

CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Mariana Spagnol

VARIAÇÃO SAZONAL DO ACÚMULO DE CARBOIDRATOS E ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA EM *Styrax ferrugineus* Ness & Mart., *Styrax camporum* POHL. E *Styrax pohlii* A. DC. (Styracaceae) EM ÁREAS DO CERRADO PAULISTA.

A large, abstract graphic in the bottom half of the page, consisting of overlapping, semi-transparent light blue shapes that form a complex, geometric pattern resembling a stylized leaf or a network of veins.

Rio Claro
2013

MARIANA SPAGNOL

VARIAÇÃO SAZONAL DO ACÚMULO DE CARBOIDRATOS E ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA EM *Styrax ferrugineus* Ness & Mart., *Styrax camporum* POHL. E *Styrax pohlii* A. DC. (Styracaceae) EM ÁREAS DO CERRADO PAULISTA.

Orientador: GUSTAVO HABERMANN

Co-orientador: MARCELO CLARO DE SOUZA

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 bacharela e licenciada em Ciências biológicas.

Rio Claro
2013

581.1 Spagnol, Mariana
S733v Variação sazonal do acúmulo de carboidratos e área foliar
específica em *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii*
(Styracaceae) em áreas do Cerrado Paulista / Mariana
Spagnol. - Rio Claro, 2013
35 f. : il., figs., gráfs., tabs.

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

Orientador: Gustavo Habermann

Coorientador: Marcelo Claro de Souza

1. Fisiologia vegetal. 2. Ecologia vegetal. I. Título.

RESUMO

Cerrado é o segundo bioma brasileiro em biodiversidade e um dos mais ameaçados de extinção pelo desmatamento, por ser uma das últimas fronteiras agrícolas do planeta. Visando contribuir para o entendimento, preservação e exploração racional desse bioma conduziu-se um estudo utilizando três espécies da família Styrcaceae: *Styrax ferrugineus* Ness & Mart., *Styrax camporum* Pohl. e *Styrax pohlii* A. DC. O objetivo foi quantificar e medir os teores de açúcares redutores (carboidratos livres totais) e não redutores (sacarose) e de amido foliar em indivíduos adultos de *Styrax ferrugineus*, *Styrax camporum* e *Styrax pohlii* durante a estação úmida (fevereiro/2011), o outono (maio/2011), a estação seca (agosto/2011) e o período de retomada das chuvas (outubro/2011). Testou-se a hipótese básica fundamental de que os referidos congêneres de *Styrax* alteram sazonalmente os teores de carboidratos solúveis, sacarose e amido nas folhas, assim como seus valores da área foliar específica (AFE). Para tal, as principais perguntas foram: Qual espécie tem um desempenho mais modulado pela sazonalidade?; Em qual época do ano os congêneres apresentam significativa redução dos teores de carboidratos?; Existe correlação entre AFE e teores de carboidratos?. Os resultados obtidos foram submetidos à análise variância e suas médias comparadas pelo teste de Tukey a 5 % de probabilidade. A baixa disponibilidade hídrica na estação seca alterou o metabolismo de carboidratos solúveis e o conteúdo de amido da parte aérea, sobretudo para *S. camporum* e *S. pohlii*. Já *S. ferrugineus*, bem adaptada ao Cerrado *s. str.*, mostrou menor relação causal entre as estações e a concentração de amido na folha. As três espécies também alteraram sua AFE, correspondendo com a sazonalidade e o local de maior ocorrência, uma vez que *S. camporum* e *S. pohlii* apresentaram menor AFE no inverno. No entanto dados de *S. ferrugineus* indicam que no inverno suas folhas mantiveram o alto índice de AFE, reforçando aproveitamento de luz mesmo na estação seca.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	4
1.1 Cerrado.....	4
1.2 Teor de carboidratos.....	5
1.3 A família Styracaceae e sua distribuição geográfica.....	8
2. OBJETIVOS.....	11
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	11
3.1 Caracterização das áreas experimentais.....	11
3.2 Material Vegetal.....	12
3.3 Local das análises.....	13
3.4 Caracterização da área foliar específica.....	13
3.5 Teores de carboidratos.....	13
3.5.1 Determinação de carboidratos solúveis totais.....	14
3.5.2 Determinação de sacarose.....	15
3.5.3 Determinação de amido.....	15
3.6 Análise dos dados.....	15
4. RESULTADOS.....	16
4.1 Área foliar específica (AFE).....	16
4.2 Carboidratos solúveis.....	17
4.3 Sacarose.....	18
4.4 Amido.....	19
4.5 Resultados complementares.....	20
4.6 Correlações.....	23
5. DISCUSSÃO.....	24
6. CONCLUSÃO.....	27
7. REFERÊNCIAS.....	27

1. Introdução

1.1 Cerrado

O Cerrado é o segundo maior bioma brasileiro, superado, em área, apenas pela floresta Amazônica; é considerado também a terceira maior formação florística, perdendo em número absoluto de espécies apenas para a Amazônia e a Mata Atlântica (COUTINHO, 2006).

Devido à sua elevada extensão territorial, esse bioma é considerado uma das últimas fronteiras agrícolas do planeta (SOUZA & HABERMANN, 2012). Cerca de metade dos dois milhões de km² originais do Cerrado foram transformados em pastagens plantadas, culturas anuais ou tiveram outros tipos de uso pelo homem. A destruição dos biomas que constituem o Cerrado continua de forma acelerada, de modo que, atualmente o Cerrado encontra-se na lista das 25 áreas do mundo consideradas críticas para conservação, devido à riqueza biológica e à alta pressão agrícola e demográfica (MMA, 2002; SOUZA & HABERMANN, 2012).

O Cerrado é um tipo de savana endêmica do Brasil (DURIGAN et al., 2004) e seus remanescentes atuais desenvolveram-se sobre solos muito antigos, ácidos, pouco férteis (GOODLAND, 1971; MALAVOLTA & KLIEMANN, 1985; RATTER et al., 2000; COUTINHO 2002) e com elevadas concentrações de alumínio (HARIDASAN, 2008). Este extenso complexo de formações savânicas são compostos por fisionomias rupestres (campo limpo e campo sujo), fisionomias intermediárias (campo cerrado e cerrado *sensu stricto*) e fisionomias florestais (cerradão) (COUTINHO, 2006). Além das fisionomias savânicas, o Cerrado compreende um grande número de matas de galerias.

De um modo geral, todas as fisionomias componentes do Cerrado estão sujeitas a climas sazonais com invernos secos e frios, e verões quentes e chuvosos. Tais pressões sazonais foram determinantes na seleção de espécies adaptadas a secas prolongadas (HABERMANN & BRESSAN, 2011, VEIGA & HABERMANN, 2013) e chuvas torrenciais durante a estação chuvosa, capaz de lixiviar nutrientes foliares e do solo (SOUZA & HABERMANN, 2012, HARIDASAN 2008). Em solos com maior disponibilidade de nutrientes e baixa incidência de fogo, existe a tendência da formação florestal, em detrimento de formações mais abertas, uma vez que não há barreiras geográficas que impeçam a troca de elementos florísticos entre o cerrado e os biomas adjacentes (RATTER et al., 2003).

A diversidade funcional e estrutural da vegetação tem dirigido estudos para compreender as relações entre fatores ambientais e as respostas ecofisiológicas das plantas, de modo que se torna relevante elucidar mecanismos bioquímicos e fisiológicos das espécies para entender a dinâmica do ecossistema e repostas às alterações ambientais.

Estudos comparativos envolvendo pares congêneros do cerrado, morfologicamente semelhantes, mas com padrão de ocorrência distinto sugerem que algumas espécies têm a capacidade de se estabelecer e colonizar diferentes formações através de mecanismos ecofisiológicos distintos (HOFFMANN et al., 2004).

Padrões de partição de biomassa e nutrientes, além de respostas diferenciadas nas trocas gasosas durante o estabelecimento de suas plântulas podem determinar a ocorrência de uma espécie (HOFFMANN & FRANCO, 2003, HOFFMANN et al., 2005; HABERMANN et al., 2011) em determinadas regiões. Também já foram registradas respostas contrastantes entre pares congêneros quanto ao investimento na formação do sistema radicular (HABERMANN & BRESSAN, 2011) e nas características funcionais foliares relacionadas à produtividade vegetal em diferentes épocas, como área foliar específica e concentração de nutrientes foliares (HOFFMANN et al., 2005).

1.2 Teor de carboidratos

O crescimento e desenvolvimento das plantas requer um constante ajuste à periodicidade sazonal da radiação, comprimento do dia e precipitação anual (LARCHER, 2000). A folha é o órgão vegetal mais exposto a estes fatores externos que podem ser a causa inicial para redução da capacidade fotossintética das plantas (HABERMANN & BRESSAN, 2011), desencadeando alterações metabólicas.

A maior parte das plantas são constituídas por grandes quantidades de carboidratos, os quais possuem relação direta com o funcionamento e metabolismo das células. Esses carboidratos estão distribuídos por todos os órgãos vegetais compondo cerca de 60% da matéria seca vegetal. Além das funções estruturais, os carboidratos são responsáveis pelo fornecimento energético (LARCHER, 2000).

Durante o desenvolvimento foliar, as espécies vegetais possuem diferentes necessidades fisiológicas. As folhas jovens utilizam a maior parte de carbono para satisfazer a demanda energética para crescimento e desenvolvimento foliar, inclusive importando carbono

de outras partes da planta (KERBAUY, 2004). Por outro lado, as folhas maduras armazenam o carboidrato excedente, que em muitos casos será utilizado por novas folhas em desenvolvimento. A maior parte do carbono fixado na fotossíntese é utilizado para formação de carboidratos que fornecem energia para a respiração, esqueletos de carbono para sintetizar outras moléculas e proteção em condições de restrições (KERBAUY, 2004). Quando os carboidratos excedentes não são consumidos na respiração, a planta tende a ter saldo do balanço de carbono que pode ser aplicado no crescimento, reserva e aumento da matéria seca (LAUCHER, 2000).

