

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

ANDRÉ LUIZ ALVES DE LIMA

**TIPOS FUNCIONAIS FENOLÓGICOS EM ESPÉCIES
LENHOSAS DA CAATINGA, NORDESTE DO BRASIL**

RECIFE - PE
2010

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

**TIPOS FUNCIONAIS FENOLÓGICOS EM ESPÉCIES
LENHOSAS DA CAATINGA, NORDESTE DO BRASIL**

ANDRÉ LUIZ ALVES DE LIMA

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Federal Rural de Pernambuco – UFRPE, como parte dos requisitos para obtenção do Título de Doutor em Botânica.

Orientador: Dr. Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio

Conselheiros: Dr^a. Cibele Cardoso de Castro
Dr^a. Maria Jesus Nogueira Rodal
Dr. Antônio Celso Dantas Antonino
Dr. André Laurênio de Melo

Recife - PE
2010

Ficha Catalográfica

L732t Lima, André Luiz Alves de
Tipos funcionais fenológicos em espécies lenhosas da
caatinga, Nordeste do Brasil / André Luiz Alves de Lima. –
2010.
116f.: il.

Orientador: Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio.
Tese (Mestrado em Botânica) – Universidade Federal
Rural de Pernambuco, Departamento de Biologia, Recife.
Referências.

1. Fenologia 2. Densidade de Madeira 3. Potencial
hídrico 4. Fotoperíodo 5. Armazenamento de água no caule
6. Ecofisiologia vegetal I. Sampaio, Everardo Valadares de Sá
Barretto, Orientador II. Título

CDD 581

ANDRÉ LUIZ ALVES DE LIMA

**TIPOS FUNCIONAIS FENOLÓGICOS EM ESPÉCIES LENHOSAS DA
CAATINGA, NORDESTE DO BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica – PPGb da Universidade Federal Rural de Pernambuco – UFRPE, como um dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Botânica.

Tese defendida dia 24/09/2010

Presidente da banca / Orientador

Prof. Dr. Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio
(Universidade Federal de Pernambuco)

Examinadores

Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira (UNICAMP)

Prof. Dr. Mauro Guida dos Santos (UFPE)

Prof^a. Dr^a. Tarcila Correia de Lima Nadia (UFPE)

Prof^a. Dr^a. Elcida de Lima Araújo (UFRPE)

Prof. Dr. André Maurício Melo Santos (UFPE) - Suplente

Prof^a. Dr^a. Rejane Jurema Mansur Custódio Nogueira (UFRPE) - Suplente

DEDICATÓRIA

*Aos meus amores: Amanda, Alisson e Michelle
Que sempre estiveram ao
meu lado e suportaram a minha ausência em diversos momentos*

*E a minha mãe, que com muita fé e
esforço acreditou onde eu poderia
chegar na vida.*

AGRADECIMENTO

Diante de um trabalho que abrange várias áreas do conhecimento científico, bem como exige numerosa mão-de-obra, não haveria possibilidade de realizá-lo sem o precioso auxílio de colegas, alunos, professores e demais envolvidos.

Primeiramente, agradeço a Deus por ter me fortalecido e superado as mais diversas barreiras e pedras que surgiram no meu caminho durante a realização deste trabalho. Não irei enumerar todas elas, mas ressalto que diversas manobras tive que realizar e, em nenhum momento pensei em desistir porque sabia onde iria chegar.

Cronologicamente falando, agradeço a professora Maria Jesus Nogueira Rodal, pois antes de mais nada e independente de qualquer coisa, Mari concordou e não mediu esforços para a realização do projeto que resultou neste trabalho, além de valiosos conselhos e orientações.

Tive a oportunidade de aprender muito com o meu orientador o professor Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio, que se prontificou a me orientar e sempre se dispôs com muita tranquilidade e atenção aos meus questionamentos.

Devido à interdisciplinaridade deste trabalho tive também outros professores que me auxiliaram. Assim, sou grato à professora Cibele Cardoso de Castro, que sempre foi atenciosa e se envolveu com o trabalho. Ao professor Antônio Celso Dantas Antonino que nos auxiliou com equipamentos, além de importantes orientações. O professor André Laurênio de Melo, que além de ser um grande amigo contribuiu com orientações e apoio na Unidade Acadêmica de Serra Talhada (UAST) da UFRPE. Ao professor Ronaldo do Nascimento que a princípio colaborou com o desenvolvimento deste trabalho.

Somos gratos à Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária, o IPA de Serra Talhada, PE, que permitiu a realização deste trabalho em sua propriedade e, especialmente, a pessoa, então chefe do IPA, o Senhor Arnaldo, que também colaborou e foi favorável a realização do trabalho experimental.

Outra pessoa que contribuiu no que foi preciso para a realização deste trabalho foi meu irmão e amigo José Alves de Lima, que ao longo deste tempo cedeu hospedagem durante o período em que eu estava em campo, carro ou moto para enfrentar o difícil acesso a área de estudo, além de viabilizar importantes contatos de pessoas que precisei para trabalho de campo.

Não poderia deixar de agradecer aos alunos da UAST que, muito corajosamente se dispuseram em diversos momentos a me auxiliar em campo, principalmente quando era

necessário fazer as medidas de potencial hídrico antes do amanhecer. Dentre eles destaco Louyse, Elenilson, Livia, Heitor, Juliana, Tati, Aninha, Janaína, Fernanda. Me perdoem se esqueci alguém.

Sou grato aqueles que por muitas vezes nos conduziram ao campo, Arnaldo do moto táxi e Clélio, que sempre se dispôs com muito companheirismo e pontualidade.

Também agradeço ao CNPq pelo financiamento do projeto através do Edital Universal, além da FACEPE pela concessão de bolsa de estudo durante parte do doutorado.

À Universidade Federal Rural de Pernambuco e ao Programa de Pós-Graduação em Botânica, pela estrutura física e de pessoal, professores e funcionários, especialmente à secretaria Kênia, que sempre foi atenciosa nos momentos que precisei.

Durante todo este tempo, tive a oportunidade de conhecer mais proximamente vários colegas do PPGB e compartilhar importantes momentos durante as disciplinas, em especial a Valdira, Sarah, Juliana, Patrícia, Edson, entre outros.

Agradeço aos colegas estagiários do LAFIT pelo companheirismo e ajuda quando necessário, especialmente a Diego, Tânia, Amanda e Poliana.

E finalmente, agradeço profundamente aos meus familiares, que sempre estiveram comigo, me fortalecendo e dando energia espiritual positiva para prosseguir a dura jornada da vida. Dentre eles menciono meus irmãos, José Alves e Giselda, minha mãe, Maria, que com muita humildade, força e dignidade me conduziu a uma vida saudável, meu sogro, Carlos, minha sogra, Fátima, minha cunhada, Karla, meu cunhado, Renato, que me apoiaram e acreditaram no meu potencial, e claro, aos meus amores Amanda, Alisson e Michelle, que são as pessoas que mais estiveram perto de mim e me deram o mais precioso conforto pessoal, que nos revigora e ajustamos a cabeça para no dia seguinte iniciarmos uma nova etapa da vida. Todos eles são os alicerces de minha vida e estão ao nosso lado quando mais precisamos nas horas mais difíceis, não medindo esforços para nos ajudar e prosseguir a dura caminhada.

Esta tese representa uma das maiores realizações pessoal e profissional da minha vida, mas sem a ajuda de todas as pessoas mencionadas acima não seria possível esta realização. Por isso sou eternamente grato a todas elas.

