



unesp

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu



DESEMPENHO ECOFISIOLÓGICO DE *Styrax ferrugineus*,
S. camporum E *S. pohlii* (STYRACACEAE), SUBMETIDOS À
DEFICIÊNCIA HÍDRICA EM SISTEMA SEMI CONTROLADO

EDUARDO BORGES DA VEIGA

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências, Campus de Botucatu, UNESP, para
obtenção do título de Mestre no Programa de
Pós-Graduação em Ciências Biológicas
(Botânica), Área de concentração Ecofisiologia

**BOTUCATU – SP
2 011**



unesp

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"Júlio de Mesquita Filho"

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

DESEMPENHO ECOFISIOLÓGICO DE *Styrax ferrugineus*,
S. camporum E *S. pohlii* (STYRACACEAE), SUBMETIDOS À
DEFICIÊNCIA HÍDRICA EM SISTEMA SEMI CONTROLADO

EDUARDO BORGES DA VEIGA

PROF. DR. GUSTAVO HABERMANN

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biotecnologia, Campus de Botucatu, UNESP, para
obtenção do título de Mestre no Programa de
Pós-Graduação em Ciências Biológicas
(Botânica), Área de concentração Ecofisiologia

**BOTUCATU – SP
2011**



unesp

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu



FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉCNICA DE AQUISIÇÃO E TRATAMENTO
DA INFORMAÇÃO
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE

Veiga, Eduardo Borges da.

Desempenho ecofisiológico de *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii* (Styracaceae) submetidos à deficiência hídrica em sistema semi controlado / Eduardo Borges da Veiga. – Botucatu, 2011.

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista, 2011.

Orientador: Gustavo Habermann

CAPES: 20303033

1. Ecofisiologia vegetal. 2. Cerrados. 3. Estiracacea.

Palavras-chave: Cerrado; Deficiência hídrica; Desempenho ecofisiológico; *Styrax*.

A Deus

“Com a sabedoria se edifica a casa, e com o entendimento ela se estabelece (Pro 24,3)”.

A minha família,

Meu pai Zeferino da Veiga, minha mãe Bárbara, minha irmã Roniela e meu sobrinho Pedro Luiz.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela concessão de bolsa de estudos.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Gustavo Habermann pela confiança, orientação e amizade. Exemplo de dedicação ao ofício, uma homenagem especial.

Ao Prof. Dr. Fernando Broetto pelo apoio na condução do trabalho, amizade e incentivo.

Aos amigos Edegar Moro e Adriana pela presteza em auxiliar-me sempre que possível na condução do experimento.

Ao técnico do Departamento de Botânica José Eduardo (Zé Du) pelo auxílio e boa vontade e ao funcionário Áureo pela ajuda na preparação da área experimental.

Aos amigos Valdir Zuccareli e Daniel Baron pela força ao longo da execução deste trabalho.

Aos professores Dra. Sílvia Rodrigues Machado e Dr. Luiz Fernando Rolim de Almeida pelo incentivo e sugestões na qualificação.

Aos professores Dr. Gustavo Maia Souza e Dr. Carlos Henrique Britto de Assis Prado pela boa vontade em participar na composição da banca de defesa.

Ao Instituto de Biociências (IBB – UNESP) pela estrutura e oportunidade.

Enfim, a todos aqueles que me deram a honra de sua atenção, boa vontade e incentivo, fortalecendo-me pessoal e profissionalmente assim como para a realização deste trabalho.

SUMÁRIO

RESUMO.....	viii
ABSTRACT	viii
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. REVISÃO DE LITERATURA.....	2
2.1 Formação do cerrado no neotrópico.....	2
2.2 Desempenho ecofisiológico.....	2
2.3 A água e o desempenho ecofisiológico.....	4
2.4 A família Styracaceae.....	6
2.4.1 <i>Styrax ferrugineus</i>	6
2.4.2 <i>Styrax camporum</i>	7
2.4.3 <i>Styrax pohlii</i>	7
CHAPTER 1.....	9
Instantaneously measured traits may detect non-plastic performances to artificial drought, explaining distinct distributions of the congeneric <i>Styrax</i> species in the cerrado.....	9
Introduction	10
Material and methods.....	12
Plant material.....	12
Experimental description and study site.....	12
Gas exchange and chlorophyll <i>a</i> fluorescence measurements	13
Leaf water potential.....	14
Data analysis.....	14
Results.....	14
Discussion.....	17

Figures.....21

REFERENCES.....30

RESUMO

Aqui analisamos as diferenças entre plantas irrigadas e não irrigadas de três espécies congenéricas de *Styrax* que apresentam distribuições geográficas distintas no cerrado, Brasil. *Styrax ferrugineus* mostrou condutância estomática (g_s) não-responsiva à deficiência hídrica do solo aplicada em plantas envasadas. Isso pode explicar as maiores eficiências de trocas gasosas e fotoquímicas encontradas em *S. ferrugineus*, uma espécie bem adaptada ao cerrado *sensu stricto* (*s. str.*) que é um tipo de vegetação savânica. *S. camporum*, que é amplamente distribuída nas áreas de cerrado *sensu lato* (*s.l.*), foi a única espécie que aumentou as eficiências de uso da água nos dias de maior deficiência hídrica. Tal resultado distingue *S. camporum* de *S. pohlii*, uma espécie de mata, uma vez que ambas as espécies diminuíram g_s durante os dias de maior estresse hídrico. Em contraste a outros estudos, nós propomos que características medidas instantaneamente podem detectar performances não-plásticas aos estresses ambientais, o que auxilia explicar as distintas distribuições geográficas de espécies congenéricas no cerrado.

ABSTRACT

Here we analyzed the differences between irrigated and non-irrigated plants of three congeneric *Styrax* species that present distinct geographical distribution in the cerrado, Brazil. *Styrax ferrugineus* showed an unresponsive stomatal conductance (g_s) to the soil water deficit applied to potted plants. This may explain the great gas exchange and photochemical efficiencies found in *Styrax ferrugineus*, which is well adapted to the cerrado *sensu stricto* (*s. str.*), a savanna-type vegetation. *S. camporum*, which is widely distributed in the cerrado *sensu lato* (*s. l.*) areas, was the only species that presented increased water use efficiencies on the days of maximum water deficit. Such result distinguishes *S. camporum* from *S. pohlii*, which is a forest species, since both species decreased their g_s during the days of maximum water stress. In contrast to other studies, we propose that instantaneously measured traits may detect non-plastic performances to environmental stresses, which helps to explain distinct geographical distributions of congeneric species in the cerrado.

1. INTRODUÇÃO

O cerrado atualmente ocorre em áreas restritas (fragmentos e áreas de proteção). Tal situação deve-se principalmente ao uso das áreas originais de cerrado para a agropecuária. De sua ocorrência no Estado de São Paulo, em 1997, restavam menos de 7% da área, espalhados em fragmentos próximos à cana-de-açúcar, citricultura e pastagens (Kronka et al. 1998).

O cerrado constitui-se em um desafio científico (e técnico) quando se trata do desenvolvimento de mudas de espécies do cerrado e sua aclimação para recompor áreas degradadas. Assim, muitas dessas áreas de cerrado estão sendo recompostas, em grande parte, por espécies de mata semi-decídua. Estas espécies, em sua maioria, são pioneiras e mostram rápido crescimento inicial desejável, além de serem abundantes em viveiros comerciais. Assim, após curto período, os recuperadores são desobrigados a investir em mais tratamentos culturais uma vez que as espécies implantadas já atingiram a altura necessária. Isso limita a recomposição original das áreas de cerrado e promove a perda de variabilidade nos locais recuperados.

O recrutamento de plântulas germinadas em cerrado *sensu stricto* (*s. str.*) é naturalmente baixo. Todavia é essencial conhecerem-se as vegetações originais, as espécies que as compunham e se há relações entre seus habitats e seus desempenhos ecofisiológicos. Há dificuldades na definição de desempenho ecofisiológicos, mas ainda assim, a disponibilidade hídrica tem sido sugerida como um dos fatores mais importantes na determinação da distribuição fitogeográfica (Engelbrecht et al., 2007).

Objetivou-se avaliar as trocas gasosas, a fluorescência da clorofila *a* e o potencial da água na folha (Ψ_w) dos congêneres *Styrax ferrugineus* (ocorrente no cerrado *s. str.*), *S. camporum* (com ampla ocorrência no cerrado *sensu lato*) e *S. pohlii* (ocorrente em matas e florestas ripárias) submetidos à deficiência hídrica em vasos. Buscou-se responder as seguintes questões: **(I)** *Styrax ferrugineus* apresenta maior desempenho quanto às trocas gasosas em relação às outras duas espécies durante a seca artificial? **(II)** há diferenças quanto ao uso da água entre os congêneres? **(III)** as espécies apresentam variações na eficiência fotoquímica, sendo *Styrax pohlii* mais sensível à seca? **(IV)** o Ψ_w decresce igualmente entre as espécies com o estresse por déficit hídrico?

2. REVISAO DE LITERATURA

2.1 Formação do Cerrado no Neotrópico

Atualmente é aceito que a distribuição da vegetação do cerrado no neotrópico tenha sofrido influência de vários fatores co-ocorrentes e, em função das características regionais, em intensidades variáveis, tais como chuva sazonal, baixa fertilidade edáfica, incêndios e ainda as flutuações climáticas do quaternário (Oliveira Filho & Ratter, 2000; Oliveira Filho & Ratter, 2002). Contudo, o declínio da umidade do solo e atmosférica 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, decorrente da volatilização de nutrientes (Ross, 1992; Oliveira Filho & Ratter, 2002).

Assim, após mecanismos adaptativos e de seleção, a vegetação de cerrado passou a ser competitiva em áreas com solos pobres, profundos, senis e de alta capacidade de drenagem. Logo, o maior desafio ecofisiológico para a vegetação savânica não teria sido a baixa fertilidade do solo, o excesso de alumínio (Al^{3+}) edáfico, ou a inclemência do fogo, mas a restrição hídrica que, durante as glaciações, tornou-se intensa. Logo a água não seria um recurso limitante para as espécies de cerrado atualmente (Ferri, 1977), mas teria sido durante o período quaternário.

2.2 Desempenho ecofisiológico

Para se investigar respostas fisiológicas que visem explicar a distribuição de pares congêneros de habitats contrastantes, deve-se eleger e caracterizar algum(s) índice(s) de desempenho.

Bhaskar & Ackerly (2006) fazem considerações sobre o uso do potencial da água (Ψ_w) sazonal mínimo, correlacionando-o com a distribuição de espécies. Segundo os autores, esta variável constitui-se numa importante medida do status hídrico das plantas e reflete também o déficit hídrico máximo que as folhas e o xilema toleram para manterem suas atividades fisiológicas. Meinzer (2003) observou que a alta densidade da madeira (dureza) está relacionada às grandes flutuações no Ψ_w e Bucci et al. (2004) mostraram que a transpiração noturna e o processo de reabastecimento de água no caule contribuem para o desequilíbrio do potencial da água entre as folhas e o solo.

Geßler et al. (2005) utilizaram a análise de carboidratos solúveis, de compostos solúveis de nitrogênio não protéico e parâmetros de fluorescência da clorofila *a* (*Chl a*) em

Andira legalis com vistas a descrever relações metabólicas, fotossintéticas e de comportamento para deduzir possíveis variações ecofisiológicas como estratégia de resposta à ocupação da espécie em distintos estratos de restinga. Confirmadas as respostas fotossintéticas, concluíram que o acesso à água pelas raízes pode ser mais relevante que os regimes de precipitação.