Toda a alteração bioquímica e fisiológica é influenciada pela presença de carboidratos solúveis, insolúveis. Os principais carboidratos vegetais são: sacarose (carboidrato solúvel) e amido (carboidrato insolúvel).

Nas plantas, o ciclo de Calvin-Benson transforma o carbono do CO₂ em compostos orgânicos, as trioses fosfato. Depois, no metabolismo primário do carbono, formam-se moléculas de glicose e frutose que quando ligadas entre si formaram a sacarose. De outra forma, a glicose pode ser encadeada e formar o amido, que desempenha função exclusiva de reserva (BUCKERIDGE, 2000).

A sacarose é um carboidrato móvel, transportado em altas quantidades pelo floema, sendo o principal composto utilizado durante a respiração para formação de ATP. O amido é um polissacarídeo sintetizado nos cloroplastos dos órgãos fotossintetizantes e nos amiloplastos de órgãos não-fotossintetizantes (TAIZ & ZEIGER, 2002). Após acumulado, sua principal função é garantir a manutenção do metabolismo de carbono de forma dinâmica. No período de luz o amido é reservado na forma de grânulos nos cloroplastos e durante o período noturno, ou início da manhã parte de suas moléculas são degradadas, transformando-o em sacarose e levado para outras partes da planta (BUCKERIDGE, 2009) ou, em situações de escassez de carbono, este é degradado e consumido na respiração (KERBAUY, 2004; DWIVEDI, 2003).

Existem vários trabalhos com espécies de interesse agrônomo explicando a síntese e acúmulo de carboidratos em relação aos fatores ambientais. Tais avaliações são utilizadas, em muitos casos, como indicadores de vigor ou estresses fisiológicos. Dentre as culturas comumente estudadas encontramos: videira (*Vitis vinifera* L.) (DANTAS et al., 2007); eucalipto (TORRES, 2003); cana-de-açúcar (SOUZA, 2007) e batata (PASTORINI, 2003). Entretanto, essas pesquisas raramente são feitas com espécies nativas, revelando a

necessidade de um melhor entendimento sobre a ação dos carboidratos nos mecanismos fisiológicos dessas espécies.

Em ambientes sazonais, as espécies vegetais desenvolveram estratégias de utilização da água e luz, minimizando os efeitos que possam ser causados no balanço de carbono das plantas (FRANCO, 2002).

Espécies da família Asteraceae no cerrado, como *Vernonia herbacea* constitui cerca de 80% de frutanos em massa seca dos órgãos subterrâneos (GARCIA, 2009). Os frutanos são polímeros de frutose derivados da sacarose. As altas concentrações deste composto nesta espécie atuam não só como reserva, mas também como osmorregulador em condições de restrições hídricas no Cerrado (GARCIA, 2009). Estudos com gramíneas sugerem que, de acordo com a época do ano, ocorrem alterações no acúmulo de carboidratos solúveis e produção de biomassa, indicando possível estratégia de desenvolvimento em ambientes abertos, quentes e secos como o Cerrado (SOUZA et al., 2005; 2010). Hoffmann et al. (2003) não encontraram variações nos teores de carboidratos não estruturais em raiz e caule de pares congêneros, no entanto mostraram maior partição de biomassa nas raízes de espécies do Cerrado, evidenciando característica vantajosa para este ambiente uma vez que possui maior capacidade para rebrota após o fogo. Este comportamento também foi encontrado em um estudo, no qual espécies sempre verdes no Cerrado tiveram maior acúmulo de carboidratos não estruturais nas raízes em relação à parte aérea dos congêneres florestais (HOFFMANN et al., 2004).

Estudos que abrangem as relações entre fotossíntese, restrição hídrica e meio ambiente contribuem para investigações sobre alterações na assimilação de carbono e consequente produção e consumo de carboidratos no estrato arbóreo. Espécies lenhosas de diferentes fitofisionomias do Cerrado regulam de maneira intensa a abertura estomática, alterando a taxa fotossintética e o potencial de assimilação de carbono tanto na estação seca como chuvosa (MEINZER et al., 1999; FRANCO & LÜTTGE, 2002). Desempenho similar foi encontrado em estudo com duas espécies sempre-verdes, *Rapanea guianensis* e *Roupala montana*, as quais apresentaram forte controle estomático em relação à demanda evaporativa da atmosfera (mesmo ocorrendo em fisionomias diferentes, como campo sujo e Cerradão, respectivamente) obtidos através do fluxo de seiva, condutância estomática e potencial da água na folha (Ψ_w) no final da estação seca (NAVES-BARBIERO et al., 2000). Outro estudo também aponta que análises de parâmetros estomáticos em pares congêneros do Cerrado e mata de galeria

indicam que variações de condutância estomática e taxas de transpiração foliar não são uma especializações de ambientes distintos, mas produto da história evolutiva dos taxa (PEIXOTO, 2007).

Um estudo com *Solanum lycocarpum* (lobeira) mostrou redução no potencial osmótico em resposta à diminuição do Ψ_w associado à aumento do teor de carboidratos solúveis em folhas e raízes, indicando que houve ajustes osmóticos, os quais proporcionaram a sobrevivência desta espécie em condições de déficit hídrico com implicações na ciclagem de carbono (CHAVES-FILHO & STACCIARINI-SERAPHIN, 2001).

Franco (2002) sugere que as plantas de um ambiente sazonal tem capacidade de minimizar os efeitos que o período de seca pode causar no balanço de carbono. A alteração das condições foliares das plantas são uma delas, podendo ser avaliadas pelas variações da área foliar específica (AFE). Hoffmann et al., (2005) e Habermann & Bressan (2011) demonstraram que pares congêneros de Cerrado possuem menor AFE em relação ao ambiente florestal. Entretanto, faz-se necessário elucidar como estas diferenças influenciam o metabolismo do carbono e na distribuição de espécies.

1.3 A família Styracaceae e sua distribuição geográfica

A família Styracaceae compreende aproximadamente 11 gêneros e 160 espécies, sendo *Styrax* o gênero mais representativo. Cerca de 130 espécies compõem este táxon e mais da metade situam-se na América do Sul, em ambientes como florestas úmidas, restingas e cerrado (FRITSCH, 2001). No Brasil, a maioria das espécies nativas de *Styrax* ocorrem em áreas de cerrado (SOUZA & LORENZI, 2005). *Styrax camporum* é uma espécie de ocorrência mais ampla em relação ao hábitat, sendo encontrada em cerrado *lato sensu*, transição cerradão/floresta paludosa, mata mesófila e floresta perenifólia, porém é mais comumente encontrada 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). Tais informações foram confirmadas nos registros do Herbário do IB da Unesp, Campus de Rio Claro-SP (HRCB) e sua distribuição abrange os Estados de SP, MG, BA, PI, MT, MS, GO e o DF (HRCB; 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).

Styrax camporum parece ser exclusiva do cerradão; é pouco encontrada no cerrado *s.s.*, onde *Styrax ferrugineus* é exclusiva e bem adaptada. As duas espécies apresentam padrões aleatórios de distribuição, devido, talvez, às diferenças no ambiente, estágio de sucessão vegetacional (envolvendo o fator luz), competição e estabelecimento das espécies na comunidade. Entretanto, suas morfologias e o padrões de dispersão de suas sementes são muito semelhantes (NAKAJIMA & MONTEIRO, 1987).

O banco de dados *BIOTA-FAPESP* (PROGRAMA-BIOTA-FAPESP) indicou que *Styrax camporum* foi registrada em 60% das coletas em área com influência fluvial arbórea (mata ciliar e/ou cerradão); 25%, em cerrado *s.s.* 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.

Styrax ferrugineus é descrita como quase exclusiva e bem adaptada ao cerrado *s.s.*, praticamente não sendo observada em formações de cerradão. Trata-se de um arbusto, com folhas pequenas, coriáceas, tronco tortuoso, casca espessa e os ramos novos são recobertos por pilosidade ferrugínea. Portanto, características que parecem justificar sua ocorrência em ambientes secos, como o cerrado *s.s.* Sua distribuição abrange os Estados do PR, SP, MG, BA, MA, TO, RO, MT, MS, GO e o DF (HRCB; 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 Projeto *BIOTA-FAPESP* (PROGRAMA-BIOTA-FAPESP) indicou que *S. ferrugineus* foi registrada em 50% das coletas em cerrado *s.s.* 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.

Styrax pohlii é comum em sítios de maior disponibilidade hídrica (TONIATO et al., 1998), como matas mesófila, ciliar, de galeria, de brejo e floresta paludosa (HRCB; DURIGAN et al., 2004; KOTCHETKOFF-HENRIQUES et al., 2005; TEIXEIRA & ASSIS, 2005), e faz parte do grupo de espécies que definem uma estrutura semelhante entre as 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). Sua distribuição abrange os Estados de SP, MG, BA, MT, MS, GO e o DF (HRCB; LORENZI, 2002; DURIGAN et al., 2004; KOTCHETKOFF-HENRIQUES et al., 2005; TEIXEIRA & ASSIS, 2005). Tem casca áspera e escura com 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 Projeto *BIOTA-FAPESP* (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.s.*

Styrax camporum, também se destaca e é frequentemente encontrada nas bordas de fragmentos de cerradão, sendo pouco observada (mas não inexistente) no interior destes. 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. Em testes preliminares com plantas sob cobertura de insulfilme (SPfilm), que simula o sub-dossel de mata (SIMÃO et al., 2005), notou-se que *S. camporum* apresenta crescimento reduzido, em relação ao filme plástico comum, sob o qual o crescimento foi maior.

Em cerrado *s.s.* 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*, como destacado.