RESUMO

O uso de características fenológicas, morfológicas e fisiológicas tem sido cada vez mais comum para a caracterização de comunidades vegetais em tipos funcionais. Para a caatinga, ainda não existem estudos que abordem esta questão. A hipótese deste trabalho é que em plantas decíduas de baixa densidade de madeira (BDM), que armazenam grande quantidade de água, o brotamento e a floração seriam desencadeados pelo aumento do fotoperíodo, que coincide com a ausência de chuva, enquanto em plantas de alta densidade de madeira, que são decíduas (ADM) e sempre-verdes (SV) estes eventos estariam relacionados à disponibilidade de água no solo. Neste sentido, o objetivo deste trabalho foi determinar os tipos funcionais fenológicos de 27 espécies lenhosas de uma área de caatinga no município de Serra Talhada, Pernambuco. O brotamento e a queda foliar, a floração e a frutificação dessas espécies foram registrados de abril de 2007 a outubro de 2009 e relacionados à densidade de madeira, capacidade de armazenamento de água e potencial hídrico antes do amanhecer. Estes eventos fenológicos também foram comparados com plantas que estavam recebendo 500 mm de irrigação no início da estação seca (agosto a outubro de 2008) com aqueles da área controle não-irrigada. Na área controle, as espécies BDM mantiveram um alto potencial hídrico durante as estações e iniciaram a queda foliar no final da estação chuvosa e brotaram e/ ou floresceram no final da estação seca, quando o fotoperíodo aumentou. Por outro lado, o potencial hídrico das espécies ADM variou significativamente ao longo das estações e o brotamento e a floração foram positivamente correlacionados à precipitação. O potencial hídrico das espécies SV variou menos do que o das espécies ADM e elas brotaram durante a estação seca e floresceram no final desta estação. Durante a irrigação, as espécies BDM permaneceram sem folhas e não brotaram ou floresceram, enquanto as espécies ADM mantiveram suas folhas, brotaram e floresceram. Os resultados confirmam a hipótese e demonstra que os três grupos funcionais (espécies sempre-verdes e decíduas de alta e baixa densidade de madeira) têm diferentes padrões fenológicos e fisiológicos, induzidos ou pela disponibilidade de água ou fotoperíodo.

ABSTRACT

In tropical dry forests, functional types have been remarkably useful to describe plant responses to environmental factors, based on morphological, physiological and phenological characteristics. For *caatinga* this issue has not been addressed by any study. Our hypothesis is that in deciduous plants with low wood density (LWD), that store large amounts of water, flushing and flowering will be triggered by increasing photoperiod, which coincides with absence of rain, while in plants with high wood density, both deciduous (HWD) and evergreen (EV) these phenological events will be related to soil water availability. To this end, we determined the phenological functional types of 27 woody species from a *caatinga* area in the municipality of Serra Talhada, Pernambuco. Flushing, leaf fall, flowering and fruiting were determined from April 2007 to October 2009 and related to their wood density, water retention capacity and water potential before dawn. We also compared these phenological events in plants receiving 500 mm of irrigation at the beginning of the dry season (August-October 2008) to those of a non-irrigated control area. In the control area, LWD species maintained a high water potential throughout the seasons and started shedding their leaves at the end of the rainy season and flushed and / or flowered in the dry season, when the photoperiod was increasing. On the other hand, the water potential of HWD species varied greatly along the seasons and flushing and flowering were positively correlated to rainfall. The water potential of EV species varied less than that of HWD ones and they flushed during the dry season and flowered at the end this season. Along irrigation, LWD species remained leafless and did not flush or flower, while HWD species maintained their leaves, flushed and flowered. The results confirm the hypothesis and demonstrate that the three functional groups (evergreens and deciduous high and low wood density species) have distinct physiological and phenological patterns, induced by either water availability or photoperiod.

SUMÁRIO

DEDICATÓRIA	iv
AGRADECIMENTOS	v
RESUMO GERAL	vii
ABSTRACT	viii
LISTA DE TABELAS	xi
LISTA DE FIGURAS	xii
INTRODUÇÃO.....	14
REVISÃO DE LITERATURA.....	17
Tipos funcionais: conceitos.....	17
Escolha de atributos funcionais.....	19
<i>Trade-offs</i>	21
Tipo funcional de planta e mudança climática.....	23
Fenologia e tipos funcionais.....	24
Fenologia na Caatinga.....	27
Características ecofisiológicas de espécies lenhosas da caatinga.....	28
Fotoperíodo e fenologia.....	29
Atributos da folha e características associadas.....	31
Densidade da madeira e características associadas.....	35
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	37
MANUSCRITO I.....	47
Resumo.....	49
Introdução.....	50
Material e métodos.....	52
<i>Área de estudo</i>	52
<i>Densidade de madeira</i>	53
<i>Potencial hídrico</i>	54
<i>Coleta e análise de dados fenológicos</i>	54
Resultados.....	55
<i>Densidade de madeira e água armazenada</i>	55
<i>Potencial hídrico</i>	55
<i>Fenologia</i>	56
Discussão.....	58

<i>Eventos vegetativos</i>	58
<i>Eventos reprodutivos</i>	62
Conclusão.....	63
Agradecimentos.....	63
Referências	63
Lista de Tabelas.....	70
Lista de Figuras.....	71
MANUSCRITO II.....	76
Resumo.....	78
Introdução.....	79
Material e métodos	80
<i>Área de estudo</i>	80
<i>Experimento de irrigação</i>	81
<i>Umidade do solo e umidade e temperatura do ar</i>	82
<i>Densidade da madeira</i>	83
<i>Potencial hídrico</i>	83
<i>Coleta e análise de dados fenológicos</i>	84
Resultados.....	84
<i>Umidade do solo</i>	85
<i>Densidade de madeira e água armazenada</i>	85
<i>Potencial hídrico</i>	85
<i>Eventos vegetativos</i>	85
<i>Eventos reprodutivos</i>	87
Discussão.....	88
<i>Eventos vegetativos</i>	88
<i>Eventos reprodutivos</i>	91
Agradecimentos.....	92
Referências	93
Lista de Tabelas.....	98
Lista de Figuras.....	100
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	104
ANEXOS.....	106
Trees - Structure and Function.....	107
Journal of Experimental Botany.....	111

LISTA DE TABELAS

MANUSCRITO I

Tabela 1: Lista de espécies observadas quanto à fenologia, potencial hídrico e densidade de madeira, com suas respectivas famílias e modo de dispersão (anemo = anemocórica, auto = autocórica, zoo = zoocórica) no município de Serra Talhada, Pernambuco, Brasil. 70

MANUSCRITO II

Tabela 1: Lista de espécies da área irrigada e da área controle com suas respectivas famílias, modos de dispersão (MD) (ane = anemocórica, auto = autocórica, zoo = zoocórica), número de indivíduos na área irrigada (NIi) e na controle (NIc), densidade de madeira (DM) e quantidade de água armazenada na madeira saturada (QAM) do município de Serra Talhada, Pernambuco, Brasil..... 98

LISTA DE FIGURAS

MANUSCRITO I

- Figura 1. Precipitação mensal acumulada e fotoperíodo médio mensal do município de Serra Talhada, Pernambuco, Brasil..... 71
- Figura 2. Densidade média da madeira com os desvios padrões e quantidade de água armazenada na madeira saturada, por espécie, em uma área de caatinga, no município de Serra Talhada, Pernambuco, Brasil. Seta preta aponta para as espécies sempre-verdes. BDM = baixa densidade de madeira; ADM = alta densidade de madeira..... 71
- Figura 3. Em A, potencial hídrico médio das espécies de baixa densidade de madeira (BDM), alta densidade de madeira (ADM) e das espécies sempre-verdes (SV). Em B, desvio padrão médio do potencial hídrico. Serra Talhada, Pernambuco, Brasil..... 72
- Figura 4. Eventos vegetativos das sete espécies de baixa densidade de madeira (BDM) e das 15 espécies de alta densidade de madeira (ADM). Em A e D, intensidade das fenofases, em B e E, proporção das espécies nas fenofases, e em C, proporção de folhas nas copas das plantas. Serra Talhada, Pernambuco, Brasil..... 73
- Figura 5. Número de espécies sempre-verdes em brotamento e queda foliar, em A, e floração e frutificação, em B. Serra Talhada, Pernambuco, Brasil..... 74
- Figura 6. Eventos reprodutivos das sete espécies baixa densidade de madeira (BDM) e das 15 espécies de alta densidade de madeira (ADM). Em A e C, intensidade das fenofases, em B e D, proporção das espécies nas fenofases, e em E e F, número de espécies por modo de dispersão. Serra Talhada, Pernambuco, Brasil..... 75