Scarano et al. (2005) tomaram a performance ecofisiológica como diferentes variáveis (de eficiência) de fluorescência da *Chl a*, relacionando o desempenho de congêneres de *Clusia sp* e a abundância de três espécies ao longo de gradientes de restinga. Primeiramente caracterizaram ecofisiologicamente as espécies co-ocorrentes nos diferentes locais. Investigaram se havia relação entre as diferenças de abundância e o desempenho entre as espécies. Intra-especificamente, questionaram se o desempenho alterava-se entre sítios com diferentes disponibilidades hídricas (plasticidade das respostas de desempenho). Para estes autores, performance fotossintética relaciona-se ao vigor, uma adaptação ao hábitat e dominância.

Naves-Barbiero et al. (2000) observaram que duas espécies sempre verdes ocorrentes em campo sujo e cerradão (*Rapanea guianensis* e *Roupala montana*) apresentaram forte controle estomático em relação à demanda evaporativa da atmosfera ou déficit de pressão de vapor (DPV), além do aumento do fluxo de seiva pela manhã e menor Ψ_w em *R. guianensis* no cerradão.

Souza et al. (2005) sugeriram a composição de carboidratos não estruturais e a alta produção de biomassa como vantagens adaptativas das gramíneas em programas de manejo de reservas naturais, além de associarem tais parâmetros à possível mecanismo de sobrevivência destas plantas ao cerrado.

Portanto, a distribuição geográfica de uma ou mais espécies pode não ser elucidada por uma variável resposta. Muitas vezes são necessárias várias aproximações experimentais para se rejeitar uma hipótese que tente explicar a ocorrência de uma espécie, envolvendo alguma variável ecofisiológica. Em estudo sobre o heliotropismo foliar em *Styrax camporum*, Habermann et al. (2008) investigaram a assimilação diária de CO_2 (A) além de outras taxas de trocas gasosas, relações hídricas (Ψ_w), temperatura foliar (T_f) e anatomia foliar. Não observaram nenhuma relação entre o paraheliotropismo e o controle da temperatura foliar nesta espécie. Em outro trabalho, Habermann et al. (2007b) notaram que as diferenças nas trocas gasosas entre folhas para e diaheliotrópicas desta espécie só ocorrem nos meses mais quentes e úmidos.

Deste modo, o desempenho ecofisiológico pode não explicar a distribuição fitogeográfica e as diferentes fitofisionomias. Contudo, este não pode ser segregado do esforço necessário dessas investigações, como também torna-se crucial em estudos em ambiente protegido, cujo objetivo seja elucidar as respostas da planta frente às condições ambientais similares ou não à de sua ocorrência.

Assim, o desempenho ecofisiológico pode não explicar totalmente a diversidade vegetal e o sucesso de uma espécie em um hábitat, mas este sucesso é fortemente dependente de sua capacidade de assimilar carbono, regular o balanço hídrico e obter os nutrientes para o crescimento, reprodução e manutenção da homeostase.

2.3 A água e o desempenho ecofisiológico

As diferenças entre espécies em resposta à seca (desempenho à seca), combinada à variação na disponibilidade hídrica do solo podem ser fortes agentes seletivos para a distribuição das espécies em escala local e regional (Engelbrecht et al., 2005). Em outro contexto, os padrões morfoanatômicos vegetativos de certas monocotiledôneas do cerrado relacionam-se mais à disponibilidade hídrica do que ao grupo taxonômico a que pertencem (Scatena et al., 2005).

O estudo de um conjunto de variáveis ecofisiológicas que diferenciem as populações (incluem-se as variáveis ligadas à deficiência hídrica) permite compreender se as espécies estudadas apresentam alguma vantagem de performance no ambiente testado (Ackerly et al., 2000).

Existe diversa literatura que afirma ser a disponibilidade hídrica um dos fatores mais determinantes dos padrões de distribuição de espécies (Osmond et al., 1987; Engelbrecht & Kursar, 2003; Engelbrecht et al., 2005; Bhaskar & Ackerly, 2006; Pan et al., 2006; Engelbrecht et al., 2007). Ademais, os mais consistentes padrões de distribuição fitossocial em florestas tropicais encontram correlações regionais e continentais com a distribuição de chuvas (Gentry, 1988; Veenendaal & Swaine, 1998; Pyke et al., 2001; Condit et al., 2002).

Chaves (1991) e Chaves et al. (2002) descreveram que, sob condições naturais, os estresses co-ocorrem. No entanto, correlações significativas entre a "sensibilidade" à seca e os padrões de distribuição podem surgir indiretamente como resultado das diferenças na tolerância à sombra. Isso pode ocorrer se houver balanço entre tolerância à sombra e à seca e, sobretudo, se a disponibilidade luminosa diminuir à medida que a disponibilidade hídrica aumentar, como em uma floresta paludosa (Engelbrecht et al., 2007; Habermann & Bressan, 2011).

A deficiência hídrica é uma situação recorrente à produção de muitas culturas, podendo causar um relevante impacto negativo ao crescimento e desenvolvimento das plantas (Lecoeur & Sinclair, 1996). À medida que o solo seca, torna-se mais difícil às plantas absorverem água, porque aumenta a força de retenção de água no solo, diminuindo a disponibilidade de água (Bergamaschi, 1992).

A resposta mais evidente de uma planta à deficiência hídrica consiste, primeiramente, no fechamento estomático e conseqüentemente no decréscimo da área foliar, da aceleração da senescência e da abscisão das folhas (McCree & Fernández, 1989).

Plantas de *Solanum lycocarpum* (lobeira) mostraram redução significativa no potencial osmótico (Ψ_{π}) e no teor de carboidratos solúveis, quando sob deficiência hídrica, o que foi interpretado como resposta que possibilita à planta sobreviver às condições estressantes de seu ambiente natural (Chaves-Filho & Stacciarini-Seraphin, 2001). Respostas de capacidade fotossintética, assimilação máxima de CO_2 , condutância estomática (g_s) e relações hídricas (Ψ_w) apresentadas por diferentes grupos fenológicos (decíduas, brevidecíduas e sempre-verdes) de 15 espécies do cerrado indicaram que cada grupo, embora diferente, converge para a manutenção do balanço hídrico, de forma a tornar as espécies competitivas no ambiente (Peixoto, 2007).

Não se observaram alterações no rendimento quântico potencial do fotossistema II (PSII) em resposta à deficiência hídrica de *Myracrodruon urundeuva*, mas o ajuste entre a taxa aparente de transporte de elétrons (ETR) e g_s sugeriu que a resistência estomática é um fator limitante à assimilação de CO_2 nesta espécie (Queiroz et al., 2002).

Em resposta a gradientes de estresse ambientais, uma planta pode apresentar um conjunto de características fisiológicas que podem se relacionar ao aparelho fotossintético, ao sistema radicular, ao sistema vascular ou a ambos, associado. Segundo Chapin et al. (1993), as características relacionadas à fotossíntese foram selecionadas em resposta aos estresses do ambiente.

O estudo isolado de estresses possibilita a compreensão da relação das plantas com o meio e suas relações com as respectivas ocorrências. Sementes de *Styrax ferrugineus* continuam germinando em potencial da água de -0,5 MPa, mas as sementes de *S. pohlii* e *S. camporum* cessam o fenômeno, indicando maior tolerância à seca de *S. ferrugineus* (Simão & Takaki – Comunicação pessoal¹).

¹ Msc. Edson Simão & Prof. Dr. Massanori Takaki - Departamento de Botânica - IB - Unesp, Campus de Rio Claro-SP

Indivíduos adultos de *S. ferrugineus* medidos em cerrado *s. str.* mostram maiores taxas de assimilação de CO₂ (A) e eficiência de uso da água ($EUA=A/E$, sendo E a taxa de transpiração) do que indivíduos adultos de *S. camporum* medidos na borda de um fragmento de cerradão (Habermann et al., 2007a), evidenciando maior capacidade fotossintética por unidade de área foliar em *S. ferrugineus*.

A deficiência hídrica geralmente induz diminuição do Ψ_{π} e de g_s , além da diminuição da taxa de assimilação de CO₂. Delinear a resistência das plantas ao estresse hídrico por falta de água, bem como especificar o potencial da água no solo (Ψ_w solo) que determina o fechamento estomático ou o tempo que as plantas levam para recuperar o estado hídrico após deficiência de água no solo representam fatores indispensáveis à compreensão da relação entre o desempenho ecofisiológico e os padrões de distribuição fito fisionômicos.

2.4 A Família Styracaceae

Compreende aproximadamente 11 gêneros e 160 espécies, e *Styrax* L. é o gênero mais representativo. Cerca de 130 espécies compõem este táxon e mais da metade situa-se na América do Sul, em ambientes como florestas úmidas, restingas e cerrado (Fritsch, 2001). No Brasil, a maioria das espécies nativas de *Styrax* ocorre em áreas de cerrado (Souza & Lorenzi, 2005).

Das três espécies aqui tratadas, *S. camporum* é a que tem ocorrência mais ampla em relação ao hábitat, sendo encontrada em cerrado *sensu lato*, transição cerradão/floresta paludosa, mata mesófila e floresta perenifólia, porém é mais comumente vista nas formações de cerrado (Nakajima & Monteiro, 1986; Ratter et al., 2000; Durigan et al., 2004; Gomes et al., 2004; Tannus & Assis, 2004; Kotchetkoff-Henriques et al., 2005), informação confirmada nos registros do Herbário do IB da Unesp, Campus de Rio Claro-SP (HRCB). Abrange os Estados de SP, MG, BA, PI, MT, MS, GO e o DF (Nakajima & Monteiro, 1986; Ratter et al., 2000; Lorenzi, 2002; Durigan et al., 2004; Gomes et al., 2004; Tannus & Assis, 2004; Kotchetkoff-Henriques et al., 2005).

2.4.1 *Styrax ferrugineus* Nees e Mart.

S. ferrugineus é descrita como quase exclusiva e bem adaptada ao cerrado *s. str.*, praticamente não sendo observada em formações de cerradão e/ou mata ciliar ou de brejo/paludosa. Trata-se de um arbusto, com folhas pequenas, coriáceas, tronco tortuoso e casca espessa e os ramos novos são recobertos por pilosidade ferrugínea. Ocorre nos Estados do PR, SP, MG, BA, MA, TO, RO, MT, MS, GO e o DF (Goodland, 1970; Nakajima &

Monteiro, 1986; Bicudo et al., 1996; Ratter et al., 2000; Lorenzi, 2002; Durigan et al., 2004; Gomes et al., 2004; Kotchetkoff-Henriques et al., 2005; Oliveira & Batalha, 2005).

O banco de dados do programa *BIOTA-FAPESP* indicou que *S. ferrugineus* foi registrada em 50% das coletas em cerrado *s. str.* ou campo cerrado; 30% das ocorrências foram vistas em cerradão e mata ciliar; 10%, em floresta ombrófila densa e contato cerrado-floresta estacional; e 10%, em locais sem descrição do hábitat.

Em cerrado *s. str.* típico, considerando-se as dificuldades de caracterização das fisionomias, que muitas vezes encontram-se em transição, são raros os representantes de *S. camporum*, sendo muito comum os exemplares de *S. ferrugineus*.

2.4.2 *Styrax camporum* Pohl

Possui diversos nomes populares sendo os mais comuns “benjoeiro” e “pinduíba”. A planta adulta pode atingir de 6 a 10 m de altura e diâmetro do tronco de 30 a 40 cm. A planta parece ser exclusiva do cerradão; é pouco encontrada no cerrado *s. str.*, onde *S. ferrugineus* parece ser exclusiva e bem adaptada. A morfologia e o padrão de dispersão das sementes dessas duas espécies são muito semelhantes (Nakajima & Monteiro, 1987). *S. camporum*, se destaca e é frequente nas bordas de fragmentos de cerradão, sendo pouco observada (mas não inexistente) no interior destes (Habermann et al., 2011; Habermann & Bressan, 2011). Dentro dos fragmentos de cerradão sua predominância é como indivíduo adulto, no estrato arbóreo. Isso indica o envolvimento do fator luz, sugerindo ser espécie pioneira (Habermann & Bressan, 2011).