Já *S. pohlii*, ocorrente no estrato arbóreo de matas de brejo e ciliares, apresenta de 4 a 8 metros de altura. Contudo, é notável sua abundância no estrato inferior, desenvolvendo-se e investindo a maior parte da sua biomassa principalmente no caule e pouco nos 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 incrivelmente plástica.

Plantas tolerantes à sombra e aquelas dependentes da luz incidente direta, como já supra-descrito, são capazes de 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). De fato, *S. pohlii* germinadas à luz ou

no escuro e conduzidas em vaso sob irradiância direta mostraram ótimo crescimento e desenvolvimento no jardim experimental da Unesp de Rio Claro.

Apesar da aparente plasticidade de *Styrax pohlii* à luz, é ainda possível que a disponibilidade hídrica também explique sua ocorrência destacada em matas ciliares e de brejo. Mas o fator edáfico não pode ser subestimado, pois os solos desses habitats são notavelmente ricos em matéria orgânica.

2. OBJETIVOS

Quantificar os teores de açúcares redutores (carboidratos livres totais) e não redutores (sacarose), e de amido foliar em indivíduos adultos de *S. ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii* durante a estação úmida (fevereiro/2011), transição para estação seca (maio/2011), estação seca (agosto/2011) e o período de retomada das chuvas (outubro/2011). Para tal foi testada a hipótese de que os referidos congêneres de *Styrax* alteram sazonalmente os teores de carboidratos solúveis, sacarose e amido nas folhas, assim como seus valores de AFE.

Baseado nessa hipótese, almejamos responder as seguintes questões:

- i) Qual espécie tem um desempenho mais modulado pela sazonalidade?
- ii) Em qual época do ano os congêneres apresentam significativa redução dos teores de carboidratos?
- iii) Existe correlação entre AFE e teores de carboidratos?

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Caracterização das áreas experimentais

Folhas de *S. ferrugineus* Nees & Mart. foram coletadas na Fazenda São José da Conquista (22°13' S e 47°53' W), na Rodovia Ayrton Senna, km 8 no município de Itirapina, Estado de São Paulo, que possui área preservada original de cerrado *sensu stricto* (*s.str.*).

O fragmento de Cerradão, onde foram coletadas folhas de *S. camporum* Pohl. encontra-se em área de 38,7 ha e situa-se no município de Corumbataí (22° 15' S e 47° 00' W), Estado de São Paulo. A altitude varia de 880 m a 810 m.

Folhas de *S. pohlii* A. DC. foram coletadas de indivíduos adultos ocorrentes em um fragmento de floresta paludosa (32 ha) localizada ao fundo da Escola Agrícola Municipal de Rio Claro (24° 00' S e 47° 30' W), no distrito de Ajapi-SP.

As medidas de pluviosidade e temperatura obtidas durante a condução dos experimentos auxiliaram na caracterização do clima da região de Rio Claro no período de estudo. A precipitação anual de chuva, em 2011, foi cerca de 1890 mm, tendo como extremos Janeiro (> 500 mm) e Julho (< 1 mm). As temperaturas máxima e mínima, em 2011, foram 30.21 ± 2.55 (Janeiro) e 9.07 ± 2.86 °C (Junho) respectivamente (Figura 1).

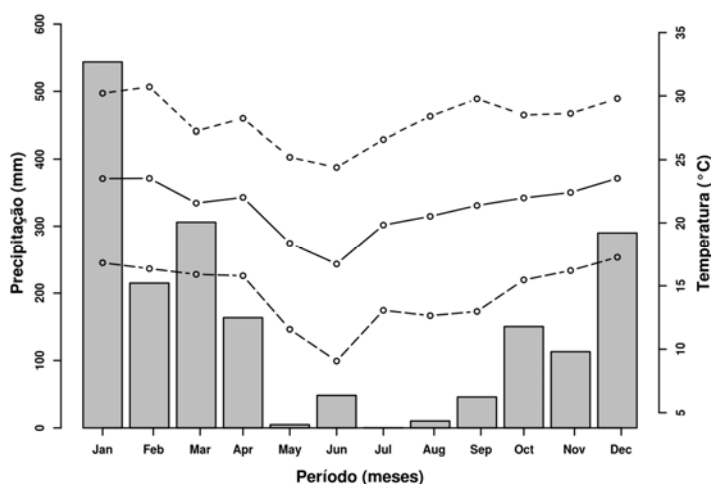


Figura1. Diagrama climático da região de Rio Claro – SP, abrangendo os três fragmentos de vegetação utilizados nos experimentos.

3.2 Material Vegetal

Foram utilizadas folhas maduras de plantas adultas de *S. ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii* dos fragmentos de vegetação supra-descritos para quantificação dos teores de carboidratos (carboidratos solúveis, sacarose e amido) e determinação da AFE.

Visando contemplar todas as estações climáticas (verão, outono, inverno, primavera), foram realizadas quatro coletas durante o ano de 2011, sendo elas em fevereiro, maio, setembro e dezembro. Em cada estação foram coletadas 50 folhas por espécie provenientes de cinco indivíduos adultos, em bom estado fitossanitário, distribuídas nos quatro pontos cardeais da copa das árvores.

Com o objetivo de complementar as análises dos teores de carboidratos, no mês de julho/2011 realizaram-se coletas de folhas e raízes em plantas adultas cultivadas em recipientes plásticos com capacidade de 100L, no Jardim Experimental do Instituto de Biociências – Unesp – Rio Claro. Para tal, utilizamos 5 indivíduos de cada espécie.

As medidas de pluviosidade e temperatura obtidas durante a condução dos experimentos auxiliaram na caracterização do clima da região de Rio Claro no período de estudo. A precipitação anual de chuva, em 2011, foi cerca de 1890 mm, tendo como extremos Janeiro (> 500 mm) e Julho (< 1 mm). As temperaturas máxima e mínima, em 2011, foram 30.21 ± 2.55 (Janeiro) e 9.07 ± 2.86 °C (Junho) respectivamente (Figura 1).

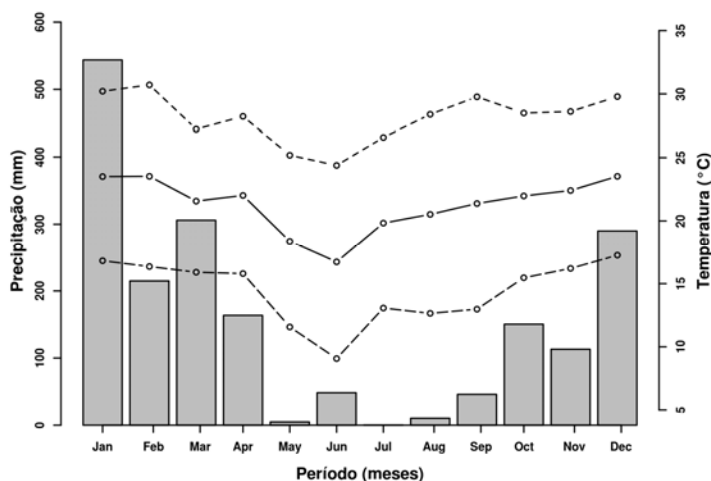


Figura1. Diagrama climático da região de Rio Claro – SP, abrangendo os três fragmentos de vegetação utilizados nos experimentos.

3.3 Local das análises

A determinação da AFE foi realizada no Laboratório de Fisiologia Vegetal, localizado no Departamento de Botânica – Instituto de Biociências – campus Rio Claro. As extrações e análises dos teores de carboidratos foram feitas no Laboratório do Centro de Ecofisiologia e Biofísica no Instituto Agrônomo de Campinas (IAC) – Campinas.

3.4 Caracterização da área foliar específica

A AFE foi calculada a partir da razão entre a área foliar (AF) (cm²) e massa seca (g) das folhas (MSF) de cada indivíduo (AFE=AF/MSF) (PRIOR et al., 2005). Para determinação da AF foram utilizados 40 discos foliares com área conhecida por indivíduo. A massa seca foi determinada pela secagem em estufa a 60 °C até o peso constante, em seguida pesou-se em balança analítica de precisão. Os dados de AFE foram obtidos e calculados após a primeira e a terceira coleta, no verão e inverno, respectivamente.

3.5 Extração e quantificação de carboidratos

As folhas foram secas em estufas de circulação de ar a 40°C por 96 horas até adquirir massa seca constante e posteriormente foram trituradas em moinho de facas.

A obtenção do extrato bruto para as análises de carboidratos solúveis e sacarose seguiu o método de extração MCW (BIELESK & TURNER, 1966). Nesta etapa, foram transferidas 75 mg de amostra para um tubo falcon contendo 3 mL de solução MCW (metanol, clorofórmio e água na proporção 12:5:3 v/v) e armazenadas sob refrigeração por 2 a 3 dias para a separação das 3 fases, obtidas pela adição de clorofórmio e água. O sobrenadante de interesse foi coletado, transferido para um béquer e concentrado em banho-maria (50 °C), onde houve a evaporação do metanol e resíduos de clorofórmio. Os extratos foram então armazenados em freezer (-20 °C) até o momento da quantificação.

O extrato bruto para a quantificação de amido foi obtido pelo método de extração descrito por Amaral et al., (2007). Foram realizadas quatro extrações para retirada de açúcares, pigmentos, fenóis e outras substâncias. O material seco foi colocado em tubos eppendorf contendo 10 mg de amostra e 500 µL de etanol 80% a 80 °C (banho-maria), 20 minutos. O precipitado foi seco em temperatura ambiente até a completa evaporação do resíduo de etanol. Foram adicionados 500 µL (120U mL⁻¹) de solução α-amilase (EC 3.2.1.1) termoestável de *Bacillus licheniformis* (cód. E-ANAAM, MEGAZYME, Irlanda), diluída em solução tampão MOPS 10 mM e pH 6,5. As amostras foram incubadas a 75 °C (em banho-maria) por 30 minutos. Este procedimento foi realizado duas vezes. Em seguida adicionou-se 500 µL (30U mL⁻¹) de solução de amiloglucosidase (EC 3.2.1.3) de *Aspergillus Níger* (cód.