MANUSCRITO II

Figura 1. Precipitação mensal acumulada e fotoperíodo médio mensal, em A, umidade relativa do ar e temperatura média mensal do ar, em B, e proporção de água armazenada no solo, a uma profundidade de 20 cm, nas áreas irrigada e controle, em C. Município de Serra Talhada, Pernambuco, Brasil..... 100

Figura 2: Potencial hídrico médio do caule das espécies de baixa densidade de madeira (BDM) e das espécies de alta densidade de madeira (ADM) das áreas controle, em A, e irrigada, em B, em uma área caatinga, no município de Serra Talhada, Pernambuco, Brasil. As letras próximas das médias indicam o resultado estatístico (letras diferentes indicam diferença estatística, $p < 0,01$)..... 101

Figura 3. Eventos vegetativos das espécies de baixa densidade de madeira, à esquerda, e das espécies de alta densidade de madeira, à direita, nas áreas controle e irrigada. Os gráficos abaixo, C e F, indicam a proporção de folhas nas copas das plantas. Município de Serra Talhada, Pernambuco, Brasil..... 102

Figura 4. Eventos reprodutivos de espécies de baixa densidade de madeira, à esquerda, e de alta densidade de madeira, à direita, nas áreas controle e irrigada. As barras dos gráficos abaixo indicam a precipitação mensal e a quantidade de água de irrigação, em mm. Município de Serra Talhada, Pernambuco, Brasil..... 103

INTRODUÇÃO

Nas últimas décadas, os estudos ecofisiológicos de árvores de florestas tropicais sazonais têm recebido especial atenção (Borchert 1980; Reich & Borchert 1982; Borchert 1994a; Borchert 1994b; Eamus 1999; Stratton *et al.* 2000; Baker *et al.* 2002; Chapotin *et al.* 2006), dada à importância do entendimento do uso da água pelas plantas nestas florestas (Baker *et al.* 2002). Neste sentido, diversos estudos têm sido realizados para avaliar os mecanismos morfofuncionais das plantas e sua relação com as condições ambientais e tem sido verificado que existe uma relação entre diferentes atributos de plantas, como densidade de madeira, fenologia e caracteres foliares (Holbrook *et al.* 1995).

Espécies que apresentam características morfológicas, fisiológicas e fenológicas semelhantes podem ser agrupadas, tendo em vista que elas podem apresentar funções similares num ecossistema (Gitay & Noble 1997). Alguns autores procuram agrupar as espécies vegetais em tipos funcionais, tendo em vista sua utilidade na avaliação do funcionamento de um ecossistema (Singh & Kushwaha 2005), além de proporcionar maior facilidade de comparação entre diferentes ecossistemas do mundo devido ao grande número de espécies que podem ser consideradas (Díaz *et al.* 1999).

A classificação funcional de plantas permite reunir grupos de espécies que respondem similarmente aos fatores bióticos e abióticos, independente de relações filogenéticas e taxonômicas (Shugart 1997; Woodward & Kelly 1997). Como exemplo, observa-se que os tipos funcionais de plantas têm sido destaque no Programa Internacional da Biosfera - Geosfera, que avalia e prevê as respostas da vegetação a futuras mudanças climáticas (Smith *et al.* 1997).

Os grupos funcionais fenológicos de espécies arbóreas de regiões sazonalmente secas são baseados nas respostas fenológicas das plantas aos fatores ambientais e suas características fisiológicas e estruturais (Holbrook *et al.* 1995), como densidade da madeira, capacidade de armazenamento de água no caule, potencial hídrico, longevidade foliar, época de brotamento e floração (Borchert 1994a; Pavón & Briones 2001; Hacke *et al.* 2001; Borchert *et al.* 2002; Rivera *et al.* 2002; duração do período sem folhas (Kushwaha & Singh 2005; Singh & Kushwaha, 2005) e profundidade do sistema radicular (Holbrook *et al.* 1995).

Dentre as características acima citadas, destacam-se a densidade da madeira e a longevidade foliar. No primeiro caso, tem sido verificada uma relação direta com o armazenamento de água no caule e indiretamente com diversas características fisiológicas e estruturais da planta (Borchert 1994a; Holbrook *et al.* 1995; Chapotin *et al.* 2006). A densidade também está relacionada ao mecanismo para evitar a cavitação (Hacke *et al.* 2001).

No segundo caso, é possível fazer distinções entre folhas de espécies decíduas e sempre-verdes, baseando-se na sua morfologia, anatomia e fisiologia, com todas as suas implicações ecológicas (Holbrook *et al.* 1995; Reich 1995; Eamus 1999). Com base nas características mencionadas, além de variáveis como disponibilidade de água no solo e fotoperíodo, Borchert (1994 c), Borchert *et al.* (2002) e Singh & Kushwaha (2005) definiram diversos tipos funcionais fenológicos em florestas secas.

A influência de variáveis, como disponibilidade de água no solo e fotoperíodo, na indução do brotamento e/ou floração de espécies lenhosas de florestas tropicais secas tem sido testada através de experimentos de irrigação e contribuído para uma melhor determinação dos tipos funcionais fenológicos nestas regiões (Reich & Borchert 1982; Borchert 1994b; Borchert & Rivera 2001; Borchert *et al.* 2002). Estes autores têm encontrado que plantas com baixa densidade de madeira não brotam ou florescem quando são irrigadas durante o período do ano com menor fotoperíodo, sugerindo que o aumento do fotoperíodo é o fator desencadeador das fenofases consideradas. Ao contrário, plantas com alta densidade da madeira são fortemente influenciadas pela disponibilidade de água no solo e, desta forma, brotam e florescem quando são irrigadas em qualquer época do ano. Nestas plantas, a reidratação do caule é rápida, logo nos dois primeiros dias em que há água disponível no solo. Como resultado, o brotamento e a floração ocorrem na primeira semana após a irrigação (Borchert 1994b).

As florestas tropicais secas ocupam maior área que as florestas úmidas, entretanto são muito menos estudadas e apresentam forte ação antrópica (Holbrook *et al.* 1995; Mooney *et al.* 1995). O estresse hídrico nestas florestas tem sido atribuído, principalmente, à sazonalidade de precipitação e à alta temperatura (representando a evaporação), que refletem diretamente nos padrões fenológicos e fisiológicos das plantas (Mooney *et al.* 1995). Devido à variação temporal e espacial na disponibilidade de água nestas florestas, as respostas fisiológicas e fenológicas das plantas são muito complexas e variadas, e não se conhece a diversidade de espécies, sua organização, e resposta ao estresse. Segundo Mooney *et al.* (1995), as florestas tropicais secas ocorrem nos trópicos onde há alguns meses de seca severa ou até mesmo absoluta.

Condições ambientais semelhantes às florestas tropicais secas ocorrem na caatinga (Sampaio 1995), um tipo de vegetação predominantemente arbustiva-arbórea, que apresenta acentuada queda foliar durante a estação seca (Rodal & Sampaio 2002) e grandes variações fisiológicas interespecíficas e sazonais (Nogueira *et al.* 1998b; Trovão *et al.* 2007). Nesta região, os poucos trabalhos de fenologia existentes (Pereira *et al.* 1989; Machado *et al.* 1997; Griz & Machado 2001) apontam a precipitação como o principal fator que regula o

comportamento fenológico da maioria das espécies lenhosas. Entretanto, a literatura relata a existência de espécies com comportamento fenológico que parece não responder diretamente à precipitação (Barbosa *et al.* 1989; Amorim *et al.* 2009).