O banco de dados do programa *BIOTA-FAPESP* indicou que *S. camporum* foi registrado em 60% das coletas em área com influência fluvial arbórea (mata ciliar e/ou cerradão); 25%, em cerrado *s. str.* e campo cerrado; 8%, em área de contato entre cerrado e floresta estacional; 3%, em floresta ombrófila densa; e 4%, em locais sem descrição do hábitat.

2.4.3 *Styrax pohlii* (A DC.)

É uma espécie comum em sítios de maior disponibilidade hídrica (Toniato et al., 1998), como matas mesófila, ciliar, de galeria, de brejo e floresta paludosa (Durigan et al., 2004; Kotchetkoff-Henriques et al., 2005; Teixeira & Assis, 2005), e faz parte do grupo de espécies que define uma estrutura semelhante entre florestas paludosas do interior paulista (Teixeira & Assis, 2005). Típica e abundante em mata de brejo, também ocorre em áreas mais secas, indicando que pode se desenvolver em diferentes condições de umidade (Toniato et al.,

1998). Abrange os Estados de SP, MG, BA, MT, MS, GO e o DF (Lorenzi, 2002; Durigan et al., 2004; Kotchetkoff-Henriques et al., 2005; Teixeira & Assis, 2005). Tem casca áspera e escura e ramos novos recobertos por pilosidade marrom; possui folhas simples, alternas, subcoriáceas, ovais, elípticas a oblongas, recobertas por pilosidade na face inferior (Durigan et al., 2004). Estas informações conferem com os dados do programa *BIOTA-FAPESP*, que indicou que *S. pohlii* estava presente em 65% das coletas em área com influência fluvial arbórea; 20%, em florestas ombrófila densa e estacional semidecidual e formações submontanas e 15% das coletas, em cerrado *s. str.*

S. pohlii pode apresentar de 4 a 8 metros de altura. Contudo, é notável sua abundância no estrato inferior, desenvolvendo-se e investindo em caule e poucos ramos, indicando sua adaptação às florestas paludosas. É interessante observar que mesmo plantas maiores não florescem ou frutificam se muito sombreadas, fazendo-o apenas quando atingem insolação plena, em alguma região do bosque ou no estrato superior. Logo, pode ser considerada tolerante à sombra, mas também dependente de luz direta, o que é confirmado por Habermann & Bressan (2011).

Plantas tolerantes à sombra e aquelas dependentes da luz incidente direta são capazes de apresentarem plasticidade fenotípica, indicando que os ajustes não são necessariamente relacionados ao estado sucessional das espécies (Turnbull, 1991; Popma et al., 1992). A plasticidade fenotípica pode ser essencial para sobrevivência em ambientes variáveis e heterogêneos (Gianoli, 2004). Apesar da aparente plasticidade à luz de *S. pohlii*, é possível que a intolerância à falta de água (adaptação à maior disponibilidade hídrica natural) também explique sua não ocorrência destacada no cerrado *s. str.* e maior ocorrência em matas ciliares e matas de brejo.

CHAPTER 1 - Instantaneously measured traits may detect non-plastic performances to artificial drought, explaining distinct distributions of the congeneric *Styrax* species in the cerrado.

Abstract

Here we analyzed the differences between irrigated and non-irrigated plants of three congeneric *Styrax* species that present distinct geographical distribution in the cerrado, Brazil. *Styrax ferrugineus* showed an unresponsive stomatal conductance (g_s) to the soil water deficit applied to potted plants. This may explain the great gas exchange and photochemical efficiencies found in *Styrax ferrugineus*, which is well adapted to the cerrado *sensu stricto* (*s. str.*), a savanna-type vegetation. *S. camporum*, which is widely distributed in the cerrado *sensu lato* (*s. l.*) areas, was the only species that presented increased water use efficiencies on the days of maximum water deficit. Such result distinguishes *S. camporum* from *S. pohlii*, which is a forest species, since both species decreased their g_s during the days of maximum water stress. In contrast to other studies, we propose that instantaneously measured traits may detect non-plastic performances to environmental stresses, which helps to explain distinct geographical distributions of congeneric species in the cerrado.

Introduction

The Brazilian vegetation that is known as cerrado comprises forest, savanna and grassland physiognomies (Kanegae et al. 2000, Ferreira et al. 2003). Sunlight and soil water availabilities are resources that may explain the species distribution among the cerrado physiognomies, because a lack of sunlight and relatively high soil water contents are observed in forest physiognomies, whereas the opposite is noticed in savanna-type physiognomies (Habermann et al. 2011). Changes in the availability of such resources are accompanied by adjustments to the photosynthetic apparatus (Franco and Lüttge 2002), whose functioning may be influenced by the stomatal conductance (g_s) (Habermann et al. 2008), biochemical and photochemical reactions (Paulilo et al. 1994, Franco et al. 2007).

The cerrado is greatly influenced by climate factors, and markedly affected by the seasonality, with well-defined periods of heavy rainfall (November to March), and of severe drought (May to September) (Franco 1998, Ferreira et al. 2003). Physiological predictions (Franco 1998, Hao et al. 2008) have demonstrated that woody species occurring in the cerrado *sensu stricto* (*s. str.*), a typical savanna-type physiognomy, possess long and deep roots, which was confirmed by Habermann and Bressan (2011). Such characteristic is considered to be an essential plant strategy to survive the dry season in the cerrado areas. On the other hand, although some studies show that the soil water potential in deep layers do not reach very low values in the dry season (Franco 2002, Bucci et al. 2008), many savanna species respond characteristically, showing strong seasonal patterns of g_s , CO_2 assimilation rates (A) and transpiration rates (E) (Prior et al. 1997, Eamus et al. 2000, Prado et al. 2004). Thus, the soil water availability gradient, established by the distinct cerrado physiognomies, which have been seasonally influenced for millions of years, may be considered an important determinant of species distribution (Bhaskar and Ackerly 2006).

Plants are selected and adapted to their habitats due to non-plastic traits (Habermann et al. 2011, Habermann and Bressan 2011), which normally imply morphological traits (Ackerly et al. 2000). However, few studies report whether non-plastic ecophysiological performances confer advantages in a certain environment. Differences in plantlet establishment and plant development of a single species evaluated in two cerrado physiognomies have been reported (Kanegae et al. 2000). However, in reciprocal transplant studies, differences found in g_s , A and E indicate some specialization of *Styrax ferrugineus* to the cerrado *s. str.*, and of *S. pohlii* to the riparian forests (Habermann et al. 2011, Habermann and Bressan 2011). Thus, characterizations of these *Styrax* species under artificial soil water deficiency may reinforce such specializations and reveal the plasticity responsiveness of leaf gas exchange and photochemical variables, which could explain the different distribution of this genus in the cerrado. For instance, decreases in the photochemical efficiency is more pronounced in the dry season (with possible photoinhibition), when A and g_s steadily drop (Lemos-Filho 2000, Franco et al. 2007). However, such decrease may not necessarily limit A (Souza et al. 2004).

Styrax ferrugineus, *S. camporum* and *S. pohlii* are not usually found in the same cerrado physiognomy. *S. camporum* is often observed at the edge of vegetation fragments, such as the cerradão, a forest physiognomy of the cerrado, occurring within these fragments only as adult individuals (Habermann et al. 2011). *S. ferrugineus* seems to be well adapted to the cerrado *s. str.*, and is hardly observed in other cerrado physiognomies (Habermann and Bressan 2011). *S. pohlii* is commonly observed in forest fragments with high soil water availability, such as riparian and swamp forests (Teixeira et al. 2008).

We performed a short-period water deficiency study using potted plants of *S. ferrugineus*, *S. camporum* and *S. pohlii* to measure leaf gas exchange, chlorophyll *a* fluorescence, predawn (Ψ_{pd}) and midday (Ψ_{md}) leaf water potentials. Our hypotheses were: (1)

S. ferrugineus shows a high gas exchange and photochemical performance than the other two species during an artificial drought; (2) these species differ among their water use and photochemical efficiencies, being *S. pohlii* the most sensitive species to drought; and (3) the leaf water potential equally decreases among the three species along the drought period. We evaluated differences between irrigated and non-irrigated plants of each species, and also between plants of the three species that were submitted to drought, in order to find ecophysiological performances that could help to explain the distinct distribution of these species in the cerrado areas.

Material and methods

Plant material

Ten young (10-12 months of age, 50 cm in height) plants of *Styrax ferrugineus* Nees & Mart., *S. camporum* Pohl. and *S. pohlii* A. DC., obtained by seed germination were planted in 50-L pots, containing oxisoil from a cerrado *sensu stricto* (*s. str.*) fragment. The pots were perforated in the bottom for proper drainage.

Experimental description and study site

Five individuals of each of the three species were subjected to water deficit, while five individuals of each of the three species were kept at the field capacity of the soil water retention (daily irrigation regime). Water deficit was applied through the suspension of irrigation. After the stomatal conductance (g_s) approached null values, plants that were submitted to water deficit (for 53 days) were rewatered, receiving constant daily water supply. The moments that plants were assessed were defined by natural development of water stress and not based on specific values of soil water potential. There was no local control of vapor pressure deficit (VPD), air temperature, irradiance, wind or any other weather variables,

except the rain, which was avoided. The pots containing plants that were submitted to water deficit were covered with a circular plastic canvas cut from the edge to its center and placed around the main stem and over the soil, shaped like a cone. Pots were kept uncovered, but the canvas was tied with a string around the pot opening when any rain appeared imminent.

Gas exchange and chlorophyll *a* fluorescence measurements

The CO₂ assimilation (*A*) and transpiration (*E*) rates, stomatal conductance (*g_s*), and intercellular CO₂ (*C_i*) were measured with an open portable gas exchange system (LI-6400xt, LI-COR, Lincoln, NE, USA). The water use efficiency (WUE, *A/E*) and intrinsic water use efficiency (IWUE, *A/g_s*) were calculated. The air pumped into the LI-6400xt was passed through a buffering gallon (5 L) to reduce the time for measurement stabilization. The CO₂ concentration entering the leaf cuvette averaged 383 ± 2 (SD) $\mu\text{mol mol}^{-1}$. Measurements were taken between 9:00 and 11:00h on clear and unclouded days, under the natural fluctuation of air temperature and vapor pressure deficit (VPD). The photosynthetic photon flux density (PPFD) used was provided by an artificial light source (6400-40 LCF, LI-COR, Lincoln, NE, USA), which was set to provide $1600 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, similar to PPFD values that returned saturating values of CO₂ assimilation for the three species in previous tests.

Chlorophyll *a* fluorescence was measured with a portable modulated fluorometer (6400-40 LCF, LI-COR, Lincoln, NE, USA), which was integrated with the LI-6400xt gas exchange system. For measurements of maximum quantum yield of photosystem II, PSII (F_v/F_m), the leaves were dark adapted for 45 min. The saturating light pulse used was approximately $7000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ during 0.7s. The effective quantum yield of PSII (Φ_{PSII} , $\Delta F/F'_m$) was calculated as $(F'_m - F_t)/F'_m$. Apparent electron transport rate (ETRs', $\Delta F/F'_m$ PPFD 0.5 0.85) was calculated, using 0.5 as the fraction of excitation energy distributed to

PSII, and 0.85 as the fractional light absorbance. The proportion of open PSII reaction centers (qP) were measured as $(F'_m - F_i)/(F'_m - F'_o)$ (Maxwell and Johnson 2000).

Leaf water potential (Ψ_w)

The leaf water potential at predawn (Ψ_{pd}) and at midday (under maximum VPD) were measured by the pressure chamber method (Turner 1981), using a DIK-7000 (Daiki Rika Kogyo, Tokyo, Japan) portable chamber.