E-AMGPU, MEGAZYME, Irlanda) em tampão acetato de sódio 100 mM e pH 4,5. As amostras foram incubadas em banho maria a 50 °C por 30 minutos. Este procedimento foi realizado duas vezes. Foram acrescentados, 100 µL de ácido perclórico (HClO₄) 0,8 M para parar a reação e precipitar proteínas, com isso, o extrato para dosagem do amido foi armazenado em freezer para as próximas etapas.

3. 5. 1 Determinação de carboidratos solúveis totais

A concentração de carboidratos solúveis totais foi determinada pelo método do fenol-sulfúrico (DUBOIS et al., 1956). Para a etapa de quantificação, adicionou-se em um tubo de ensaio em duplicata: 10 µL de extrato, 490 µL de água destilada, 500 µL de solução de fenol 5 % e 2 mL de ácido sulfúrico (H₂SO₄) concentrado. Agitou-se bem e após resfriar, fez-se a leitura de absorbância em espectrofotômetro (Micronal, modelo B342II) a 490nm. As concentrações de açúcares solúveis foram calculadas a partir de uma curva-padrão colorimétrica de glicose obtida com leituras da solução diluída 5, 10, 20, 30, 40 e 50 µg de glicose.

3. 5. 2 Determinação de sacarose

A concentração de sacarose foi determinada pelo método descrito por Handel (1968) e a dosagem colorimétrica feita pelo método do fenol-sulfúrico. Em um tubo de ensaio adicionou-se 15 µL de extrato, 485 µL de água destilada e 500 µL de solução de hidróxido de potássio (KOH) 30 %. Em seguida, depositou-se em banho-maria a 95°C, por 10 minutos. Após a retirada dos tubos, acrescentou-se 500 µL de solução de fenol 5% e 2 mL de ácido sulfúrico (H₂SO₄) concentrado. Para finalizar, os tubos foram agitados e após resfriar, fez-se a leitura de absorbância em espectrofotômetro (Micronal, modelo B342II) a 490 nm. As concentrações de sacarose foram calculadas a partir de uma curva-padrão colorimétrica de sacarose obtida com leituras da solução diluída 5, 10, 20, 30, 40 e 50 µg de sacarose.

3. 5. 3 Determinação de amido

Adicionou-se em tubos eppendorfs banhados em gelo: 10 µL de extrato, 40 µL de água destilada e 750 µL do reagente glicose PAP Liquiform (Labtest Diagnóstica S.A.) Os tubos foram mantidos em banho-maria a 37 °C por 15 minutos. O teor de amido foi determinado utilizando um leitor de microplacas de ELISA (modelo EL307C, Bio-Tek Instruments, Winooski, Vermont) em comprimento de onda de 490 nm. As concentrações de amido foram calculadas a partir de uma curva-padrão colorimétrica de amido obtida com leituras da solução diluída 5, 10, 15, 25 e 30 µg de amido.

3. 6 Análise dos dados

Os resultado obtidos foram submetidos à análise variância e as médias de cada espécie em cada estação foram comparadas pelo teste de Tukey a 5 % de probabilidade. As correlações entre AFE versus teores de Amido, Carboidratos solúveis totais e Sacarose foram determinadas pelo teste de Spearman Rank a 5% de probabilidade. Ainda, as médias dos diferentes órgãos de cada espécie cultivada no jardim experimental foram também comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

4. Resultados

4. 1 Área foliar específica (AFE)

A AFE medida na estação úmida apresentou-se elevada em *S. Pohlilii* ($175,55 \text{ cm}^2\text{g}^{-1} \pm 17,13$) e *S. Camporum* ($123,28 \text{ cm}^2\text{g}^{-1} \pm 21,38$). Na estação seca, a maior AFE foi observada para *S. pohlii* ($133,07 \text{ cm}^2\text{g}^{-1} \pm 17,71$) e *S. ferrugineus* ($126,28 \text{ cm}^2\text{g}^{-1} \pm 16,54$).

S. ferrugineus apresentou seu maior valor de AFE na estação seca, tendo aumentado sua AFE em aproximadamente $44 \text{ cm}^2\text{g}^{-1}$.

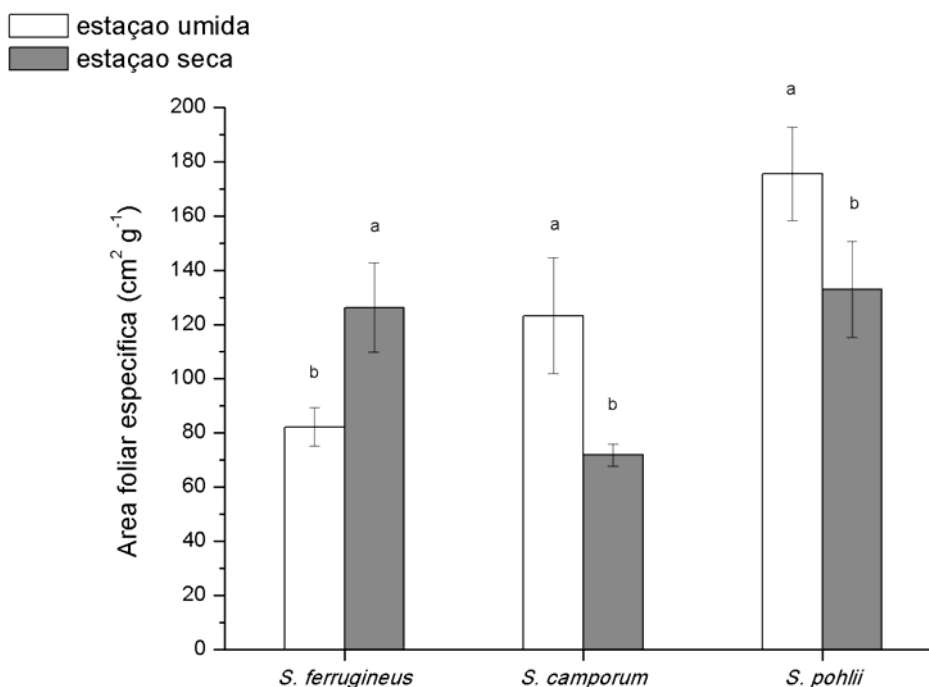


Figura 2. Área foliar específica de *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii*, medidas na estação úmida (fevereiro/2011) e seca (setembro/2011).

4.2 Carboidratos solúveis

As três espécies alocaram de maneira diferente os carboidratos solúveis (CS) ao longo das estações. Em maio ($p > 0,05$) os valores foram semelhantes para as três espécies. As três espécies apresentaram menores valores de CS em setembro e dezembro ($p < 0,05$), sendo que em setembro encontramos os menores valores para as três espécies, mostrando que *S. camporum* foi superior em relação a *S. ferrugineus* e esta maior que *S. pohlii*. *S. pohlii* foi a espécie que apresentou um maior decréscimo dos valores nas coletas de setembro e dezembro em relação às outras espécies. Já *S. ferrugineus* mostrou valores altos na coleta de fevereiro e maio, com decréscimo em setembro, mas recuperando-se em dezembro (Figura 3).

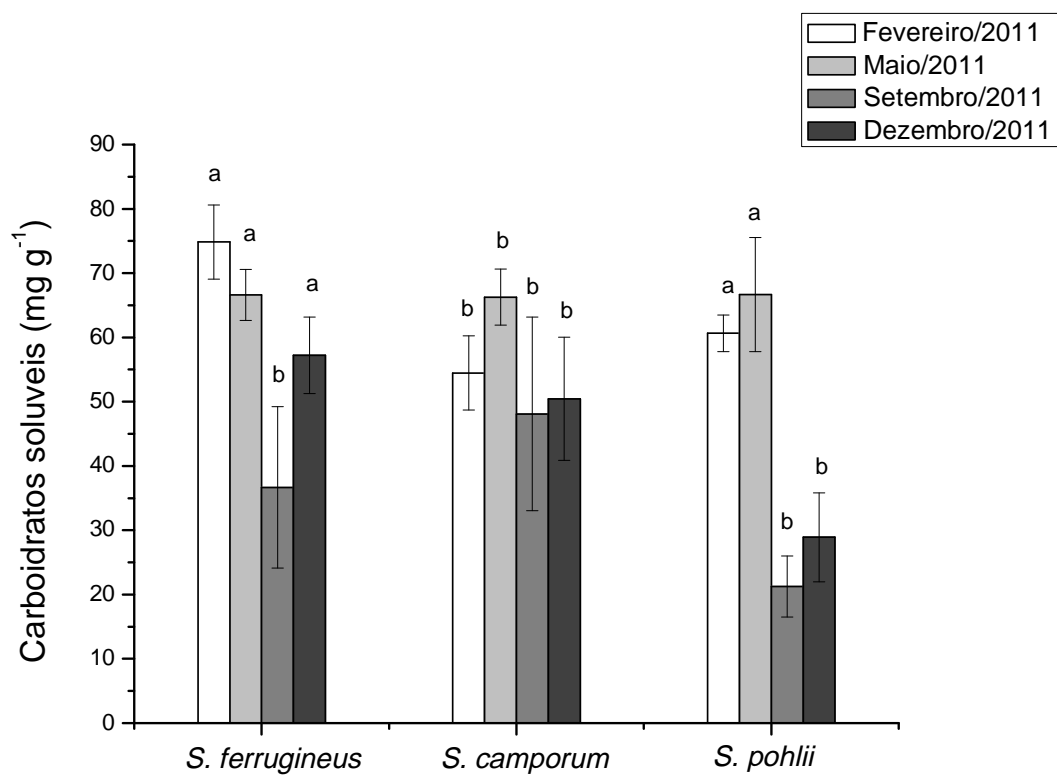


Figura 3. Concentração de carboídratos soluveis (mg g⁻¹) de folhas de *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii*.