Barbosa *et al.* (1989), por exemplo, mencionaram dois principais comportamentos fenológicos de espécies lenhosas numa área de caatinga: no primeiro, destacam-se espécies sempre-verdes, que mudam de folhas do início para o final da estação seca e têm floração na estação chuvosa; e no segundo, as espécies decíduas, divididas em dois grupos: a) as que perdem folhas, brotam e florescem de imediato, no final da estação seca, e b) as que perdem folhas na estação seca, brotam no início da estação chuvosa e florescem no período de maior intensidade de chuva. Estas informações levam a crer que, além da precipitação, outros fatores, ainda não identificados, podem ajudar a explicar os diferentes comportamentos fenológicos destas espécies.

De acordo com o que foi exposto acima, entende-se que as espécies de caatinga devem apresentar diferentes mecanismos morfológicos e fisiológicos que são refletidos no comportamento fenológico das espécies. Assim, é provável que as espécies lenhosas de caatinga possam ser agrupadas em diferentes tipos funcionais. Desta forma, o objetivo deste trabalho foi determinar os tipos funcionais fenológicos de espécies lenhosas de uma área de caatinga.

REVISÃO DE LITERATURA

Tipos funcionais: conceitos

A importância das características morfológicas e fisiológicas que possibilitam as plantas persistir, competir e regenerar sob diferentes limitações ambientais, são conhecidas desde a época de Aristóteles e Theophrastus (Díaz Barradas *et al.* 1999). Uma das primeiras classificações funcionais de plantas foi realizada por Theophrastus, por volta de 300 a.C., onde o autor utilizou a hábito da planta e a presença de lenho (Weiher *et al.* 1999). Atualmente, existem classificações mais detalhadas, como por exemplo, as de Box (1996), Lavorel *et al.* (1997), Diaz & Cabido (1997), Reich *et al.* (1997), Westoby (1998). Entretanto, somente na década de 60 surge o conceito moderno de tipos funcionais.

O termo “tipo funcional” surgiu a partir do conceito de guilda (Gitay & Noble 1997). Root (1967) *apud* Smith *et al.* (1997), definiu o termo guilda como “grupo de espécies que exploram a mesma classe de recursos ambientais de uma forma semelhante”. Outros termos ainda foram introduzidos como uma extensão ao conceito de guilda, causando confusão no entendimento e comparação entre trabalhos (Gitay & Noble 1997). Algumas vezes estes termos tinham o sentido de guilda, *sensu* Root (1967), e em outros casos se referiam a grupos de espécies que respondiam de forma similar à perturbações ambientais (Gitay & Noble 1997). McIntyre *et al.* (1999) destacam a falta de consenso na definição do termo Tipo Funcional de Planta (TFP). Para maiores comentários sobre os termos utilizados em TFP veja Semenova & van der Maarel (2000).

O uso de TFP para a classificação de plantas tem aumentado bastante nos últimos anos (Woodward & Cramer 1996; Semenova & van der Maarel 2000). Entretanto, há uma necessidade de padronização do uso dos termos, bem como no método de coleta das informações (Weiher *et al.* 1999; Semenova & van der Maarel, 2000). Em muitas situações, diferentes termos são usados com o mesmo sentido (Semenova & van der Maarel 2000). Weiher *et al.* (1999), propõe uma lista de características que podem ser observadas para a determinação de TFP, bem como, uma metodologia padronizada na coleta de informações. Vale ressaltar que quando se estuda TFP o desejável é um conjunto de características que sejam facilmente medidas e de baixo custo para coletar, entretanto, de grande importância para a determinação de tais TFPs (Weiher *et al.* 1999; McIntyre *et al.* 1999; Cornelissen *et al.* 2003).

Segundo Gitay & Noble (1997), tipos funcionais de planta são definidos como grupamentos não filogenéticos de espécies que apresentam similar função no ecossistema

baseando-se num conjunto comum de atributos biológicos. Eles podem ser definidos em relação a contribuição da espécie nos processos do ecossistema, como ciclagem de água e carbono, ou a resposta de espécies a mudanças nas variáveis ambientais, como variável climática ou distúrbio (Jackson *et al.* 1997). Shugart (1997) simplifica mais o conceito e define tipo funcional de planta como um conjunto de características e funções das plantas que responde similarmente aos múltiplos fatores ambientais.

Diante de várias definições de TFPs, Semenova & van der Maarel (2000) destacam as classificações onde as características (atributos) são agrupadas de acordo com seu presumível papel na adaptação das plantas em certas situações ambientais, portanto, dando ênfase a relação entre características e limitações ambientais.

Pillar & Sosinski (2003) definem TFP como um grupo de plantas que, independente da filogenia, são similares em um dado conjunto de atributos e similares em sua associação com certas variáveis. Estas variáveis podem ser fatores pelos quais as plantas respondem, como por exemplo, condições de solo, regime de distúrbio ou efeitos das plantas no ecossistema, como produção de biomassa e acumulação de serrapilheira.

Na atualidade há crescente reconhecimento que a classificação funcional de espécies de plantas terrestres na base de tipos funcionais, mais do que na taxonomia, é um caminho promissor para abordar questões ecológicas na escala de ecossistema, paisagem e bioma (Cornelissen *et al.* 2003). Este tipo de classificação considera não somente as espécies da comunidade, mas a diversidade de características funcionais que elas apresentam (Díaz & Cabido 1997; Weiher *et al.* 1999).

A identificação dos tipos funcionais de plantas em diferentes ecossistemas do mundo pode ser útil em diversos aspectos, como por exemplo, na caracterização de uma comunidade vegetal em termos de sua estrutura e funcionamento (Semenova & van der Maarel 2000) e na avaliação de ambientes com diferentes níveis de distúrbio. Além disso, deve-se destacar o uso desses tipos funcionais na previsão da influência das mudanças climáticas globais na estrutura da vegetação (Díaz *et al.* 1998; Jackson *et al.* 1997; Borchert 1998; Díaz *et al.* 1999; Cornelissen *et al.* 2003). Como exemplo, pode-se citar o estudo de Borchert (1998) que avaliou a substituição de florestas sempre-verdes por semidecíduas, devido à escassez das reservas de água no solo resultante da irregularidade das chuvas.

Dentre as principais razões para se utilizar TFP, Díaz *et al.* (1999) destacaram duas: a primeira se refere às características de plantas dominantes no ambiente que influenciam fortemente o funcionamento do ecossistema, e a segunda está relacionada à facilidade de comparação entre floras distintas. A existência de TFP é particularmente fundamentada no fato de que diferentes regiões do mundo com clima similar tendem a apresentar estrutura

similar da vegetação (Pillar 2000). Assim, na perspectiva de que diferentes TFPs devem exercer diferentes papéis em termos de processos de matéria e energia no ecossistema (Díaz Barradas *et al.* 1999), a identificação e estimativa de sua abundância relativa é de grande importância para se entender o funcionamento do ecossistema (Gitay & Noble 1997).

O uso de grupos funcionais podem ser úteis para entender as respostas da vegetação a variabilidade histórica ambiental e prever respostas da vegetação a mudanças ambientais sem a necessidade de conhecer informações detalhadas de cada espécie (Reich *et al.* 2003), portanto, facilitando a comparação da influência das mudanças climáticas globais nos diversos tipos de vegetação do mundo (Westoby 1998).

Tendo em vista a grande diversidade vegetal existente no mundo, torna-se inviável o estudo do funcionamento dos ecossistemas no nível de espécie. Portanto, os TFPs são importantes para sumarizar a grande complexidade de espécies e populações em relativamente um pequeno número de padrões gerais (Smith *et al.* 1997). Pillar (2000) argumenta que as espécies são limitadas geograficamente e o estudo da comunidade baseando-se na composição de espécies pode não detectar processos relevantes que ocorrem em outras escalas.