Data analysis

Leaf gas exchange (A , E , gs , Ci , WUE, and IWUE), chlorophyll fluorescence (F_v/F_m , Φ_{PSII} , ETR, and qP), Ψ_{pd} and Ψ_{md} were assessed at the 26th, 41st, 47th, 51st, 55th, 56th, and 58th day of experiment. A one-way analysis of variance was performed between irrigated and non-irrigated plants of each species, and also between plants of the three species that were submitted to drought. On such dates, mean results were compared by the Tukey's test ($\alpha = 0.05$) to calculate the least significant difference between them.

Results

The soil water deficit did not influence the CO₂ assimilation (A) and transpiration (E) rates, or stomatal conductance (gs), in *S. ferrugineus* (Fig. 1A, 1D, and 1G). However, the water deficit caused significant reductions in A , gs , and E measured in *S. camporum* (Fig. 1B, 1E and 1H) and *S. pohlii* (Fig. 1C, 1F and 1I). The intercellular CO₂ (Ci) remained unchanged between irrigated and non-irrigated plants of the three species throughout the experimental period (Fig. 1J, 1K, and 1L). The apparent recovery of gas exchange rates occurred at the sixth day after re-irrigation for *S. camporum* (Fig. 1B, 1E and 1H) and at the tenth day for *S. pohlii* (Fig. 1C, 1F and 1I).

In comparison to *S. camporum* and *S. pohlii* non-irrigated plants, *S. ferrugineus* had higher values of A , g_s and E (Fig. 2A, 2B, and 2C). Four days after rewatering, *S. pohlii* was the species exhibiting the lowest values of A , g_s and E , and *S. camporum* exhibiting intermediate values (Fig. 2A, 2B, and 2C). Plants of *S. pohlii* that were submitted to water deficit showed the highest C_i values, in comparison to the other two species one day after rewatering, however, it was the only difference regarding this variable (Fig. 2D).

Values of A , g_s , and E were not clearly influenced by the leaf cuvette vapor pressure deficit (VPD) throughout the experimental period (data not shown).

Maximum (F_v/F_m) and effective (Φ_{PSII}) quantum yield of PSII, the apparent electron transport rates (ETR) and the proportion of open PSII (qP) did not vary in response to the water deficit in *S. ferrugineus* (Fig. 3A, 3D, 3G and 3J) or *S. pohlii* (Fig. 3C, 3F, 3I and 3L). *S. camporum* non-irrigated plants showed reductions in F_v/F_m (Fig. 3B), Φ_{PSII} (Fig. 3E), ETR (Fig. 3H) and qP (Fig. 3K), in comparison to irrigated plants. Such reductions in *S. camporum* occurred only on the days of maximum stress and up to the second day after rewatering.

Plants of the three species that were subjected to water deficit showed the same F_v/F_m values during the drought period, but on the first and second days after rewatering *S. camporum* showed a lower F_v/F_m compared to the other two species, which showed similar values (Fig. 4A). Plant of *S. ferrugineus* that were subjected to water deficit exhibited higher Φ_{PSII} and ETR, compared to the other two species, during the water deficiency and recovering periods (Fig. 4B and 4C). Differences in qP values between plants that were subjected to water deficit were noticed only three days before and one day after rewatering, being *S. ferrugineus* the species that showed the highest values (Fig. 4D).

The rates of CO₂ assimilation, transpiration, and electron transport showed a great correlation with stomatal conductance, especially in plants subjected to water deficit (Fig. 5B, 5D, and 5H). On the other hand, C_i did not seem to be dependent on g_s (Fig. 5E), even for

non-irrigated plants (Fig. 5F). Water use efficiency (WUE) and intrinsic water use efficiency (IWUE) did not change in response to the water deficit in *S. ferrugineus* (Fig. 6A and 6D). *S. pohlii* showed this same pattern of unchanged response for WUE (Fig. 6C), but IWUE of irrigated plants of *S. pohlii* was significantly elevated, in relation to the plants that were subjected to water deficit, two days after rewatering (Fig. 6F). *S. camporum* plants that were subjected to water deficit showed increased WUE and IWUE compared to irrigated plants on the days of maximum water deficit and at the first day after rewatering (Fig. 6B, and 6E).

S. ferrugineus and *S. camporum* plants that were subjected to water deficit showed, on the days of maximum water deficit and at the first day after rewatering, similar WUE values, which were higher than *S. pohlii* (Fig. 7A). On the day of maximum water deficit *S. camporum* presented an IWUE higher than *S. pohlii*, and *S. ferrugineus* showed intermediate values. One day after rewatering, *S. pohlii* still possessed lower values of IWUE in relation to the other two species, which exhibited similar results (Fig. 7B).

Predawn (Ψ_{pd}) and midday (Ψ_{md}) leaf water potentials in plants subjected to water deficit was significantly lower compared to irrigated plants on the days of great water deficit (41, 47, and 51 days of experiment) (Fig. 8). However, the recovery of *S. ferrugineus* plants occurred one day after rewatering (Fig. 8A and D), whereas in *S. camporum* and in *S. pohlii* such recovery occurred two days after rewatering (Fig. 8B, 8C, 8E, and 8F).

S. ferrugineus plants that were subjected to water deficit showed greater Ψ_{pd} than *S. camporum* and *S. pohlii* non-irrigated plants, which showed similar values of Ψ_{pd} at 47 days of experiment. One day after rewatering, Ψ_{pd} values of *S. ferrugineus* and *S. pohlii* equaled and were greater than *S. camporum* Ψ_{pd} values (Fig. 9A). Differences among Ψ_{md} values of plants of the three species that were subjected to water deficit were only noticed at 41 days of experiment, when *S. ferrugineus* values were superior in relation to those of *S. camporum*, and *S. pohlii* showed intermediate values (Fig. 9B).

Discussion

Results suggest that *S. ferrugineus* have a greater gas exchange performance than the other two species during the drought period. In this species, the stomatal conductance (g_s) was unresponsive to the soil water deficit (Fig. 1D) in comparison to the other two species (Fig. 1E and 1F). Such distinct g_s responses between species resulted in a high CO_2 assimilation (A) and transpiration (E) rates in plants of *S. ferrugineus* that were submitted to drought, compared to the other congeneric species (Fig. 2A, and 2C).

Soil water deficit is capable of reducing the intercellular CO_2 (C_i), as stomatal resistance impairs the influx of CO_2 and the maintenance of carbon concentrations in the stomatal cavity (Chaves et al. 2002). These authors sustain that water deficit may also cause an elevation in C_i values, which would suggest serious damages (due to a more severe drought) to the photosynthetic apparatus, causing low carboxylation efficiency. However, the soil water deficit did not cause any changes of C_i values in any of the three species (Fig. 1 J-L). For the three species, the carbon assimilation was dependent on g_s (Fig. 5A), mainly in plants under drought (Fig. 5B), but C_i did not appear to be g_s -dependent (Fig. 5E-F). Therefore, *S. camporum* and *S. pohlii* did not assimilate less carbon because of a low access to CO_2 in the stomatal cavity, nor because of an unequivocal malfunctioning of the biochemical photosynthetic apparatus, since C_i did not categorically increase inside the stomatal cavity. We did not measure the carboxylation efficiency of plants (through A/C_i curves), however, in non-irrigated plants, the apparent electron transport rate (ETR) diminished with the decrease of stomatal aperture (Fig. 5H). In addition, in plants submitted to water deficit, the highest ETR values were observed in *S. ferrugineus* (Fig. 4C), as well as the effective quantum yield of PSII (Φ_{PSII}) and the proportion of open PSII (qP) (Fig. 4B, and 4D). This suggests that a likely electron flow to non-assimilative processes in *S. camporum* and *S. pohlii* could be caused by absence of CO_2 in carboxylation sites, given by stomatal closure (Fig. 1E-F). In

fact, electron flow to non-assimilative processes is common in cerrado species (Franco et al. 2007), being photorespiration identified as a major process occurring in such plants (Franco and Lüttge 2002).

Therefore, *S. ferrugineus* demonstrated a greater ecophysiological performance than the other two species during the drought period. The effects of drought were more harmful on gas exchange of *S. camporum* and *S. pohlii*, and these two species showed photochemical adjustments in response to drought, what was not observed in *S. ferrugineus*. For reasons related to the deep root system (Habermann and Bressan 2011), which improves survival and root water access, and for reasons related to the sunlight capture (Habermann et al. 2011), *S. ferrugineus* seems to be very well adapted to habitats subjected to seasonal drought, such as the cerrado *sensu stricto* (*s. str.*) (Nakajima and Monteiro 1987).

There were variations in photochemical performances between irrigated and non-irrigated plants, but in contrast to our prediction, *S. pohlii* was not the most sensitive species to drought (Fig. 3). *S. camporum* was the only species in which photochemical parameters significantly drop in plants that were submitted to water deficit, in comparison to irrigated plants (Fig. 3B, 3E, 3H, and 3K). *S. pohlii* did not alter its photochemical performance probably because this species is plastic to different light environments. *S. pohlii* shows adjustments in specific leaf area (SLA) and in photosynthetic capacity, which enable plants of this species to explore both high and low light environments (Habermann and Bressan 2011).

While in some regions of cerrado, seasonal drought can last for five or six months, one could argue that the time of water deficit imposed to potted plants might not have been long enough to reduce g_s in *S. ferrugineus*. However, Ψ_{pd} and Ψ_{md} in plants subjected to water deficit were significantly lower than in irrigated plants of the three species (Fig. 8). Moreover, mean values of Ψ_{pd} and Ψ_{md} measured in adult plants in the field during the dry season were respectively of -0.3 and -1.5 MPa (*S. ferrugineus*), -0.5 and -1.5MPa (*S. camporum*), and -0.7

and -1.3MPa (*S. pohlii*) (data not shown), and these values are in accordance with observations made by Prado et al. (2004) and Hao et al. (2008). Our results of Ψ_{pd} and Ψ_{md} obtained through an artificial water deficit applied to potted plants were much lower (Fig. 8). This demonstrates that our prediction that Ψ_w equally decreases among the three species along the drought period cannot be accepted. Our results still demonstrate that the water status of *S. ferrugineus* was less affected by drought, in comparison to the other two species (Fig. 9 A-B).

Therefore, *S. camporum* and *S. pohlii* presented the lowest ecophysiological performances in response to drought. However, the efficiency of water use, especially the intrinsic water use efficiency (IWUE) distinguished this two species regarding their environment of occurrence. Both *S. camporum* and *S. pohlii* displayed low g_s in response to the water deficit (Fig. 1E-F), attenuating their transpiration rates (Fig. 1H-I). Nevertheless, *S. camporum* was the only species in which WUE and IWUE rose significantly in plants that were submitted to the water deficit, in comparison to irrigated plants (Fig. 6). This is an important explanation of why *S. camporum* is widely distributed in the cerrado *sensu lato* (*s. l.*) areas (Nakajima and Monteiro 1987, Habermann et al. 2011), which are subjected to seasonal drought (Kanegae et al. 2000, Ferreira et al. 2003) and where holding high IWUE or WUE can be essential for survival. Considering only the plants that were subjected to water deficit, *S. camporum* and *S. ferrugineus* presented the highest values of WUE and IWUE, and *S. pohlii* the lowest values (Fig. 7). On the other hand, in a reciprocal transplant study, young plants of *S. camporum* and *S. pohlii* increased their g_s in response to the elevation of soil water content in the soil of a riparian forest, while *S. ferrugineus* maintained a low g_s value (Habermann et al. 2011). These observations emphasize the adaptation of *S. camporum* to savanna environments and of *S. pohlii* to forest environments (Habermann and Bressan 2011).