4.3 Sacarose

Os maiores valores de sacarose (Sac) foram obtidos no mês de maio nas espécies *S. camporum* e *S. pohlii*. Já em *S. ferrugineus* foram maiores em fevereiro, com decréscimo em maio e setembro, seguido de aumento significativo em dezembro. Em *S. pohlii* e *S. camporum* os maiores valores de sacarose foram observados em fevereiro e maio, com decréscimo em setembro, sendo que em dezembro, novamente, houve aumento de valor de Sac. (Figura 4).

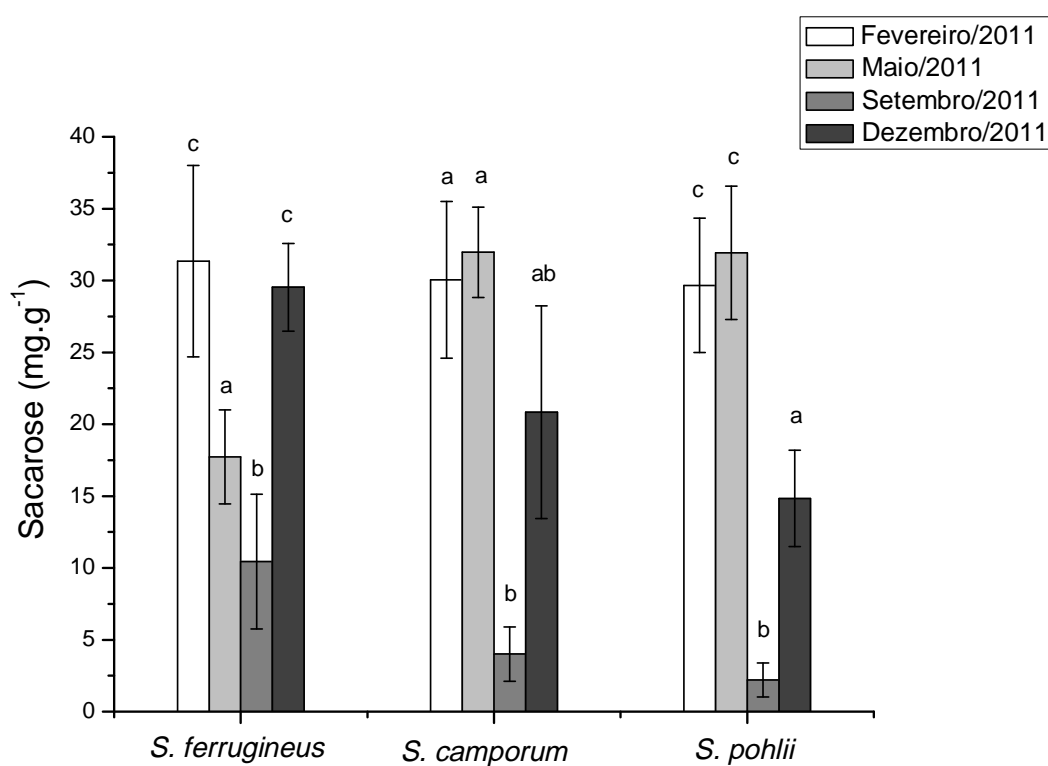


Figura 4. Concentração de sacarose de folhas de *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii*.

4.4 Amido

As maiores concentrações de amido das três espécies foram observadas em fevereiro e maio e começaram a decair nas coletas de setembro e dezembro.

As concentrações de amido em *S. ferrugineus* foram maiores em fevereiro e maio, seguido de redução, porém com pouca variação em setembro e dezembro. Dentre as espécies analisadas em dezembro, observamos que *S. ferrugineus* apresentou a maior concentração de amido. Para as outras espécies, as concentrações decresceram continuamente sendo que a concentração de amido em *S. pohlii* foi a menor entre as espécies, seguida de *S. camporum* e *S. ferrugineus* (Figura 5).

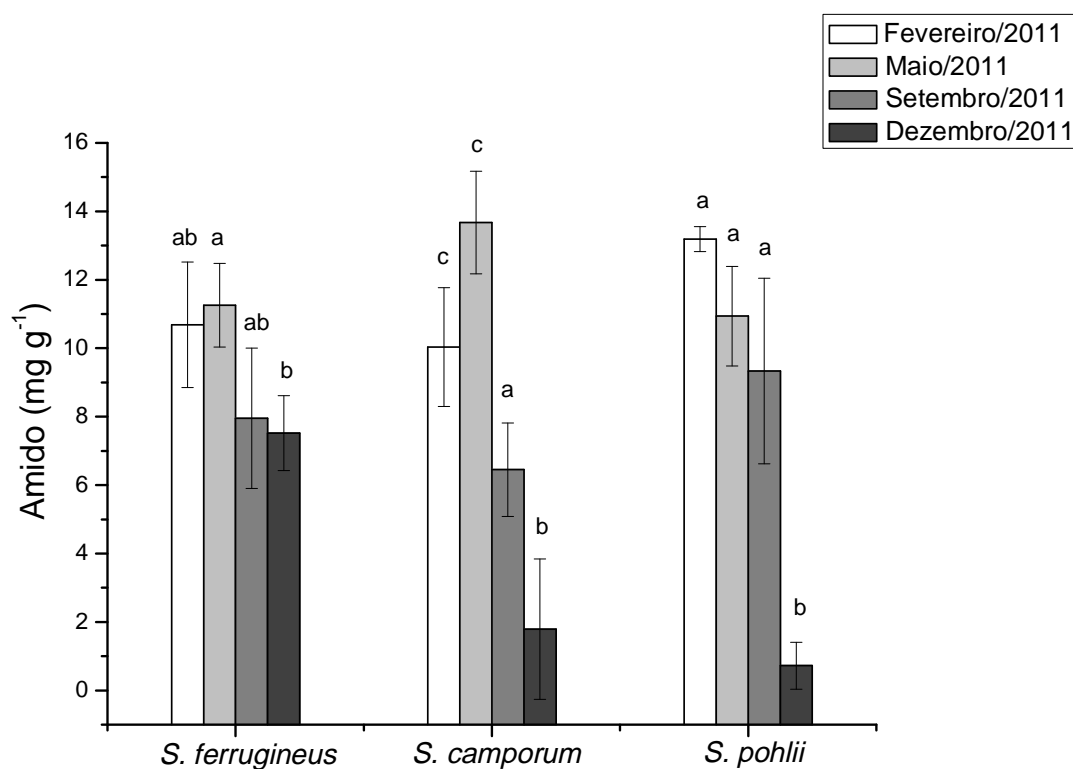


Figura 5. Concentração de amido em folhas de *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii*.

4.5 Resultados complementares

Os resultados obtidos com as espécies mantidas no Jardim experimental – Instituto de Biociências – Unesp – Rio Claro - SP, estão apresentados de acordo com as análises dos teores de carboidratos foliar e radicular de cada espécie.

Os valores de carboidratos solúveis foram semelhantes nas folhas das três espécies, já nas raízes os teores foram semelhantes apenas entre *S. ferrugineus* ($50,76 \text{ mg g}^{-1} \pm 3,9$) e *S. camporum*, ($46,46 \text{ mg g}^{-1} \pm 7,1$) e o menor valor para *S. pohlii* ($41,26 \text{ mg g}^{-1} \pm 11,2$) (Figura 6).

Nas análises de sacarose, tanto em folha como raiz, *S. camporum* apresentou maior valor entre as espécies, ao contrário dos menores valores de *S. pohlii* para folha ($28,67 \text{ mg g}^{-1} \pm 2,9$) e raiz ($18,09 \text{ mg g}^{-1} \pm 0,9$) (Figura 7). O amido alocado nas raízes apresentou-se em maior concentração do que nas folhas das três espécies, sendo que em *S. ferrugineus* e *S. camporum* encontraram-se a maior variação entre esses órgãos (figura 8).

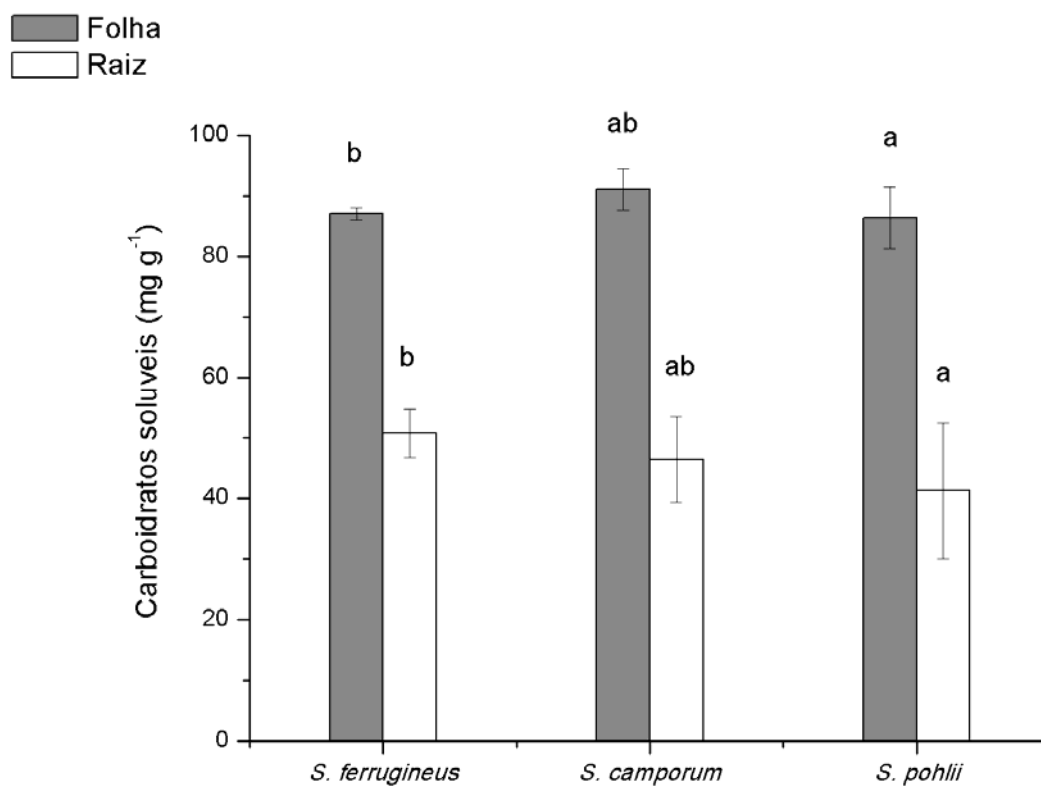


Figura 6. Concentração de carboidratos solúveis (mg g⁻¹) de folhas e raízes de *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii* cultivadas no Jardim experimental – Instituto de Biociências – UNESP – Rio Claro.