O entendimento dos processos e estratégias de plantas pode ser avaliado a partir do conhecimento da variação dos atributos de plantas diante de determinadas limitações ambientais, como por exemplo, diferentes regimes de suprimentos de nutrientes envolvem o entendimento de como os atributos da planta afetam a aquisição, alocação, e perda de nutrientes limitantes (Reich *et al.* 2003). Neste sentido, os principais atributos de variação ecológica entre as plantas incluem características foliares (massa foliar por área, longevidade foliar, tamanho foliar), características do caule (densidade da madeira, relação entre tamanho de folha / tamanho de ramo), características da semente (massa e produção de semente) e características morfológicas (altura da planta) (Westoby *et al.* 2000).

Escolha de atributos funcionais

Antes de mencionar os critérios estabelecidos para se coletar informações dos tipos funcionais é importante estabelecer uma definição para caractere (*trait*) e atributos. Recentemente Violle *et al.* (2007) definiram “trait” como sendo alguma característica morfológica, fisiológica ou fenológica mensurável no nível de indivíduo, de célula ao nível de organismo, sem referência ao ambiente ou outro nível de organização. Para atributos, aqueles autores definem com sendo o valor medido ou modalidade de uma característica em um ponto do gradiente ambiental ou temporal. Adicionalmente, Reich *et al.* (2003) definiram caractere como sendo qualquer característica que tem, potencialmente, significativa influência no

estabelecimento da planta, sobrevivência e sucesso reprodutivo. Estas características geralmente estão relacionados a habilidade de a planta adquirir, usar e conservar algum recurso, havendo um consenso sobre a formação de uma lista básica de características para sua classificação funcional (Weiher *et al.* 1999; Cornelissen *et al.* 2003).

O conjunto de atributos para a determinação dos tipos funcionais é freqüentemente escolhido *a priori*. Em geral, trata-se de atributos morfológicos, fenológicos e funcionais (Semenova & van der Maarel 2000) ou de alguma fase da história de vida da população envolvida, como por exemplo, características de dispersão, estabelecimento e persistência (Weiher *et al.* 1999).

As características, segundo Weiher *et al.* (1999), podem ser escolhidas de duas formas: a) partindo de um método mecanicista, onde se destacam os desafios ambientais e as soluções encontradas pelas plantas, uma vez que elas necessitam de se dispersar para outras áreas, se estabelecer e uma vez estabelecida precisam de persistir no ambiente; b) ou partindo da teoria de estratégia de planta (Westoby 1998), baseando-se na grande quantidade de correlações entre caracteres de plantas, como por exemplo, a área foliar específica que se correlaciona com crescimento da planta, taxa fotossintética, longevidade foliar, entre outras. A existência destas correlações é de grande importância, uma vez que uma característica de fácil medição, como área foliar específica, pode substituir outra difícil ou dispendiosa, como taxa fotossintética (Weiher *et al.* 1999).

Outra forma de escolher as características e otimizar seu uso é destacada por Pillar (2000), Pillar & Sosinski (2003) e Pillar *et al.* (2009). Os autores sugerem que sejam escolhidas características *a priori* e, em seguida, um subconjunto destas características seja selecionado, ou seja, *a posteriori*, objetivando um subconjunto de características mais relevantes na determinação de um TFP ótimo com menor redundância. Primeiramente, é necessário um conhecimento prévio das características de interesse, que serão usadas para descrição das populações de plantas e comunidades. Depois de selecionadas, um subconjunto de características é analisado e determinado utilizando-se um programa computacional para maximizar a congruência entre variação vegetacional e ambiental. Neste método, é possível determinar os padrões de divergência entre as características analisadas, ou seja, o padrão de variação de atributos de plantas que co-ocorrem, e de convergência, ou seja, variação dos atributos em função de variáveis ambientais. Aqueles autores argumentam que o TFP ótimo revela padrões vegetacionais com uma grande relevância ecológica, visto que através deste método é possível determinar as principais características que modulam um determinado padrão.

Diante de grande diversidade de estudos sobre tipos funcionais, alguns autores têm se preocupado com a padronização das medidas das características analisadas (Weiher *et al.* 1999; Cornelissen *et al.* 2003). Weiher *et al.* (1999) além de destacarem características básicas para se determinar os tipos funcionais de plantas, também sugerem metodologias adequadas e padronizadas para coletar as informações sobre os TFPs. Recentemente, Cornelissen *et al.* (2003) reúnem um conjunto de 28 características de plantas, a partir de amplo consenso entre pesquisadores do mundo inteiro que estudam os TFPs e contextualizam ecologicamente cada TFP.

Trade-offs

Entende-se por *trade-off* a correlação negativa entre atributos que uma planta não pode otimizar simultaneamente (Westoby 1998). Assim plantas podem investir mais em um determinado atributo em detrimento de outro. Segundo Reich *et al.* (1997), a variação nos atributos funcionais é definida por evolução convergente e biofísica e atributos correlacionados para interceptação (ex.: área foliar específica), captura (ex.: capacidade fotossintética máxima), uso (taxa de respiração noturna), e *turnover* (ex: longevidade do tecido) de recurso forma um espectro fundamental de variação de atributos.

Um bom exemplo de correlação de atributos é tratado por Westoby (1998), onde o autor dá destaque à teoria de estratégia de planta, esquema “LHS”, que significa folha – altura – semente. Neste esquema, “L” se refere a área foliar específica, “H” altura da planta na maturidade, e “S” massa da semente. Estas três características são correlacionadas com várias outras e controlam diferentes estratégias ecológicas nas plantas. Elas são fundamentais, porque uma espécie não pode simultaneamente desenvolver uma grande área foliar específica e também construir folhas fortemente reforçadas e longevas, não pode suportar uma copa alta sem investir num caule elevado, não é possível produzir sementes grandes e com muita reserva sem limitar o número delas por esforço reprodutivo. As maiores vantagens do esquema “LHS” é a possibilidade de realizar análises de um grande número de informações, incluindo dados ecofisiológicos e dinâmica de vegetação, visto que há uma grande quantidade de informações ecofisiológicas e experimentos de campo no nível de espécie, entretanto, estas informações ainda não foram satisfatoriamente interpretadas em larga escala (Westoby 1998).

Dentro de cada grupo funcional há um amplo espectro de variação de atributos contínuos (Reich *et al.* 2003) e a coordenação e ligação entre eles (Reich *et al.* 1997) são evidentes tanto em táxons próximos quanto em táxons distantes (Reich *et al.* 2003). Ishida *et al.* (2008), por exemplo, verificou que a densidade da madeira e o potencial hídrico são

associados à economia do carbono foliar, massa foliar por unidade de área, longevidade foliar e a capacidade fotossintética. Desta forma, a variação dos atributos envolve correlações entre eles, devido aos inevitáveis *trade-offs*, e esta variação deve ser analisada considerando a planta como um todo (Reich *et al.* 1992), uma vez que o conjunto de atributos de táxons pode ser considerado como “estratégia de planta” (Reich *et al.* 2003).

Recentemente, Markesteijn & Poorter (2009) têm destacado três estratégias de plantas em resposta à seca: na primeira estão as espécies sempre-verdes tolerantes a seca, que tem alto investimento em biomassa na produção de órgãos longevos, minimizam a cavitação e transpiração para persistir em condições secas; na segunda destacam-se as espécies que evitam a seca, maximizam a captura de recurso durante a curta estação de crescimento e então evitam o estresse perdendo suas folhas durante a estação seca; e na terceira estão as espécies intolerantes a seca, que maximizam captura de recursos acima e abaixo do solo para aumentar a competitividade pela luz, porém não suportam habitats secos.