The present study confirmed that the three species differed among their ecophysiological performances when facing drought and that *S. ferrugineus* stands out among

them. Selection pressures (and consequent adaptation) are exerted on non-plastic traits, especially morphological traits that are genetically stabilized within plant community, so that such traits can have great heritability (Ackerly et al. 2000). In fact, the root and shoot lengths of *S. ferrugineus* and *S. pohlii* are not plastic in response to a soil fertility gradient (Habermann and Bressan 2011). Ackerly et al. (2000) revised many studies, concluding that instantaneously measured ecophysiological traits, such as gas exchange and photochemical parameters, hold lower heritability than traits that reflect integrated physiological processes over time, such as growth or reproduction performances (e.g., number of seeds produced). Notwithstanding, we demonstrated that *S. ferrugineus* exhibits non-plastic responses of instantaneously measured ecophysiological traits to a severe artificial water deficit. This indicates that gas exchange, photochemical parameters and Ψ_w are important tools that help to explain the distinct distribution of congeneric species in the cerrado areas. Similar investigations should be conducted using other congeneric pairs, rather than general studies between savanna and forest species. Indeed, when analyzing the occurrence and geographical distribution of the three *Styrax* species, aside from the seasonal drought, one should consider the common pyrogenic stress occurring in the cerrado (Simon et al. 2009, Pinheiro and Monteiro 2010). Short roots of *S. pohlii* (Habermann and Bressan 2011) hinder the survival of this forest species in savanna areas. *S. ferrugineus*, on the other hand, has a thick bark on their stem, which gives an advantage (to survive the fire in cerrado *s. str.*) over the other two species that show smooth bark on their stems (Machado et al. 2005).

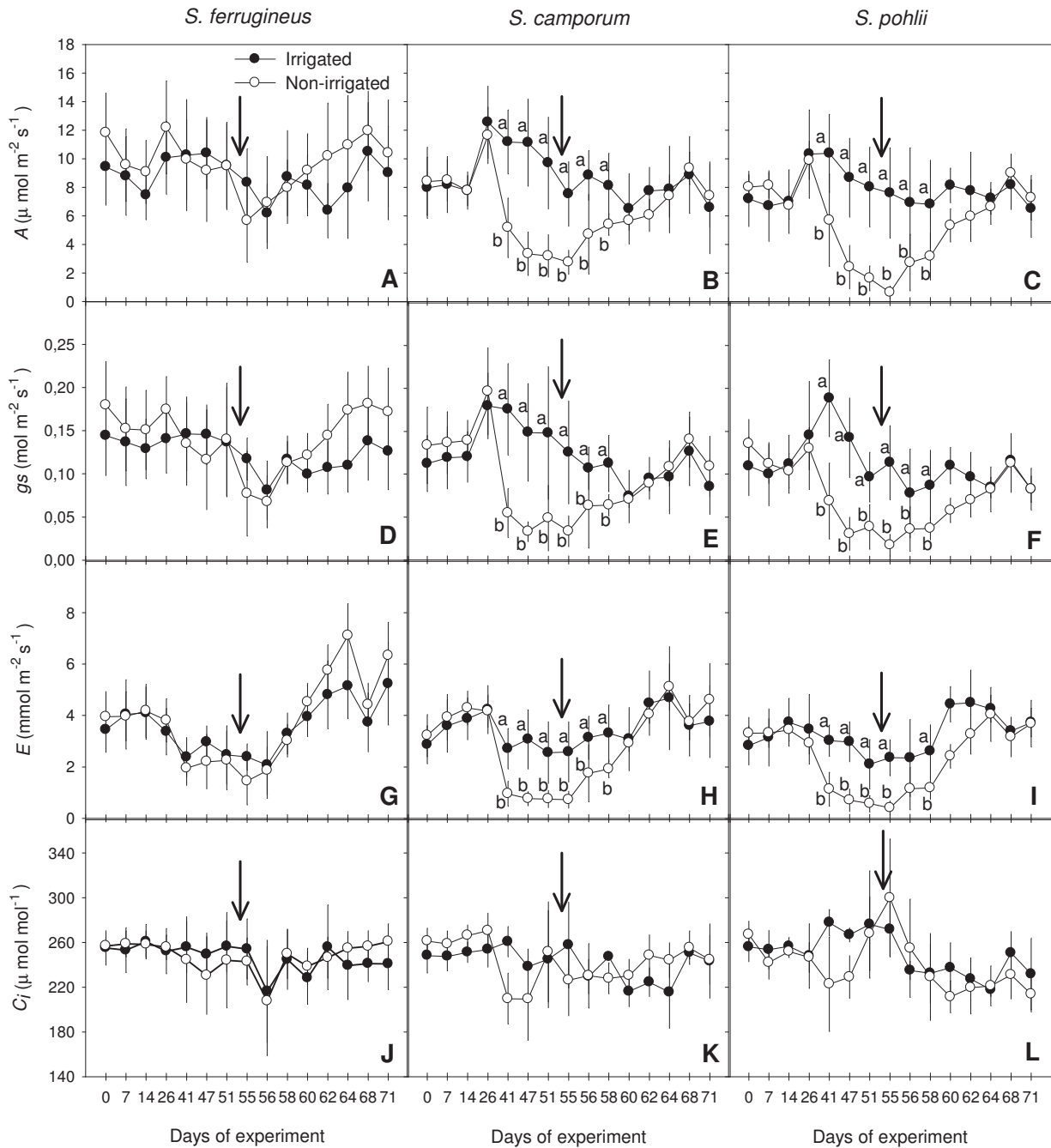


Figure 1. CO₂ assimilation (A, B and C), stomatal conductance (D, E and F), transpiration rates (G, H and I), and intercellular CO₂ (J, K and L) in irrigated and non-irrigated plants of *Styrax ferrugineus* (A, D, G and J), *S. camporum* (B, E, H and K) and *S. pohlii* (C, F, I and L). For each evaluation date between the 26th and the 58th day of experiment, absence of letters or same letters indicates similarities between irrigated and non-irrigated plants ($P < 0.05$). Arrows indicate reirrigation (on the 54th day of experiment). (Vertical bars = SD).

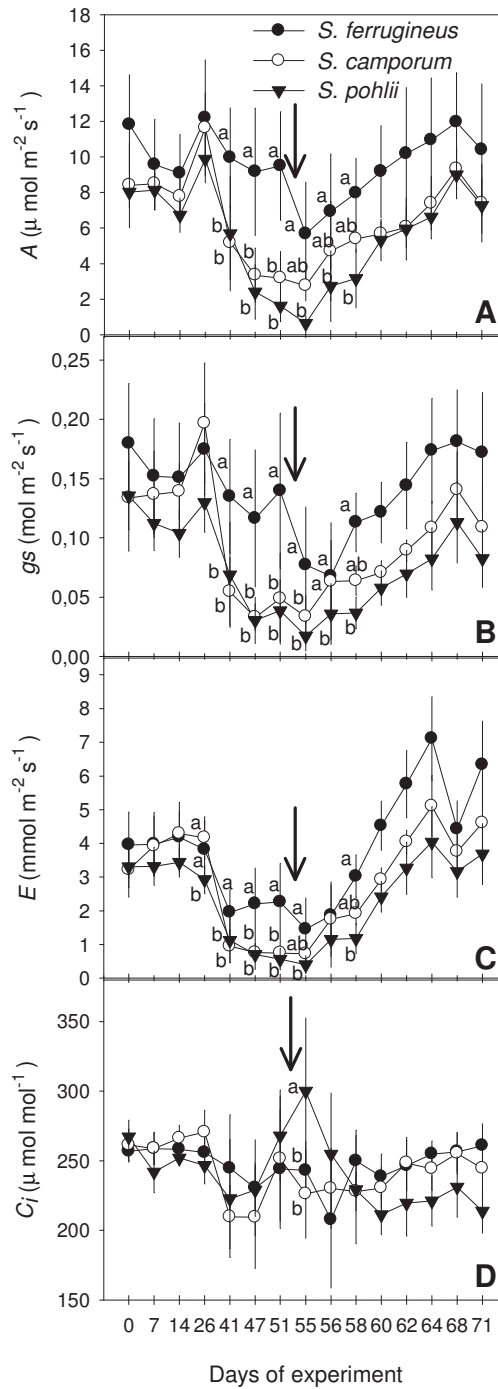


Figure 2. CO₂ assimilation (A), stomatal conductance (B), transpiration rates (C), and intercellular CO₂ (D) in plants of *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* and *S. pohlii* that were subjected to water deficit. For each evaluation date between the 26th and the 58th day of experiment, absence of letters or same letters indicates similarities between species ($P < 0.05$). Arrows indicate reirrigation (on the 54th day of experiment). (Vertical Bars = SD).

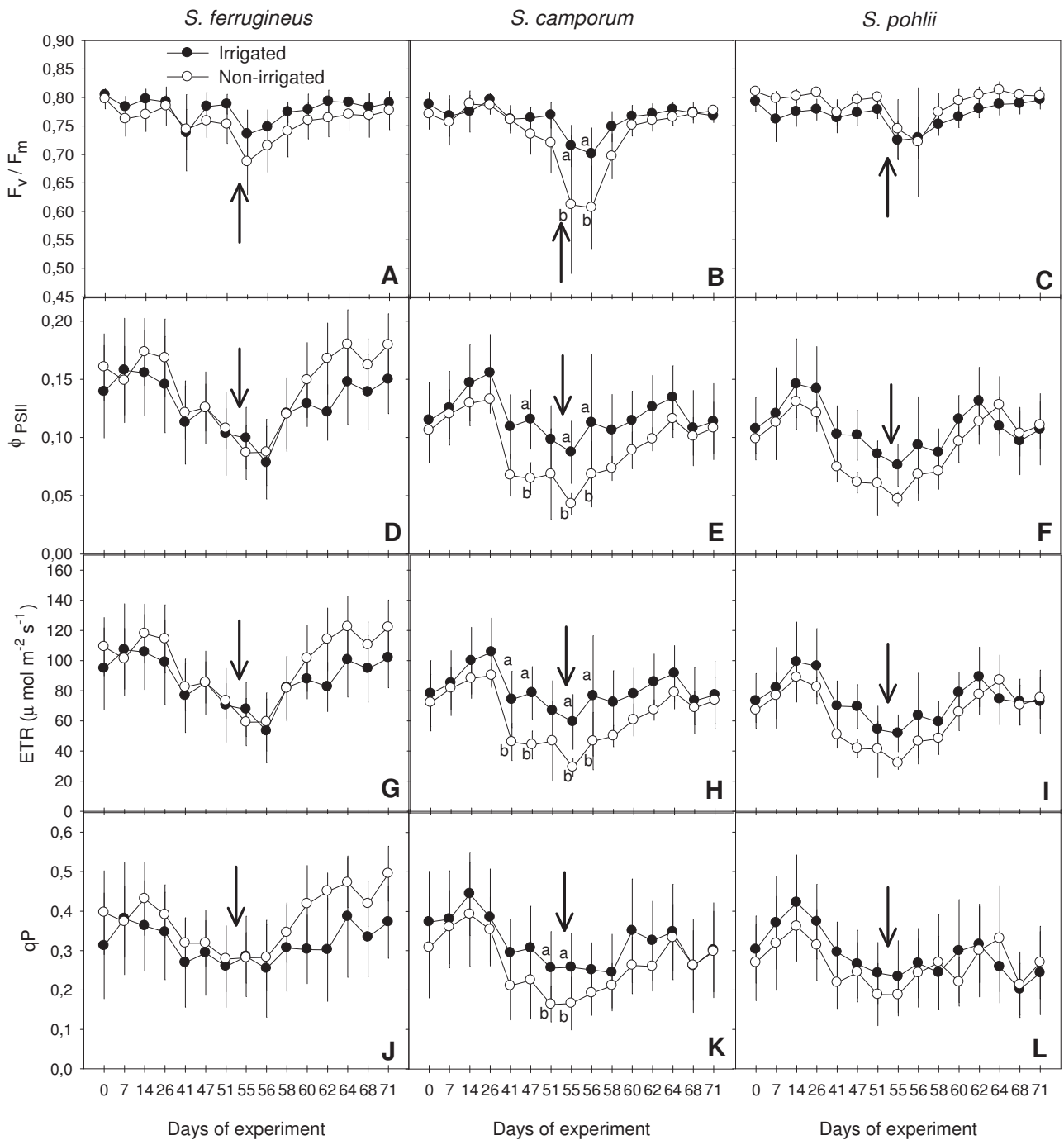


Figure 3. Maximum (A, B and C) and effective (D, E and F) quantum yield of photosystem II (PSII), electron transport rate (G, H and I) and proportion of open PSII (J, K and L) in irrigated and non-irrigated plants of *Styrax ferrugineus* (A, D, G and J), *S. camporum* (B, E, H and K) and *S. pohlii* (C, F, I and L). For each evaluation date between the 26th and the 58th day of experiment, absence of letters or same letters indicates similarities between irrigated and non-irrigated plants ($P < 0.05$). Arrows indicate reirrigation (on the 54th day of experiment). (Vertical bars = SD).

