004) Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna–forest boundary. *Oecologia* **140**, 252–260. doi:10.1007/s00442-004-1595-2
- Hoffmann WA, Franco AC, Moreira MZ, Haridasan M (2005) Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology* **19**, 932–940. doi:10.1111/j.1365-2435.2005.01045.x
- Li-Cor (2001) Light sensor considerations. In 'Li-Cor using the LI-6400 portable photosynthesis system. Book 2: useful details. Working with files'. pp. 8-2–8-3. (LI-COR Inc.: Lincoln)
- Montgomery R (2004) Relative importance of photosynthetic physiology and biomass allocation for tree seedling growth across a broad light gradient. *Tree Physiology* **24**, 155–167.
- Nakajima JN, Monteiro R (1987) Padrões de distribuição espacial de espécies de *Styrax* (Styracaceae) de cerrados. *Arquivos de Biologia e Tecnologia* **30**, 419–430.
- Pivello VR, Shida CN, Meirelles ST (1999) Alien grasses in Brazilian savannas: a threat to the biodiversity. *Biodiversity and Conservation* **8**, 1281–1294. doi:10.1023/A:1008933305857
- Ratter JA, Bridgewater S, Ribeiro JF (2003) Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh Journal of Botany* **60**, 57–109. doi:10.1017/S0960428603000064
- Rawitscher F (1948) The water economy of the campos cerrados in the Southern of Brazil. *Journal of Ecology* **36**, 237–268. doi:10.2307/2256669

- Schenk HJ, Jackson RB (2002) Rooting depths, lateral root spreads, and belowground/aboveground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology* **90**, 480–494. doi:10.1046/j.1365-2745.2002.00682.x
- Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC, Salazar A (2008) Plant- and stand-level variation in biophysical and physiological traits along tree density gradients in the cerrado. *Brazilian Journal of Plant Physiology* **20**, 217–232. doi:10.1590/S1677-04202008000300006
- Silva LCR, Sternberg L, Haridasan M, Hoffmann WA, Miralles-Wilhelm F, Franco AC (2008) Expansion of gallery forests into central Brazilian savannas. *Global Change Biology* **14**, 2108–2118. doi:10.1111/j.1365-2486.2008.01637.x
- Teixeira AP, Assis MA, Siqueira FR, Casagrande JC (2008) Tree species composition and environmental relationships in a neotropical swamp forest in southeastern Brazil. *Wetlands Ecology and Management* **16**, 451–461. doi:10.1007/s11273-008-9082-x
- Walters MB, Reich PB (1999) Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytologist* **143**, 143–154. doi:10.1046/j.1469-8137.1999.00425.x

Manuscript received 2 September 2010, accepted 28 December 2010