Em ambientes sazonalmente secos as plantas podem desenvolver estratégias voltadas para aumentar a eficiência do uso da água e do N (Reich *et al.* 2003). Estes autores explicam que o aparente benefício da estratégia é que espécies decíduas de áreas secas podem reduzir a perda de água e aumentar o teor de nitrogênio foliar em função da curta estação chuvosa. Entretanto, o custo para manter muito N foliar é refletido na alta taxa de respiração noturna e, presumivelmente, no investimento adicional para adquirir N e, também, aumento no risco de herbivoria (Reich *et al.* 2003).

Um importante *trade-off* foi observado por Markesteijn & Poorter (2009) em plântulas de florestas tropicais secas, onde os autores destacaram que há maior alocação de biomassa no sistema radicular, fazendo as raízes mais profundas para alcançar a água do subsolo, quando comparada com a parte aérea. Neste caso, as plantas minimizam o risco da cavitação desenvolvendo caules mais densos, e reduz a transpiração produzindo menos tecido foliar.

Percebe-se que dentro de cada grupo de plantas, como mencionado acima, existe um conjunto de atributos inter-relacionados que proporcionam o desenvolvimento na planta. A correlação destes atributos tem levado os ecologistas a analisarem as limitações físicas, fisiológicas e do desenvolvimento da planta sobre estes atributos e como um certo conjunto de atributos se correlacionam em função da adaptação, favorecendo combinações particulares de atributos sobre outros (Reich *et al.* 1992; Wright *et al.* 2007). Entender essas estratégias permite conhecer os *trade-offs* sobre a história de vida que operam dentro e entre ambientes, e, também em fenômenos tais como diferenciação de nicho, coexistência de espécies e mudanças dos atributos ao longo de gradientes geográficos (Wright *et al.* 2007). Segundo Reich *et al.* (2003), a variação das características funcionais resulta de forças evolucionárias e

ambientais que operam em uma variedade de diferentes escalas e representa um desafio para diferenciá-las.

Tipo funcional de planta e mudança climática

Uma das maiores preocupações atuais dos ecologistas está relacionada ao efeito das mudanças climáticas na vegetação (Lavorel *et al.* 1997; Smith *et al.* 1997; Schwartz 1999; Visser & Both 2005). Em conseqüência, um grande número de estudos tem sido desenvolvido para se avaliar tal efeito na vegetação (Díaz *et al.* 1998; Lavorel *et al.* 1997). Dentre estes, a identificação dos TFPs tem recebido especial destaque (Smith *et al.* 1997), uma vez que eles indicam às respostas da vegetação a mudanças de fatores ambientais (Díaz *et al.* 1998). Neste sentido, alguns estudos têm avaliado a variação dos atributos de plantas ao longo de gradientes ambientais (Díaz *et al.* 1998) ou através de experimentos (Lavorel *et al.* 1997) ou em longo prazo (Schwartz 1999).

Segundo Díaz *et al.* (1998) e Díaz *et al.* (1999) o conjunto de atributos de plantas, ou tipos funcionais, em uma determinada região está sujeita, primeiramente, a uma seleção através de filtros ambientais, e em seguida, outros fatores podem atuar como filtros, como distúrbios ambientais e interações bióticas (Smith *et al.* 1997). Entretanto, Díaz *et al.* (1998), argumentam que apesar de existir outros fatores atuando como filtro, existe uma hierarquia destes filtros. Esses autores explicam que somente aqueles atributos que são viáveis sob determinadas condições climáticas tem a oportunidade de serem filtrados (ou não) por interações bióticas.

Lavorel *et al.* (1997) destacaram o estudo dos tipos funcionais na construção de modelos que simulem mudanças de tipos de vegetação e mudanças climáticas, e diferentes usos da terra, podendo ser usados inclusive em casos onde há escassez de informações. Neste sentido, Bunker *et al.* (2005), elaboraram diversos cenários sobre a perda de espécies e o armazenamento de carbono acima do solo em florestas tropicais sob a influência de mudanças climáticas. Aqueles autores, a partir de informações de densidade de madeira, verificaram que o futuro estoque de carbono em florestas tropicais será influenciado fortemente pela composição de espécies, tendo em vista que, espécies com alta densidade de madeira estocam muito mais carbono do que aquelas com baixa densidade de madeira.

Os tipos funcionais fenológicos têm recebido especial atenção nos últimos anos, tendo em vista a sua importância para avaliar as mudanças climáticas (Box 1996; Condit *et al.* 1996; Smith *et al.* 1997; Singh & Kushwaha 2005; Visser & Both 2005; Sherry *et al.* 2007) ou ecossistemas perturbados (Noble & Gitay 1996; Lavorel *et al.* 1997), uma vez que a fenologia

de plantas é sensível a fatores ambientais, tais como temperatura, sazonalidade de chuva e umidade (Rathcke & Lacey 1985). Segundo Visser & Both (2005) as mudanças climáticas têm afetado a fenologia de muitas espécies, porém ainda é difícil interpretar essas mudanças e explicar a variação entre espécies e até mesmo entre populações de uma mesma espécie. Segundo Singh & Kushwaha (2005), o efeito direto da mudança climática na fenologia pode ser menos sério do que o conseqüente efeito para os polinizadores e dispersores de sementes.

Fenologia e tipos funcionais

Por definição, a palavra fenologia deriva do Grego (*phaino*) e significa mostrar, aparecer. Portanto, a fenologia é definida como o estudo da época sazonal dos eventos do ciclo de vida. Para as plantas, a época sazonal de tais eventos pode ser crítica para a sobrevivência e reprodução (Rathcke & Lacey 1985).

Fatores abióticos são, frequentemente, correlacionados com a época de ocorrência das fenofases, em especial a precipitação, temperatura e fotoperíodo, além de possíveis agentes bióticos, como os polinizadores (Rathcke & Lacey 1985). Em florestas tropicais secas, a época de produção de folhas, flores e frutos de espécies arbóreas tem sido correlacionada com a sazonalidade da chuva (Opler *et al.* 1976; Bullock & Solís-Magallanes 1990; Bach 2002; McLaren & McDonald 2005), ou devido a disponibilidade de água no solo para a planta ou armazenada na própria planta, resultando em diferentes mecanismos fisiológicos relacionados à ocorrência das fenofases (Borchert *et al.* 1994 a; Borchert 1999; Jolly *et al.* 2004; Otieno *et al.* 2005; Elliott *et al.* 2006).

Estas diferentes formas de obtenção e uso da água refletem diretamente na diversidade de padrões fenológicos encontrados nas florestas tropicais secas (Holbrook *et al.*, 1995). A floração e o brotamento no final da estação seca, por exemplo, têm sido comumente registrada nestas florestas (Daubenmire 1972; Frankie *et al.* 1974; Opler *et al.* 1980; Rathcke & Lacey 1985; Bullock & Solís-Magallanes 1990; Justiniano & Fredericksen 2000; Bach 2002; McLaren & McDonald 2005). Entretanto, para haver o brotamento e a floração é necessária a expansão celular, que por sua vez é inibida devido ao estresse hídrico (Holbrook *et al.* 1995).

Tendo em vista a grande diversidade fenológica (Rathcke & Lacey 1985) e a relação da ocorrência das fenofases com diversos fatores abióticos e bióticos, nas últimas décadas, vários trabalhos têm destacado a importância da avaliação de características ecofisiológicas para explicar o comportamento fenológico das plantas, principalmente, em florestas tropicais secas, onde a disponibilidade de água é o principal fator limitante (Daubenmire 1972;

Borchert 1980; Reich & Borchert 1982; Reich & Borchert 1984; Borchert *et al.* 2004; Elliott *et al.* 2006).

O estresse hídrico varia amplamente entre árvores de florestas tropicais secas durante a estação seca, porque o efeito prolongado desta estação pode ser minimizado em muitas árvores que conseguem alcançar reservas de água do subsolo ou a água que fica armazenada no caule (Borchert 1994a; Chapotin *et al.* 2006; Elliott *et al.* 2006), refletindo diretamente na fenologia das plantas (Borchert 1994a; Chapotin *et al.* 2006; Elliott *et al.* 2006).