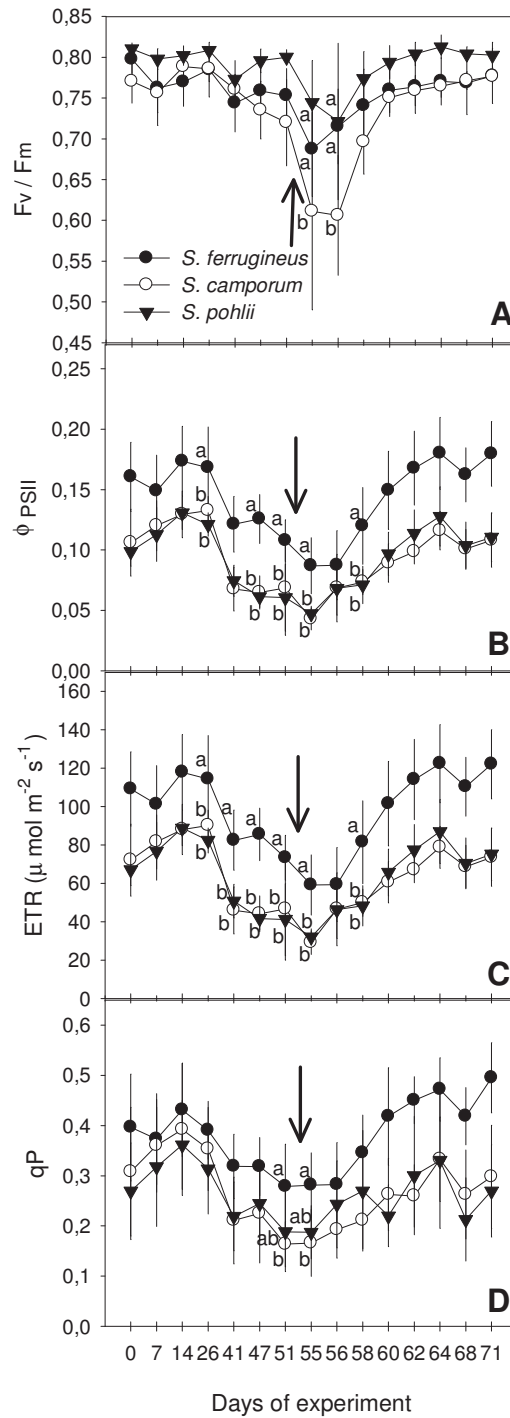


Figure 4. Maximum (A) and effective (B) quantum yield of photosystem II (PSII), electron transport rate (C), and proportion of open PSII (D) in plants of *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* and *S. pohlii* that were subjected to water deficit. For each evaluation date between the 26th and the 58th day of experiment, absence of letters or same letters indicate similarities between species ($P < 0.05$). Arrows indicate reirrigation (on the 54th day of experiment). (Vertical bars = SD).

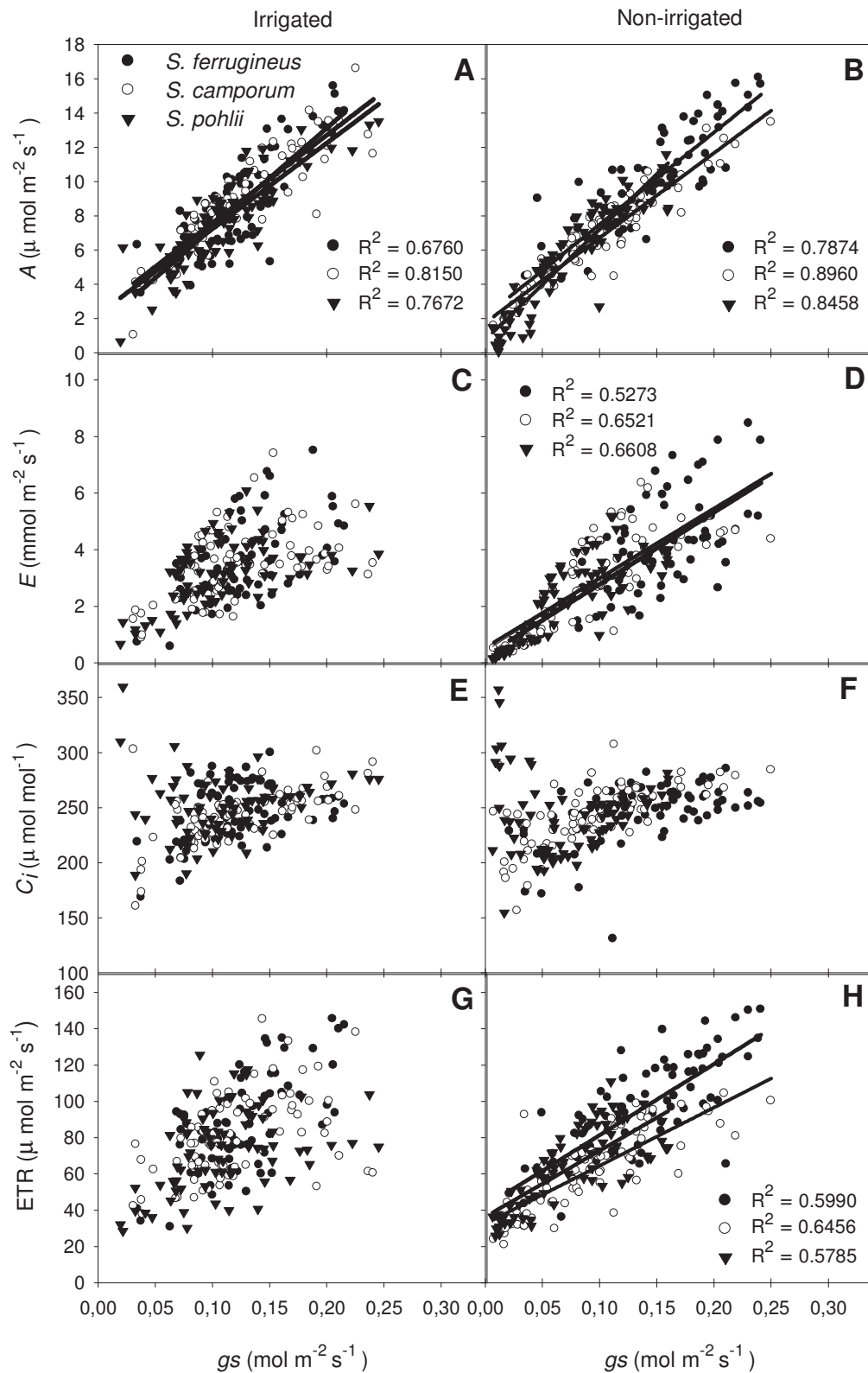


Figure 5. Individual readings (replicates) of CO₂ assimilation (A and B) and transpiration (C and D) rates, intercellular CO₂ (E and F), and electron transport rate (G and H) in response to the variation of stomatal conductance (g_s) in irrigated (A, C, E and G) and non-irrigated (B, D, F and H) plants of *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* and *S. pohlii*. Only $R^2 > 0.5$ are shown.

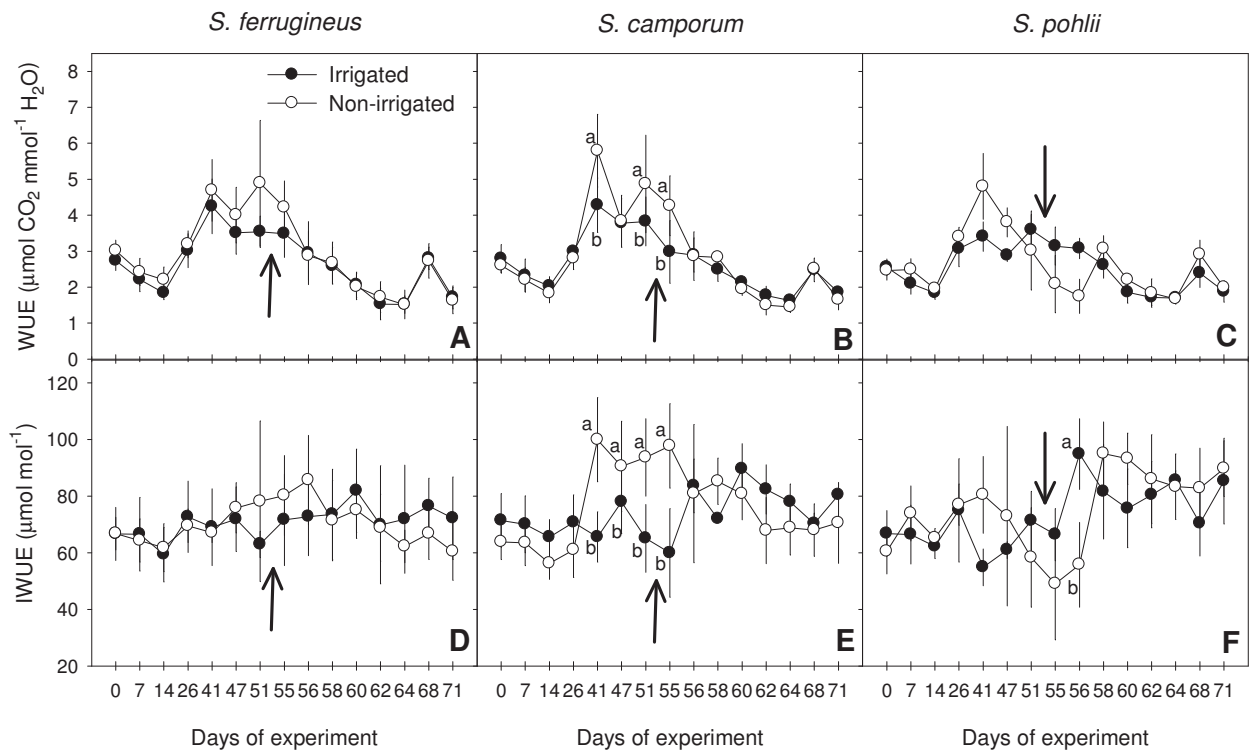


Figure 6. Water use efficiency (A, B and C) and intrinsic water use efficiency (D, E and F) in irrigated and non-irrigated plants of *Styrax ferrugineus* (A and D), *S. camporum* (B and E) and *S. pohlii* (C and F). For each evaluation date between the 26th and the 58th day of experiment, absence of letters or same letters indicates similarities between irrigated and non-irrigated plants ($P < 0.05$). Arrows indicate reirrigation (on the 54th day of experiment). (Vertical bars = SD).