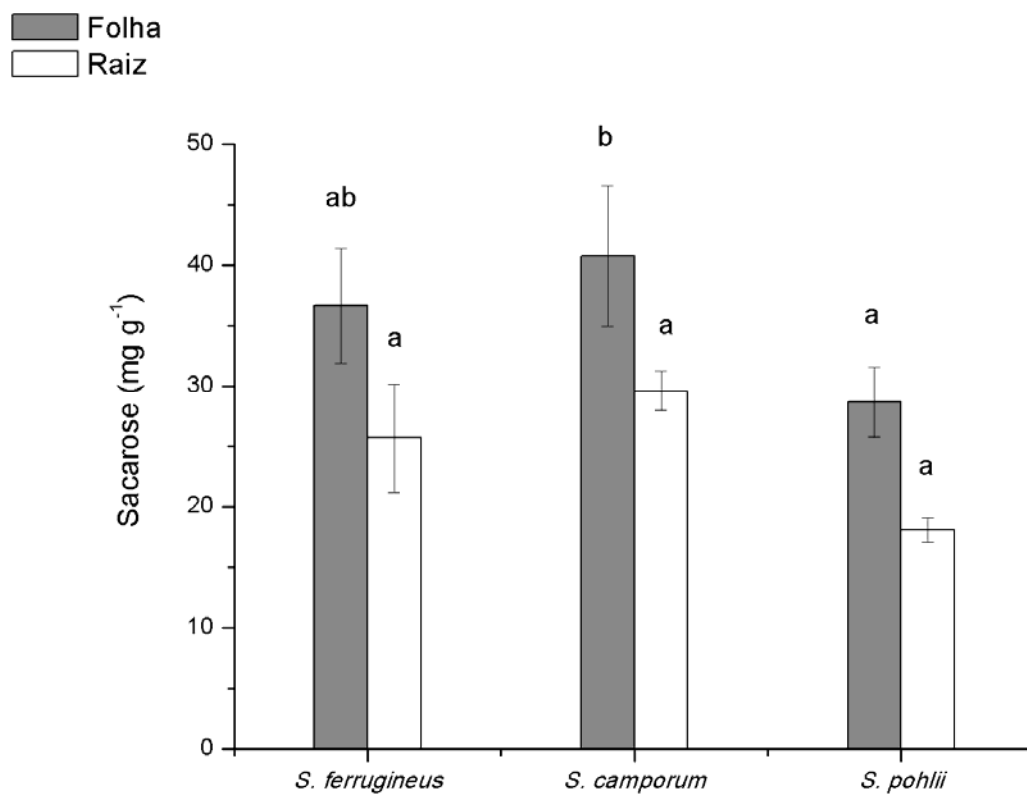


Figura 7. Concentração de sacarose (mg g⁻¹) de folhas e raízes de *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii* cultivadas no Jardim experimental – Instituto de Biociências – UNESP – Rio Claro.

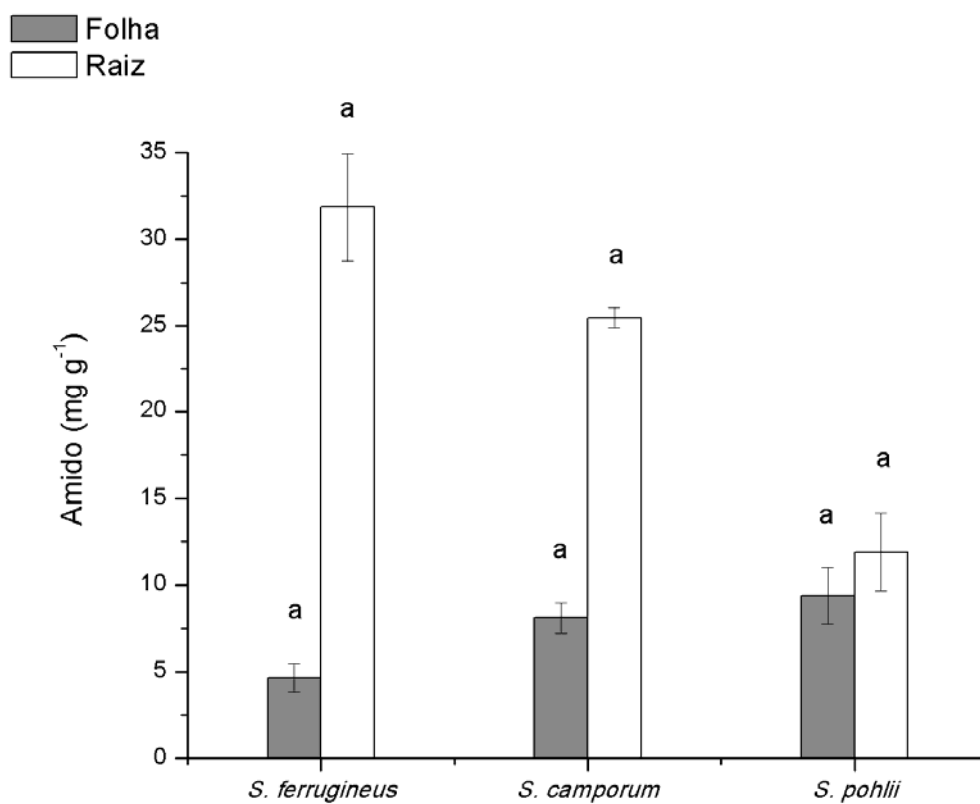


Figura 8. Concentração de amido (mg g⁻¹) de folhas e raízes de *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii* cultivadas no Jardim experimental – Instituto de Biociências – UNESP – Rio Claro.

4.6 Correlações

Não foram observadas correlações significativas ($p > 0,05$) entre AFE e concentrações de amido, carboidratos solúveis totais e sacarose para nenhuma das espécies congênicas durante as estações úmida e chuvosa (Tabela 1).

Tabela 1. Correlação de Spearman Rank entre área foliar específica (AFE) e concentrações de amido, carboidratos solúveis totais e sacarose em plantas de *S. ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii* nas estações úmida e seca de 2011.

Espécie	Carboidrato	AFE-úmida*	AFE-seca*
<i>S. ferrugineus</i>	Amido	0,99	0,55
	Carboidratos Solúveis	0,21	-0,40
	Sacarose	-0,20	0,77
<i>S. camporum</i>	Amido	-0,60	0,49
	Carboidratos Solúveis	-0,75	0,73
	Sacarose	-0,86	0,02
<i>S. pohlii</i>	Amido	-0,77	0,62
	Carboidratos Solúveis	-0,17	0,20
	Sacarose	-0,62	0,03

*correlação não significativa pelo teste de Spearman Rank ($p > 0,05$)

5. Discussão

Através dos resultados obtidos para o parâmetro AFE observamos que *S. camporum* teve significativa redução da AFE da estação chuvosa para seca, com o menor valor de AFE na estação seca dentre todas as espécies (Figura 1). Apresentar menor AFE na estação seca tem sido considerado um fator favorável para o balanço hídrico das plantas do cerrado (SOMAVILLA & GRACIANO-RIBEIRO, 2011; HOFFMANN, 2005, HABERMANN & BRESSAN, 2011) e pode explicar a adaptação da espécie em um ambiente com as altas irradiâncias (HABERMANN et al., 2011; FRANCO et al., 2005) uma vez que permite altas

taxas de assimilação de carbono por unidade de massa foliar (FRANCO et al., 2005). *S. camporum*, diferente das outras espécies, possui ampla distribuição no bioma. Veiga & Habermann (2013) consideraram essa espécie com alto desempenho ecofisiológico, que favorece o ajuste do aparato fotossintético para amenizar os efeitos da seca e a menor AFE pode contribuir para o desenvolvimento da planta.

Styrax pohlii apresentou maior AFE na estação seca em relação aos outros congêneres, não ocorrendo uma redução significativa entre as estações como em *S. camporum*. Comportamento similar é observado em indivíduos jovens da mesma espécie que apresentaram maior AFE do que a espécie *S. ferrugineus* após seis meses de desenvolvimento, aumentando esse parâmetro em ambientes sombreados; *S. pohlii* tem predominância em um ambiente sombreado, e a espécie parece investir em maior AFE em matas paludosas, talvez para crescimento rápido até o dossel (HABERMANN & BRESSAN, 2011).

Styrax ferrugineus é uma espécie adaptada ao Cerrado *s. str.* Na estação seca, sua AFE aumentou em relação a estação úmida. Embora isso seja contra-intuitivo (maior AFE está sempre relacionado com captação de luz e uso de recursos para crescimento e brotação, o que normalmente ocorre na primavera/verão), é possível que esse aumento possa alterar o desempenho ecofisiológico da planta, que possui raízes profundas (HABERMANN & BRESSAN, 2011) e assim escapar da deficiência hídrica sazonal; logo, maior AFE na estação seca melhoraria os ganhos do balanço de carbono.