Dentre os primeiros trabalhos que abordaram aspectos ecofisiológicos e fenologia destacam-se os de Daubenmire (1972), Borchert (1980), Reich & Borchert (1982) e Reich & Borchert (1984). Esses autores verificaram que a fenologia de árvores de florestas tropicais secas ocorre em resposta à variação do *status* hídrico da planta. Como exemplo, citam o grupo de plantas as quais florescem após perderem suas folhas durante a estação seca. A explicação para este fenômeno é que à medida que as folhas vão se tornando mais velhas diminuem seu controle estomático e perdem mais água para a atmosfera do que a absorção pelas raízes. Quando a planta perde totalmente suas folhas reduz a perda de água para a atmosfera e a absorção de água pelas raízes torna-se positiva. Desta forma, a planta se reidrata e floresce durante a estação seca.

Segundo Holbrook *et al.* (1995), as respostas das plantas a mudanças na disponibilidade de água podem ser avaliadas a partir da análise de três principais conjuntos de características: estrutura (que envolve propriedades hidráulicas do caule, características foliares e radiculares), fisiologia (que abrange os padrões de uso da água e trocas gasosas) e fenologia (que considera o padrão sazonal da atividade do meristema). Assim, além dos fatores abióticos (precipitação, temperatura, umidade do solo, fotoperíodo) atributos das plantas, como estrutura e longevidade foliar, potencial hídrico e densidade de madeira, são avaliadas no que se refere ao uso da água e sua consequente influência no comportamento fenológico.

Árvores de florestas tropicais secas apresentam uma estreita relação entre densidade de madeira, potencial hídrico e fenologia (Borchert 1994a). Plantas com alta densidade de madeira e baixa capacidade de armazenamento de água dessecam fortemente durante a estação seca baixando o potencial hídrico para valores muito baixo (< - 4 Mpa) e permanecem inativas durante a estação seca. Entretanto, uma única forte chuva de 40-50 mm pode causar a floração nestas árvores (Opler *et al.* 1976; Reich & Borchert 1982). A dependência das espécies de alta densidade madeira por disponibilidade de água no solo é comprovada quando se observa que em áreas úmidas essas espécies mantêm o potencial hídrico do caule mais

elevado e permanecem por um maior período de tempo com folhas, quando comparado com estas mesmas espécies em ambientes mais secos (Reich & Borchert 1982; 1984).

O experimento de irrigação realizado por Borchert (1994 c) em floresta tropical seca revelou que árvores de alta densidade de madeira floresceram de 2-3 dias após a irrigação e o brotamento ocorreu de 5-7 dias após a irrigação, alcançando completa expansão foliar 3 semanas após. O rápido desenvolvimento destas fenofases foi simultâneo ao aumento do potencial hídrico do caule, resultante da reidratação da planta. Esta rapidez na reidratação da planta indica que em pouco tempo todos os processos, envolvendo o estabelecimento da pressão radicular, foram ativados; muitos vasos foram recarregados e a água foi dirigida a uma altura de mais de 15 metros para ramos sem folhas. Além disso, foi registrado que a abertura das flores coincidiu com uma diminuição da umidade do caule, como mostrado por Reich & Borchert (1982). Tal comportamento sugere que a água armazenada nos tecidos do caule é absorvida para repor a água utilizada na expansão das flores (Borchert 1994c).

Baseando-se em aspectos ecofisiológicos e fenológicos de árvores de florestas tropicais secas Borchert (1994 a) agrupou diferentes espécies de plantas em cinco tipos funcionais fenológicos, como segue: *D_{hard}* (árvores decíduas de alta densidade de madeira que dessecam fortemente e permanece sem folhas no final da estação seca); *D_{light}* (árvores decíduas com baixa densidade de madeira e alta capacidade de armazenamento de água e brotamento ocorrendo do final da estação seca para o início da estação chuvosa); *D_{soft}* (árvores decíduas com a densidade de madeira intermediária que reidratam e florescem após a perda de folhas durante a estação seca); *EV_{soft}* (árvores sempre-verdes com a densidade de madeira intermediária e com folhas coriáceas e longevas, que são substituídas durante a estação seca e florescem também nesta estação, devido a reidratação da planta); *EV_{light}* (árvores sempre-verdes que armazenam água e mantém o potencial hídrico alto durante a estação seca e florescem e brotam folhas durante a estação seca). Borchert (1998) comentou que em florestas secas, o grau de dessecação e mudanças subsequentes no *status* hídrico e desenvolvimento da árvore durante a estação seca variam amplamente com a disponibilidade de água na área e tipo funcional de planta.

A partir dos tipos funcionais fenológicos citados acima, Borchert *et al.* (2002) aperfeiçoou e propôs novos grupos funcionais baseando-se em variações climáticas “anormais” (El-niño) e através de experimentos de irrigação para testar o comportamento fenológico e a influência do fotoperíodo. Assim, os autores definiram quatro tipos funcionais e verificaram que o menor fotoperíodo não induziu o brotamento no grupo de plantas com baixa densidade de madeira, mesmo estas sendo irrigadas, ao contrário daquelas com alta densidade de madeira, que produziram folhas após a irrigação ou devido às chuvas. Os

autores concluíram que a variação no potencial hídrico induziu diversos comportamentos fenológicos dos diferentes TFPs, entretanto, foi similar dentro de cada TFP.

Recentemente uma classificação funcional de plantas baseada na fenologia foliar, além das características estruturais e longevidade foliar, foi elaborada por Singh & Kushwaha (2005) e Kushwaha & Singh (2005). Os autores argumentaram que a fenologia foliar reflete a taxa de uso e a conservação do recurso (água). Desta forma, a queda foliar, a duração do período sem folhas e o brotamento indicam a forma como a água está sendo usado pelas plantas. Baseando-se nisto, os referidos autores elaboraram quatro tipos funcionais fenológicos, como segue: *Leaf exchanging* (plantas que trocam de folhas), *<2-mo-deciduous* (plantas decíduas que ficam sem folhas por menos de dois meses), *2-4-mo-deciduous* (plantas decíduas que ficam sem folhas entre dois e quatro meses), *>4-mo-deciduous* (plantas decíduas que ficam sem folhas por mais de quatro meses). Os autores explicaram que plantas com um maior período sem folhas permanecem com baixa atividade metabólica quando estão sem folhas e a exploração do recurso é rápida, refletindo uma adaptação a curta estação de crescimento; ao contrário, plantas que trocam de folhas (*leaf exchanging*) têm raízes profundas e exploram o recurso a uma baixa taxa. O uso das características foliares para identificar tipos funcionais é também referido nos trabalhos de Holbrook *et al.* (1995), Reich (1995) e Reich *et al.* (1997).

Fenologia na Caatinga

Apesar do esforço para entender como funcionam as espécies lenhosas em formações vegetais com marcada sazonalidade climática, ainda pouco se conhece (Holbrook *et al.* 1995). De acordo com Miles *et al.* (2006), resta cerca de um milhão de km² de florestas tropicais secas no mundo, sendo que mais da metade localizados na América do Sul. São florestas que, segundo Mooney *et al.* (1995), apresentam uma estação seca severa. Para estes autores, o estresse hídrico nestas florestas tem sido atribuído, principalmente, à sazonalidade de precipitação e à alta temperatura (representando a evaporação), que refletem diretamente nos padrões fenológicos e fisiológicos destas florestas. Neste contexto insere-se a caatinga, um tipo de vegetação predominantemente arbustiva-arbórea, que apresenta acentuada queda foliar durante a estação seca, situada no nordeste do Brasil, onde ocupa uma área de 6-9 x 10 Km², aproximadamente (Sampaio 1995; Rodal & Sampaio 2002). Esta região é marcada por forte sazonalidade de chuvas (precipitação média anual variando de 300 a 1000 mm) concentrada num curto período do ano (3-5 meses) e bastante irregular. Aliado a esta situação, ocorre

altas temperaturas anuais, o que favorece uma elevada evapotranspiração, com valores por volta de 1500 a 2000 mm anuais (Sampaio 1995).