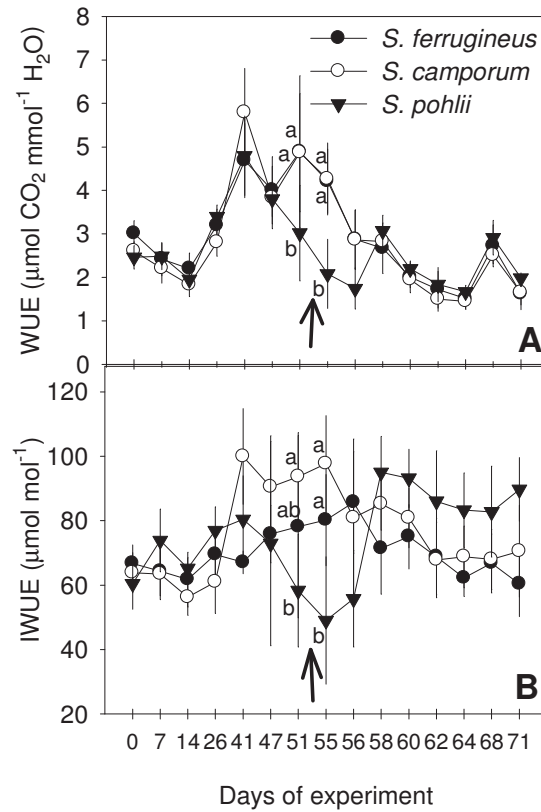


Figure 7. Water use efficiency (A) and intrinsic water use efficiency (B) in *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* and *S. pohlii* plants that were subjected to water deficit. For each evaluation date between the 26th and the 58th day of experiment, absence of letters or same letters indicates similarities between species ($P < 0.05$). Arrows indicate reirrigation (on the 54th day of experiment). (Vertical bars = SD).

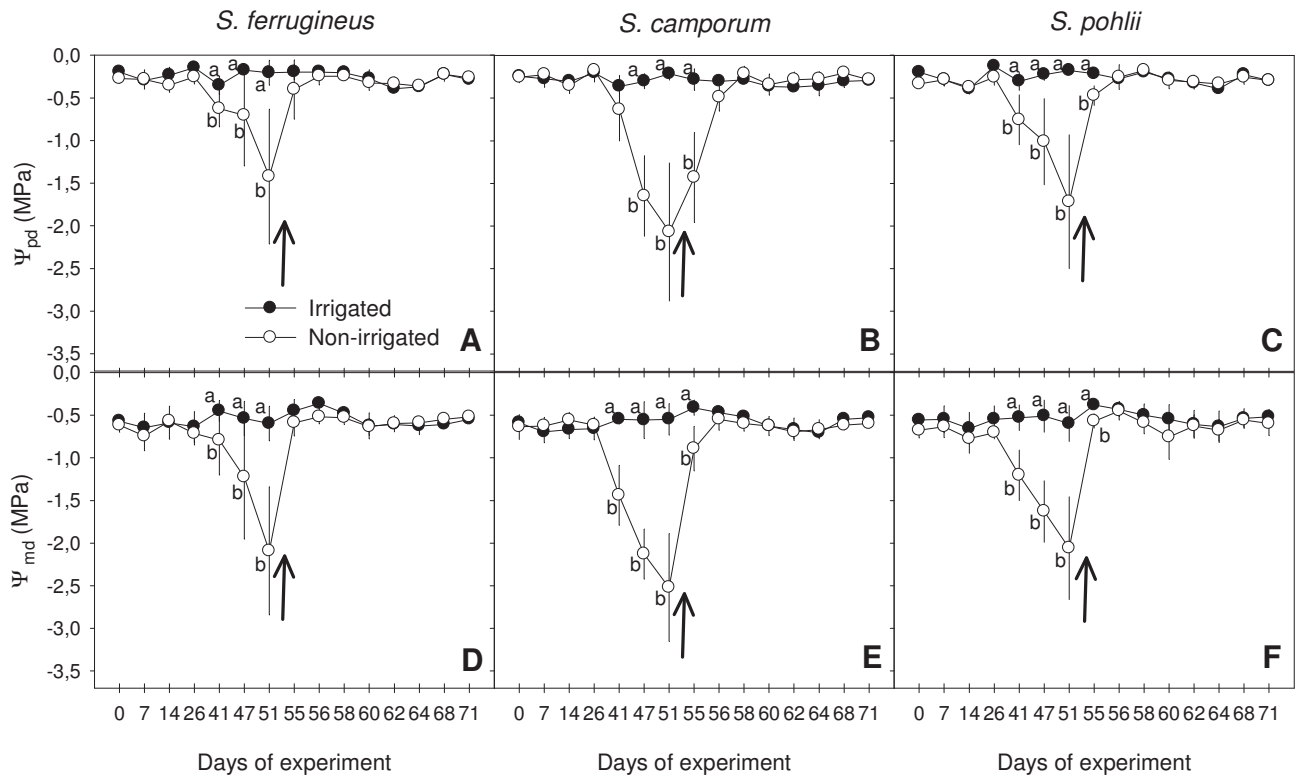


Figure 8. Predawn (Ψ_{pd} ; **A**, **B**, and **C**) and midday (Ψ_{md} ; **D**, **E**, and **F**) leaf water potential in irrigated and non-irrigated plants of *Styrax ferrugineus* (**A** and **D**), *S. camporum* (**B** and **E**) and *S. pohlii* (**C** and **F**). For each evaluation date between the 26th and the 58th day of experiment, absence of letters or same letters indicates similarities between irrigated and non-irrigated plants ($P < 0.05$). Arrows indicate reirrigation (on the 54th day of experiment). (Vertical bars = SD).

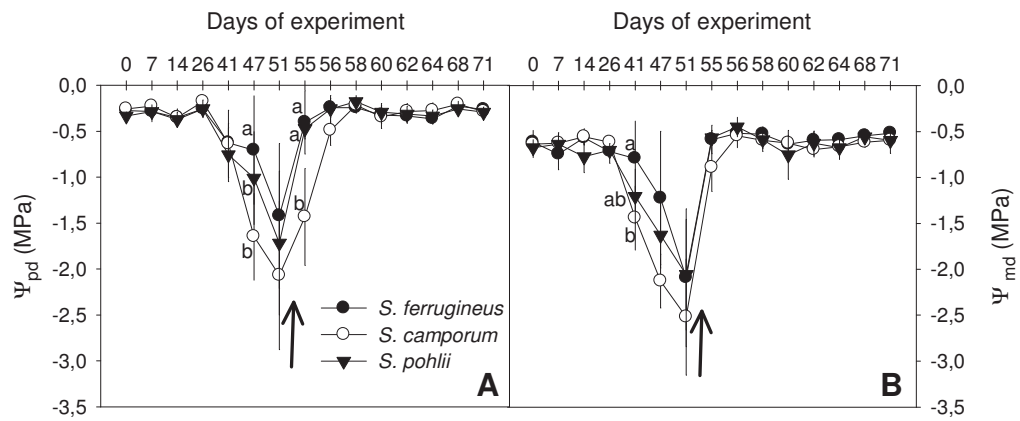


Figure 9. Predawn (Ψ_{pd} ; **A**) and midday (Ψ_{md} ; **B**) leaf water potential in *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* and *S. pohlii* plants that were subjected to water deficit. For each evaluation date between the 26th and the 58th day of experiment, absence of letters or same letters indicates similarities between species ($P < 0.05$). Arrows indicate reirrigation (on the 54th day of experiment). (Vertical bars = SD).

REFERENCES

- Ackerly, D.D., S.A. Dudley, J. Schmitt, J.S. Coleman, C.R. Linder, D.R. Sandquist, M.A. Geber, A.N. Evans, T.E. Dawson and M.J. Lechowicz. 2000. The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. *Bioscience* 50:979-995.
- Bergamaschi H. 1992. Desenvolvimento de déficit hídrico em culturas. In *Agrometeorologia aplicada à irrigação*. Ed. H. Bergamaschi. Editora Universidade UFRGS, Porto Alegre, pp 25-32.
- Bhaskar, R. and D.D. Ackerly. 2006. Ecological relevance of minimum seasonal water potentials. *Physiol. plant.* 127:353-359.
- Bicudo, L.R.H., O. Cesar and R. Monteiro. 1996. Florística comparativa de uma área de cerrado no município de Botucatu, SP (Brasil). *Arq. Biol. Tecnol.* 39:685-691.
- Biota-Fapesp. Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo. 2008.
<http://www.biota.org.br/publi/banco/>.
- Bucci, S.J., F.G. Scholz, G. Goldstein, F.C. Meinzer, J.A. Hinojosa, W.A. Hoffmann and A.C. Franco. 2004. Processes preventing nocturnal equilibration between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species. *Tree physiol.* 24:1119-1127.
- Bucci, S.J., F.G. Scholz, G. Goldstein, F.C. Meinzer, A.C. Franco, Y. Zhang and G.Y. Hao. 2008. Water relations and hydraulic architecture in Cerrado trees: adjustments to seasonal changes in water availability and evaporative demand. *Braz. j. plant physiol.* 20:233-245.
- Chapin, F.S., K. Autumn and F. Pugnaire. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *Am. Nat.* 142:78-92.
- Chaves Filho, J.T. and E. Stacciarini-Seraphin. 2001. Alteração no potencial osmótico e teor de carboidratos solúveis em plantas jovens de lobeira (*Solanum lycocarpum* St.-Hil.) em resposta ao estresse hídrico. *Rev. bras. bot.* 24:199-204.
- Chaves, M.M. 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. *J. exp. bot.* 42:1-16.
- Chaves, M.M., J.S. Pereira, J. Maroco, M.L. Rodrigues, C.P.P. Ricardo, M.L. Osório, I. Carvalho, T. Faria and C. Pinheiro. 2002. How plants cope with water stress in the field. *Photosynthesis and growth. Annals Bot.* 89:907-916.

- Condit, R., N. Pitman, J.R. Leigh, J. Chave, J. Terborgh, R.B. Foster, P. Núñez, S. Aguilar, R. Valencia, G. Villa, H.C. Muller-Landau, E. Losos and S.P. Hubbell. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295:666-669.
- Durigan, G., J.B. Baitello, G.A.D.C. Franco and M.F. Siqueira. 2004. *Plantas do cerrado paulista: Imagens de uma paisagem ameaçada*. Páginas & Letras Editora e Gráfica, São Paulo, 474 p.
- Eamus, D., B. Myers, G. Duff and D. Williams. 1999. Seasonal changes in photosynthesis of eight savanna tree species. *Tree physiol.* 19:665-671.
- Engelbrecht, B.M.J. and T.A. Kursar. 2003. Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia* 136:383-393.
- Engelbrecht, B.M.J., T.A. Kursar and M.T. Tyree. 2005. Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees* 19:312-321.
- Engelbrecht, B.M.J., L.S. Comita, R. Condit, T.A. Kursar, M.T. Tyree, B.L. Turner and S.P. Hubbell. 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* 447:80-83.
- Ferreira, L.G., H. Yoshioka, A. Huete and E.E. Sano. 2003. Seasonal landscape and spectral vegetation index dynamics in the Brazilian cerrado: an analysis within the large-scale biosphere-atmosphere experiment in Amazônia (LBA). *Rem. sens. environ.* 87: 534-550.
- Ferri, M.G. 1977. *Ecologia dos cerrados*. In IV Simpósio Sobre o Cerrado. M.G. Ferri. EDUSP, São Paulo, pp 15-36.
- Franco, A.C. 1998. Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, and evergreen savanna species. *Plant ecol.* 136:69-76.
- Franco, A.C. 2002. Ecophysiology of woody plants. In *The cerrados of Brazil*. Eds. P.S. Oliveira and R.J. Marquis. Columbia University Press, New York, pp 178-197.
- Franco, A.C. and U. Lüttge. 2002. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Oecologia* 131:356-365.
- Franco, A.C., S. Matsubara and B. Orthen. 2007. Photoinhibition, carotenoid composition and the co-regulation of photochemical and non-photochemical quenching in neotropical savanna trees. *Tree physiol.* 27:717-725.