Todos os tipos de carboidratos analisados neste trabalho apresentaram variação sazonal nos congêneres. A correlação entre sazonalidade e teores de carboidratos tem sido relatada em herbáceas do Cerrado. Estes estudos sugerem que há maior acúmulo de carboidratos não estruturais em períodos onde a fotossíntese torna-se reduzida (RIBEIRO, 2005). *Vernonia herbaceae*, espécie herbácea possui o acúmulo de frutanos sendo este carboidrato solúvel considerado um osmorregulador, estimulando sua hidrólise em períodos com pouca disponibilidade hídrica (GARCIA, 2009). Entretanto, nossos dados indicam que não houve acúmulo de carboidratos solúveis e amido no período da seca, mas sugere que em determinadas estações a produção de carboidratos estruturais e de reserva podem variar entre si, como observado para *S. camporum* e *S. pohlii* entre o inverno e primavera.

Styrax pohlii mostrou maiores concentrações de carboidratos solúveis e sacarose no verão e outono, o que possivelmente deve ter favorecido maior contribuição dos carboidratos estruturais no crescimento e desenvolvimento de caule, com vistas ao crescimento rápido em

direção ao dossel (HABERMANN & BRESSAN, 2011). No período da seca, houve diminuição na concentração de carboidratos solúveis e sacarose, o que pode ser atribuído a menor atividade fotossintética e alto consumo energético. Já a concentração de amido foi alta até o inverno, reduzindo significativamente na primavera. Tal redução seria um indício de realocação de carboidratos para a floração e rebrota, uma vez que estes contribuem como fonte de energia para floração (KERBAUY, 2005).

Das três espécies avaliadas no campo, *S. ferrugineus* foi a que mostrou menores variações sazonais de amido foliar (Figura 5). Por outro lado, foi uma das espécies que apresentou maior diminuição sazonal na concentração foliar de sacarose (Figura 4). Assim, a manutenção das reservas de amido foliares durante a estação seca, pode demonstrar que deve ter havido manutenção da atividade fotossintética nesta estação e pouca remobilização para ajuste osmótico. De fato, num estudo comparativo entre as três espécies quanto à performance ecofisiológica frente à deficiência hídrica, *S. ferrugineus* não variou os valores de condutância estomática e transpiração, em relação às plantas irrigadas, durante 57 dias de deficiência hídrica em vaso (VEIGA & HABERMANN, 2013). Logo, essa manutenção sazonal dos valores foliares de amido em *S. ferrugineus* pode representar mais um indício da maior adaptação dessa espécie às condições de seca sazonal no Cerrado *s. str.*

Correlacionando os dados de carboidratos com a AFE no inverno, particularmente *S. ferrugineus* teve maior AFE na seca e baixa concentração de carboidratos o que pode parecer uma relação contraditória, pois o déficit hídrico e as altas irradiâncias como ocorre na estação seca podem causar uma redução na fotossíntese (KANEGAE & FRANCO, 2000), conseqüentemente a hipótese aceita seria a redução da AFE juntamente com os teores de carboidratos. Palhares (2010), categorizou *Styrax ferrugineus* como a espécie que tende a aumentar *E* e reduzir a AFE na estação seca em relação a estação chuvosa. No entanto, não podemos desconsiderar que pode ser uma característica intrínseca da espécie e a dinâmica fotossintética pode suportar a assimilação de carbono nesta época.

Em relação à *Styrax camporum* a concentração de carboidratos solúveis, sacarose e amido foram maiores no verão e outono com redução no inverno. Na primavera esta espécie aumentou a produção de carboidratos solúveis e sacarose, mas não de amido. Esta espécie também mostrou o maior valor de AFE na estação chuvosa, corroborando a retomada da captação de luz e investimento fotossintético. Assim, por ser sazonalmente plástica, o conjunto de repostas de *Styrax camporum* parece indicar respostas que favorecem seu

desenvolvimento e adaptação em situações distintas, o que corrobora sua ampla distribuição nas diferentes fisionomias de Cerrado, como já descrito por Nakajima & Monteiro (1987).

6. Conclusão

As variações climáticas sazonais no cerrado parecem moldar o fluxo de carboidratos nos congêneres *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii*. A baixa disponibilidade hídrica na estação seca alterou o metabolismo de carboidratos solúveis e o conteúdo de amido da parte aérea, sobretudo para *S. camporum* e *S. pohlii*. Tais resultados sugerem que *S. camporum* e *S. pohlii* têm uma grande correlação no metabolismo de sacarose e amido em função da sazonalidade. Já *S. ferrugineus*, bem adaptada ao Cerrado *s. str.*, mostrou menor relação causal entre as estações e a concentração de amido na folha.

Ainda, os dados complementares destas espécies indicam grande partição de carboidratos para as raízes, sobretudo em *S. ferrugineus*, que de fato tem grande investimento no sistema radicular (HABERMANN & BRESSAN, 2011).

As três espécies também alteraram sua AFE, correspondendo com a sazonalidade e o local de maior ocorrência, uma vez que *S. camporum* e *S. pohlii* apresentaram menor AFE no inverno. No entanto dados de *S. ferrugineus* indicam que no inverno suas folhas mantiveram o alto índice de AFE, reforçando aproveitamento de luz mesmo na estação seca.

7. Referências

AMARAL, L. I. V.; GASPAR, M.; COSTA, P. M. F.; AIDAR, M. P. M.; BUCKERIDGE, M. S. Novo método enzimático rápido e sensível de extração e dosagem de amido em materiais vegetais. **Hoehnea, São Paulo**, v. 34, p. 425-431, 2007.

BATALHA, M. O cerrado não é um bioma. **Biota Neotropica, Campinas**, v. 11, n. 1, 2011.

BICUDO, L. R. H.; CESAR, O.; MONTEIRO, R. Florística comparativa de uma área de cerrado no município de Botucatu, SP (Brasil). **Arquivos de Biologia e Tecnologia**, v.39, p.685-691, 1996.

BIELESKI, R. L.; TURNER, A. Separation and estimation of amino acids in crude plant extracts by thin-layer electrophoresis and chromatography. **Analytical biochemistry, Amsterdam**, v. 17, p. 278-293, 1966.

BORLAUG, N. E. Feeding a world of 10 billion people: the miracle ahead. In: **Global warming and other eco-myths**. BAILEY, R. (ed.). p. 29-60, 2002.

BUCKERIDGE, M. S.; TINÉ, M. A. S.; SANTOS, H. P.; LIMA, D. U. Polissacarídeos de reserva de parede celular em sementes. Estrutura, metabolismo, funções e aspectos ecológicos. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 12, p. 137-162, 2000.

BUCKERIDGE, M. S. A infinita beleza da fotossíntese. 2009. Disponível em: <<http://msbuckeridge.wordpress.com/>>. Acesso em: 10 dez. 2012.

CHAVES - FILHO, J. T.; STACCIARINI-SERAPHIN, E. Alteração no potencial osmótico e teor de carboidratos solúveis em plantas jovens de lobeira (*Solanum lycocarpum* St.-Hil.) em resposta ao estresse hídrico. **Acta Botanica Brasilica, Feira de Santana**, v. 24, n. 2, p. 199-204, 2001.

COUTINHO, L. M. O conceito do cerrado. **Revista Brasileira de Botânica, São Paulo**, v. 1, p.17-23, 1978.

COUTINHO, L. M. O bioma cerrado. In: Eugen Warming e o cerrado brasileiro: um século depois. KLEIN, A. L. (org.). **Editores Unesp**, São Paulo, p. 77-91, 2002.

COUTINHO, L. M. O conceito de bioma. **Acta Botanica Brasilica, Feira de Santana**, v. 20, n. 1, p. 13-23, 2006.

DANTAS, B. F.; RIBEIRO, L. S.; PEREIRA, M. S. Teor de açúcares solúveis e insolúveis em folhas de videiras, cv. Syrah, em diferentes posições no ramo e épocas do ano. **Revista Brasileira de Fruticultura, Jaboticabal**, v. 29, n. 1, p. 42-47, 2007.

DUBOIS, M.; GILLES, K. A.; HAMILTON, J. K.; REBERS, P. A.; SMITH, F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Analytical Chemistry, Washington**, v. 28, n. 30, p. 350-356, 1956.

DURIGAN, G.; NISHIKAWA, D. L. L.; ROCHA, E.; SILVEIRA, E. R.; PULITANO, F. M.; REGALADO, L. B.; CARVALHAES, M. A.; PARANAGUÁ, P. A.; RANIERI, V. E. L. Caracterização de dois estratos da vegetação em uma área de cerrado no município de Brotas, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica, Feira de Santana**, v. 16, n. 3, p. 251-262, 2002.

DURIGAN, G.; BAITELLO, J. B.; FRANCO, G. A. D. C.; SIQUEIRA, M. F. Plantas do cerrado paulista: imagens de uma paisagem ameaçada. **Ed. Páginas & Letras**, São Paulo, 2004, 474p.

FRANCO, A. C. Ecophysiology of woody plants. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna. New York: **Columbia university press**, 2002. p. 178-197.

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

FRANCO, A. C.; LÜTTGE, U. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. **Oecologia**, v. 131, p. 356-365, 2002.

FRITSCH, P. W. 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. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 19, p. 387-408, 2001.

GARCIA, P. M. A. Variações no metabolismo de frutanos em *Vernonia herbacea* (Vell.) Rusby (Asteraceae) em resposta ao déficit hídrico e sua relação com a tolerância à seca. 2009. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente). **Instituto de Botânica, Secretária do Meio Ambiente**, São Paulo, 2009.

GIANOLI, E. Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. In: Fisiología ecológica en plantas: mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas. CABRERA, H. M. **Ediciones Universitarias de Valparaíso**, Valparaíso, Chile, p.13-25, 2004.

GOMES, B. Z.; MARTINS, F. R.; TAMASHIRO, J. Y. Estrutura do cerradão e da transição entre cerradão e floresta paludícola num fragmento da International Paper do Brasil Ltda., em Brotas, SP. **Revista Brasileira de Botânica, São Paulo**, v. 27, n. 2, p. 249-262, 2004.

GOODLAND, R. J. A. Plants of the cerrado vegetation of Brazil. **Phytologia**, v. 20, p. 57-78, 1970.

GOODLAND, R. Oligotrofismo e alumínio no cerrado. In: **III Simpósio sobre o cerrado**. FERRI, M. G. (Coord.). São Paulo, EDUSP, p. 44-60, 1971.

GOODLAND, R.; POLLARD, R. The Brazilian cerrado vegetation, a fertility gradient. **Journal of Ecology**, v. 61, p. 219-224, 1973.

- 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**, v. 38, p. 209-218, 2011.
- HABERMANN, G.; ELLSWORTH, P. F. V.; CAZOTO, J. L.; SIMÃO, E.; BIERAS A. C. 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**, v. 206, p. 351-359, 2011.
- HANDEL, E. V. Direct microdetermination of sucrose. **Analytical Biochemistry**, **Amsterdam**, v. 22, p. 280-283, 1968.
- 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**, v. 91, p. 475-484, 2003.
- HOFFMANN, W. A.; ORTHEN, B.; NASCIMENTO, P. K. V. Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. **Functional Ecology**, v. 17, p. 720-726, 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.
- HOFFMANN, W. A.; FRANCO, A. C.; MOREIRA, M. Z.; HARIDASAN, M. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. **Functional Ecology**, v. 19, p. 932-940, 2005.
- KERBAUY, G. B. **Fisiologia Vegetal**. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan, 2004, 452p.
- KOTCHETKOFF-HENRIQUES, O.; JOLY, C. A.; BERNACCI, L. C. Relação entre o solo e a composição florística de remanescentes de vegetação natural no município de Ribeirão Preto, SP. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 28, p. 541-562, 2005.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos, Ed. Rima, 2000, 531p.
- LORENZI, H. Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Nova Odessa, São Paulo, **Instituto Plantarum**, v. 1, ed. 4, 2002, 370p.
- MALAVOLTA, E.; KLIEMANN, H. J. Desordens nutricionais no cerrado. Piracicaba, Potafos, 1985, 136p.
- MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE. Biodiversidade brasileira: avaliação e identificação de áreas prioritárias para conservação, utilização sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade brasileira. Brasília, MMA/SBF, 2002, 404p.
- MEIZER, F. C.; GOLDSTEIN, G.; FRANCO, A. C.; BUSTAMANTE, M.; IGLER, I.; JACKSON, P.; CALDAS, L.; RUNDEL, P. W. Atmospheric and hydraulic limitations on

- transpirations in Brazilian cerrado wood species. **Functional Ecology**, v. 13, p. 273-282, 1999.
- NAKAJIMA, J. N.; MONTEIRO, R. Estudos fitogeográficos com espécies de *Styrax* L. (Styracaceae) dos cerrados brasileiros. **Eugeniana**, 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, F. F.; BATALHA, M. A. Lognormal abundance distribution of woody species in a cerrado fragment (São Carlos, Southeastern Brazil). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 28, p.39-45, 2005.
- PASTORINI, L. H.; BACARIN, M. A.; TREVIZOL, F. C.; BERVALD, C. M. P.; FERNANDES, H. S. Produção e teor de carboidratos não estruturais em tubérculos de batata obtidos em duas épocas de plantio. **Horticultura Brasileira, Brasília**, v. 21, n. 4, p. 660-665, 2003.
- PEIXOTO, M. M. Variações sazonais no metabolismo de carbono e relações hídricas em espécies lenhosas do cerrado de diferentes grupos funcionais. Dissertação (Mestrado em Botânica). Universidade de Brasília, Brasília, 2007.
- PIVELLO, V. R.; VARANDA, E. M. (Orgs.). O cerrado Pé-de-Gigante: ecologia e conservação – Parque Estadual de Vassununga. São Paulo, Secretaria do Meio Ambiente, 2005, 312p.
- POPMA, J.; BONGERS, F.; WERGER, M. J. A. Gap-dependence and leaf characteristics of trees in a tropical rain forest in Mexico. **Oikos**, v. 63, p. 207-214, 1992.
- PRIOR, L. D.; BOWMAN, D. M. J. S; EAMUS, D. Intra-specific variation in leaf attributes of four savanna tree species across a rainfall gradient in tropical Australia. **Australian Journal of Botany, Victoria**, v. 53, p. 323–335, 2005.
- PROGRAMA BIOTA-FAPESP. **Sistema de informação ambiental - SinBiota**. São Paulo, Ed. Fapesp. Banco de dados da biodiversidade do Estado de São Paulo. Disponível em: <<http://www.sinbiota.cria.org.br/sia/consulta>>. Acesso em: 01 nov. 2008.
- RATTER, J. A.; BRIDGEWATER, S.; RIBEIRO, J. F. Analysis of the floristic composition of the Brazilian Cerrado vegetation. III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 60, n. 1, p. 57-109, 2003.
- RATTER, J. A.; BRIDGEWATER, S.; RIBEIRO, J. F.; DIAS, T. A. B.; SILVA, M. R. Estudo preliminar da distribuição das espécies lenhosas da fitofisionomia cerrado sentido restrito nos Estados compreendidos pelo bioma cerrado. **Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer, Brasília**, v. 5, p. 5-43, 2000.
- RIZZINI, C. T. Tratado de Fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos. **Âmbito Cultural Edições LTDA**, Rio de Janeiro, 1997.

SIMÃO, E.; NAKAMURA, A. T.; TAKAKI, M. Eficiência do uso de filtros de filme plástico para simulação de sombra de dossel monitorada pela germinação de sementes *Arctium lappa* L. (Asteraceae). In: **X Congresso Brasileiro de Fisiologia Vegetal**. Sociedade Brasileira de Fisiologia Vegetal, Recife, 2005. CD-ROM.

SOMAVILLA, N. S.; GRACIANO – RIBEIRO, D. Análise comparativa da anatomia foliar de Melastomataceae em ambiente de vereda e cerrado *sensu stricto*. **Acta Botanica Brasilica, Feira de Santana**, v. 25, p. 764-775, 2011.

SOUZA, A. P. A cana-de-açúcar e as mudanças climáticas: efeitos de uma atmosfera enriquecida em 'CO IND. 2' sobre o crescimento, desenvolvimento e metabolismo de carboidratos de *Saccharum ssp.* Dissertação (Mestrado em Biologia Celular e Estrutural). Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2007.

SOUZA, A.; MORAES, M. G.; RIBEIRO, R. C. L. F. Gramíneas do cerrado: carboidratos não-estruturais e aspectos ecofisiológicos. **Acta Botanica Brasilica, Feira de Santana**, v. 19, p. 81-90, 2005.

SOUZA, A.; SANDRIN, C. Z.; CALIÓ, M. F. A.; MEIRELLES, S. T.; PIVELLO, V. R.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R. C. L. Seasonal variation of soluble carbohydrates and starch in *Echinolaena inflexa*, a native grass species from the Brazilian savanna, and in the invasive grass *Melinis minutiflora*. **Brazilian Journal Biology**, v. 70, n. 2, p. 395-404, 2010.

SOUZA, M. C.; HABERMANN, G. Towards a new ecophysiological approach to understand citrus crop yield under abiotic stresses mirroring in the Brazilian savanna genetic resources. In: **Water Stress**. RAHMAN, I. M. M.; HASEGAWA, H. (Orgs.). Rijeka, Croatia, Intech Open Acces Publisher, v. 1, p. 151-164, 2012.

SOUZA, V. C.; LORENZI, H. Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II. Nova Odessa, São Paulo, Instituto Plantarum, 2005, 640p.

TAIZ, L. Fotossíntese: reações de carboxilação. In: **Plant Physiology**. TAIZ, L.; ZEIGER, E. Ed. Sunderland: Sinauer Associates, 4 ed., p.199-243, 2006.

TANNUS, J. L. S.; ASSIS, M. A. Composição de espécies vasculares de campo sujo e campo úmido em área de cerrado, Itirapina, SP, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 27, p. 489-506, 2004.

TEIXEIRA, A. P.; ASSIS, M. A. Caracterização florística e fitossociológica do componente arbustivo-arbóreo de uma floresta paludosa no município de Rio Claro (SP), Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 28, p. 467-476, 2005.

TONIATO, M. T. Z.; LEITÃO FILHO, H. F.; RODRIGUES, R. R. Fitossociologia de um remanescente de floresta higrófila (mata de brejo) em Campinas, SP. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 21, p. 197-210, 1998.

TORRES, A. G. M. Relação entre sazonalidade, desrama e carboidratos no crescimento do eucalipto na propagação vegetativa por miniestaquia. Dissertação (Mestrado em Recursos Florestais). ESALQ, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2003.

TURNBULL, M. H. The effect of light quantity and quality during development on the photosynthetic characteristics of six Australian rain-forest tree species. **Oecologia**, v. 87, p. 110-117, 1991.

VEIGA, E. B. Desempenho ecofisiológico de *Styrax ferrugineus*, *S. camporum* e *S. pohlii* (Styracaceae) submetidos à deficiência hídrica em sistema semi controlado. Dissertação (Mestrado em Ecofisiologia). Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista, 2011.

VEIGA, E. B.; HABERMANN, G. Instantaneously measured traits may detect non-plastic ecophysiological performances in response to drought, explaining distributions of *Styrax* species in the Cerrado. **Trees** (2013) doi: 10.1007/s00468-013-0919-4