- Fritsch, P.W. 2001. Phylogeny and biogeography of the flowering plant genus *Styrax* (Styracaceae) based on chloroplast and DNA restriction sites and DNA sequences of the internal transcribed spacer region. *Mol. phylogenet. evol.* 19:387-408.
- Geßler, A., H.M. Duarte, A.C. Franco, U. Lüttge, E.A. Mattos, M. Nahm, F.R. Scarano, H.L.T. Zaluar and H. Rennenberg. 2005. Ecophysiology of selected tree species in different plant communities at the periphery of the Atlantic Forest of SE Brazil II. Spatial and ontogenetic dynamics in *Andira legalis*, a deciduous legume tree. *Trees* 19:510-522.
- Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75:1-34.
- Gianoli, E. 2004. Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. In *Fisiología ecológica en plantas: mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas*. Ed. H.M. Cabrera. EUV, Valparaíso, pp 13-25.
- Gomes, B.Z., F.R. Martins and J.Y. Tamashiro. 2004. Estrutura do cerrado e da transição entre cerrado e floresta paludícola num fragmento da Internacional Paper do Brasil Ltda., em Brotas, SP. *Rev. bras. bot.* 27:249-262.
- Goodland, R.J.A. 1970. Plants of the cerrado vegetation of Brazil. *Phytologia* 20:57-78.
- Habermann, G. and A.C.G. Bressan. 2011. Root, shoot and leaf traits of the congeneric *Styrax* species may explain their distribution patterns in the cerrado *sensu lato* areas in Brazil. *Funct. plant biol.* 38:209-218.
- Habermann, G., P.F.V. Ellsworth, J.L. Cazoto, E. Simão and A.C. Bieras. 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* 206:351-359.
- Habermann, G., P.F. Vendramini, J.L. Cazoto, F. Broetto and J.D. Rodrigues. 2007a. Characterization of diurnal ecophysiological responses of two *Styrax* congeners from different water availability sites of Brazilian savanna, in the dry season. *Braz. j. plant physiol.* 19 Suplemento. CD ROM.

- Habermann, G.; P.F. Vendramini, J.L. Cazoto and J.D. Rodrigues. 2007b. Relações hídricas e trocas gasosas sazonais em folhas para e diafototrópicas em *Styrax camporum* Pohl. In 58° Congresso nacional de Botânica. Resumos...Sociedade Botânica do Brasil, São Paulo, CD Rom.
- Habermann, G., S.R. Machado, V.F. Guimarães and J.D. Rodrigues. 2008. Leaf heliotropism in *Styrax camporum* Pohl. From the Brazilian cerrado – distinct gas Exchange and leaf structure, but similar leaf temperature and water relations. *Braz. j. plant physiol.* 20:71-83.
- Hao, G-Y, Hoffmann, W. A.; Scholz, F. G.; Bucci, S. J.; Meinzer, F. C.; Franco, A. C.; 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.
- Kanegae, M.F., V.S. Braz and A.C. Franco. 2000. Efeitos da seca sazonal e disponibilidade de luz na sobrevivência e crescimento de *Bowdichia virgilioides* em duas fitofisionomias típicas dos cerrados do Brasil central. *Rev. bras. bot.* 23:459-468.
- Kotchetkoff-Henriques, O., C.A. Joly and L.C. Bernacci. 2005. Relação entre o solo e a composição florística de remanescentes de vegetação natural no município de Ribeirão preto, SP. *Rev. bras. bot.* 28:541-562.
- Kronka, F.J.N., M.A. Nalon, C.K. Matsukuma, M. Pavão, J.R. Guillaumon, A.C. Cavalli, E. Giannotti, M.S.S. Iwane, L.M.P.R. Lima, J. Montes, I.H. Del Cali and P.G. Haack. 1998. Áreas de domínio do cerrado no Estado de São Paulo. Secretaria de Estado do Meio Ambiente, São Paulo, Instituto Florestal.
- Lecoeur, J. and R.T. Sinclair. 1996. Field pea transpiration and leaf growth in response to soil water deficits. *Crop sci.* 36:331-335.
- Lemos-Filho, J.P. 2000. Fotoinibição em três espécies do cerrado (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantium*) na estação seca e na chuvosa. *Rev. bras. bot.* 23:45-50.
- Lorenzi, H. 2002. Árvores Brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Instituto Plantarum, Nova Odessa, 370 p.
- Machado, S.R., C.R. Marcati, B.L. Morretes and V. Angyalossy. 2005. Comparative bark anatomy of root and stem in *Styrax camporum* (Styracaceae). *IAWA J.* 26:477-487.

- Maxwell, K. and G.N. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *J. exp. bot.* 51:659-688.
- McCree, K.J. and C.J. Fernández. 1989. Simulation model for studying physiological water stress responses of whole plants. *Crop sci.* 29:353–360.
- Meinzer, F.C. 2003. Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia* 134:1-11.
- Nakajima, J.N. and R. Monteiro. 1986. Estudos fitogeográficos com espécies de *Styrax* L. (Styracaceae) dos cerrados brasileiros. *Eugeniana* 12:3-10.
- Nakajima, J.N. and R. Monteiro. 1987. Padrões de distribuição espacial de espécies de *Styrax* (Styracaceae) de cerrados. *Arq. Biol. Tecnol.* 30:419-430.
- Naves-Barbiero, C.C., A.C. Franco, S.J. Bucci and G. Goldstein. 2000. Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre-verdes no campo sujo e cerrado. *R. bras. fisiol. veg.* 12:119-134.
- Oliveira, F.F. and M.A. Batalha. 2005. Lognormal abundance distribution of woody species in a cerrado fragment (São Carlos, southeastern Brazil). *Rev. bras. bot.* 28:39-45.
- Oliveira Filho, A.T. and J.A. Ratter. 2000. Padrões florísticos das matas ciliares da região dos cerrados e a evolução das paisagens do Brasil Central durante o quaternário Tardio. In *Matas ciliares: conservação e recuperação*. Eds. R.R. Rodrigues and H.F. Leitão Filho. EDUSP, FAPESP, São Paulo, pp 73-89.
- Oliveira Filho, A.T. and J.A. Ratter. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. In *The cerrado of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. Eds. P.S. Oliveira and R.J. Marquis. Columbia University Press, New York, pp 91-120.
- Osmond, C.B., M.P. Austin, J.A. Berry, W.D. Billings, J.S. Boyer, J.W.H. Dacey, P.S. Nobel, S.D. Smith and W.E. Winer. 1987. Stress physiology and the distribution of plants. *Bioscience* 37:38-48.
- Pan, X., Y. Geng, W. Zhang, B. Li and J. Chen. 2006. The influence of abiotic stress and phenotypic plasticity on the distribution of invasive *Alternanthera philoxeroides* along a riparian zones. *Acta Oecologica* 30:333-341.

- Paulilo, M.T.S., R.T. Besford and D. Wilkins. 1994. Rubisco and PEP carboxylase responses to changing irradiance in a Brazilian Cerrado tree species, *Qualea grandiflora* Mart. (Vochysiaceae). *Tree physiol.* 14:165-177.
- Peixoto, M.M. 2007. Variações sazonais no metabolismo de carbono e relações hídricas em espécies lenhosas do cerrado de diferentes grupos funcionais. Brasília. Dissertação (mestrado). Universidade de Brasília 53 p.
- Pinheiro, M.H.O and R. Monteiro. 2010. Contribution to the discussions on the origin of the cerrado biome: Brazilian savanna. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 70:95-102.
- Popma, J., F. Bongers and M.J.A. Werger. 1992. Gap-dependence and leaf characteristics of trees in a tropical rain forest in Mexico. *Oikos* 63:207-214.
- Prado, C.H.B.A., Z. Wenhui, M.H.C. Rojas and G.M. Souza. 2004. Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. *Braz. j. plant physiol.* 16:7-16.
- Prior, L.D., D. Eamus and G.A. Duff. 1997. Seasonal and diurnal patterns of carbon assimilation, stomatal conductance and leaf water potential in *Eucalyptus tetradonta* saplings in a wet-dry savanna. *Aus. j. bot.* 45:241-258.
- Pyke, C.R., R. Condit, S. Aguilar and S. Lao. 2001. Floristic composition across a climatic gradient in a neotropical lowland forest. *J. veg. sci.* 12:553-566.
- Queiroz, C.G.S., Q.S. Garcia and J.P. Lemos-Filho. 2002. Atividade fotossintética e peroxidação de lipídios de membrana em plantas de aroeira-do-sertão sob estresse hídrico e após reidratação. *Braz. j. plant physiol.* 14:59-63.
- Ratter, J.A., S. Bridgewater, J.F. Ribeiro, T.A.B. Dias and M.R. Silva. 2000. Estudo preliminar da distribuição das espécies lenhosas da fitofisionomia cerrado sentido restrito nos Estados compreendidos pelo bioma cerrado. *Bol. Herb. Ezechias Paulo Heringer* 5:5-43.
- Ross, S.M. 1992. Soil and litter nutrient losses in forest clearings close to a forest-savanna boundary on Maracá Island, Roraima, Brazil. In *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. Eds. P.A. Furley, J. Proctor and J.A. Ratter. Chapman & Hall, London, pp 119–143.
- Scarano, F.R., H.M. Duarte, A.C. Franco, A. Geßler, E.A. Mattos, M. Nahm, H. Rennenberg, H.L.T. Zaluar and U. Lüttge. 2005. Ecophysiology of selected tree species in different plant communities

- at the periphery of the Atlantic Forest of SE Brazil I. Performance of three different species of *Clusia* in an array of plant communities. *Trees* 19:497-509.
- Scatena, V.L., A.M. Giuliatti, E.L. Borba and C. Van Den Berg. 2005. Anatomy of Brazilian Eriocaulaceae: correlation with taxonomy and habitat, using multivariate analysis. *Plant syst. evol.* 253:1-22.
- Simon, M.F., R. Grether, L.P. Queiroz, C. Skema, R.T. Pennington and C.E. Hughes. 2009. Recent assembly of the cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106:20359-20364.
- Souza, A., M.G. Moraes and R.C.L.F. Ribeiro. 2005. Gramíneas do cerrado: carboidratos não-estruturais e aspectos ecofisiológicos. *Acta bot. bras.* 19:81-90.
- Souza, R.P., E.C. Machado, J.A.B. Silva, A.M.M.A. Lagôa and J.A.G. Silveira. 2004. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. *Env. exp. bot.* 51:45-56.
- Souza, V. C. and H. Lorenzi. 2005. Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em Apg II. Editora Plantarum, Nova Odessa, 639 p.
- Tannus, J.L.S. and M.A. Assis. 2004. Composição de espécies vasculares de campo sujo e campo úmido em área de cerrado, Itirapina – SP, Brasil. *Rev. bras. bot.* 27:489-506.
- Teixeira, A.P., M.A. Assis, F.R. Siqueira and J.C. Casagrande. 2008. Tree species composition and environmental relationships in a Neotropical swamp forest in southeastern Brazil. *Wetlands ecol. manag.* 16:451-461.
- Teixeira, A.P. and M.A. Assis. 2005. Caracterização florística e fitossociológica do componente arbustivo-arbóreo de uma floresta paludosa no município de Rio Claro (SP), Brasil. *Rev. bras. bot.* 28:467-476.
- Toniato, M.T.Z., H.F. Leitão Filho and R.R. Rodrigues. 1998. Fitossociologia de um remanescente de floresta higrófila (mata de brejo) em Campinas, SP. *Rev. bras. bot.* 21:197-210.
- Turner, N.C. 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant Soil* 58:339-366.

- Turnbull, M.H. 1991. The effect of light quantity and quality during development on the photosynthetic characteristics of six Australian rain-forest tree species. *Oecologia* 87:110-117.
- Veenendaal, E.M. and M.D. Swaine. 1998. Limits to tree species distribution in lowland tropical rainforests. In: *Dynamics of tropical communities*. 37th Symposium of the British Ecology Society. Blackwell, Oxford, pp 163-191.