Nesta região, os trabalhos de fenologia existentes (Barbosa *et al.* 1989; Pereira *et al.* 1989; Machado *et al.* 1997; Griz & Machado 2001; Amorim *et al.* 2009) evidenciam que não somente a chuva exerce efeito na fenologia. Amorim *et al.* (2009), por exemplo, observaram em uma área de caatinga que o padrão de brotamento entre as espécies variou em virtude de chuvas esporádicas que ocorreram no período seco, afirmando que algumas espécies brotaram logo após essas chuvas, entretanto, outras espécies não responderam a tal estímulo. Com relação aos eventos reprodutivos aqueles autores comentaram que a floração e frutificação apresentam padrões complexos e sugerem que outros fatores, além da precipitação, exerçam alguma influência nas plantas, recomendando mais estudos para investigar essas relações, inclusive experimentais. Santos *et al.* (2005) e Pereira *et al.* (1989) também encontraram padrões de floração e frutificação não diretamente relacionados a precipitação em espécies da caatinga.

Recentemente, o estudo de fenologia e densidade da madeira realizado por Lima (2010) em uma área de caatinga, no sertão de Pernambuco, revelou que todas as espécies que apresentavam baixa densidade de madeira (e alta capacidade de armazenamento de água no caule) iniciavam o brotamento e/ ou floração no final da estação seca, enquanto que as de alta densidade de madeira somente desenvolviam aquelas fenofases quando tinham água disponível no solo, ou seja, quando chovia.

Na caatinga há uma predominância de espécies decíduas, embora também ocorram espécies sempre-verdes (Machado *et al.* 1997; Lima 2010) e espécies que iniciam o brotamento no final da estação seca (Barbosa *et al.* 1989; Barbosa *et al.* 2003; Lima 2010). O fato de espécies sempre-verdes ocorrerem juntamente com espécies decíduas mostra que a condição de seca não seria um fator limitante para aquelas espécies. Desta forma, supõe-se que deve existir algum mecanismo, com relação ao uso da água, que favoreça a condição sempre-verde e/ ou o desencadeamento das fenofases durante a estação seca. Esta situação reflete que essas plantas devem apresentar diferentes características morfológicas e fisiológicas para suportar o período de seca.

Características ecofisiológicas de espécies lenhosas da caatinga

Na região semi-árida brasileira, a vegetação está condicionada ao déficit hídrico relacionado à seca, em decorrência da irregularidade das chuvas. Sabe-se que não é apenas a precipitação que provoca o déficit hídrico mas, também, a associação a outros fatores

característicos da região, como altas temperaturas associadas a alta intensidade luminosa, que provocam uma demanda evaporativa alta e conseqüente dessecação do solo (Trovão *et al.* 2007).

As plantas da caatinga apresentam diversas adaptações fisiológicas às condições estressantes, sendo o estudo desses parâmetros de vital importância para o entendimento dos ecossistemas do semi-árido. O conhecimento desses parâmetros fisiológicos possibilita o entendimento de como as espécies vegetais conseguem se estabelecer neste ambiente, exteriorizando fenótipos condicionados pelo seu patrimônio genético, permitindo-lhes a permanência e, portanto, a sua evolução nos diversos ambientes, muitas vezes considerados inóspitos e inviáveis à sobrevivência (Trovão *et al.* 2007).

Estudos ecofisiológicos de espécies lenhosas da caatinga são limitados (Silva *et al.* 2004; Trovão *et al.* 2007) e muitos deles são realizados em casa de vegetação (Nogueira *et al.* 1998 a; Nogueira & Silva 2002). Dentre os parâmetros avaliados nestes estudos, o potencial hídrico se revela com grande importância, tendo em vista que reflete o estado fisiológico dos vegetais, sua estabilidade ou eficiência no uso da água (Trovão *et al.* 2007), desta forma, possibilitando explicar os padrões fenológicos (Borchert 1994a) e até mesmo o desenvolvimento das plantas (Silva & Nogueira 2003).

A avaliação do potencial hídrico mostra que as espécies de caatinga apresentam diferentes valores, mesmo ocorrendo numa mesma área (Nogueira *et al.* 1998 b; Trovão *et al.* 2007). Tal comportamento sugere que ou a planta tem acesso a água do subsolo ou ela possui mecanismo de armazenamento de água, como tem sido verificado em algumas espécies da caatinga (Barbosa 1991; Barbosa *et al.* 2003). O armazenamento de água nos tecidos da planta pode permitir o brotamento e floração durante o período seco (Barbosa *et al.* 2003). Este armazenamento, que pode ser de água e amido (Barbosa 1991), pode ocorrer tanto no caule quanto na raiz ou até mesmo em órgãos especializados como os tubérculos (Barbosa 1991). Nogueira *et al.* (1998 a) verificaram que o potencial hídrico foliar de *Spondias tuberosa* apresentou valores altos em período de deficiência hídrica, indicando que as plantas desta espécie estavam bem hidratadas. Talvez este seja um mecanismo para permitir o brotamento e floração nesta espécie durante a estação seca (Machado *et al.* 1997; Nadia *et al.* 2007).

Fotoperíodo e fenologia

Para a determinação dos tipos funcionais fenológicos é necessário também entender a influência do fotoperíodo no desencadeamento das fenofases (Leopold 1951; Wright & van

Schaik 1994; Borchert & Rivera 2001; Borchert *et al.* 2002; Rivera *et al.* 2002), tendo em vista que há grupos de plantas que respondem similarmente a variações anuais do fotoperíodo (Borchert *et al.* 2002; Rivera *et al.* 2002; Elliott *et al.* 2006), até mesmo em regiões próximas ao Equador (Borchert & Rivera 2001; Borchert *et al.* 2005), e na ausência de chuva (Rivera *et al.* 2002).

Diversos trabalhos têm apontado o fotoperíodo como principal fator responsável pelo desencadeamento do brotamento e/ou floração em plantas que apresentam baixa densidade de madeira e alta capacidade de armazenamento de água no caule (Borchert & Rivera 2001; Rivera & Borchert 2001; Rivera *et al.* 2002; Borchert *et al.* 2004; Chapotin *et al.* 2006; Sloan *et al.* 2006). Geralmente, estas espécies iniciam o brotamento e floração na estação seca utilizando a água armazenada no caule. Este comportamento sugere que o brotamento no fim da estação seca é adaptativo (Rivera *et al.* 2002), uma vez que o aumento do fotoperíodo após o equinócio de primavera representa um sinal que está próximo a estação chuvosa (Rivera *et al.* 2002; Elliott *et al.* 2006).

O controle fotoperiódico na indução do brotamento em espécies de baixa densidade de madeira de florestas tropicais secas é bem esclarecido nos trabalhos de Borchert & Rivera (2001), Rivera & Borchert (2001), Rivera *et al.* (2002) e Borchert *et al.* (2005). Estes autores apontam algumas características que indicam tal controle: alta sincronia intra-específica na ocorrência da fenofase; baixa variabilidade inter-anual na época de ocorrência da fenofase; brotamento desencadeado com o aumento do fotoperíodo e não pela chuva.

Borchert & Rivera (2001) determinaram a influência do fotoperíodo no brotamento em espécies com caule suculento, experimentalmente, ao concluírem que plantas irrigadas no período do ano com menor fotoperíodo não brotaram folhas, até mesmo em regiões próximas ao Equador. Este resultado indica que para a planta iniciar o brotamento e/ou floração é necessário um estímulo fotoperiódico. Segundo Leopold (1951), plantas de dias longos, geralmente, requerem um fotoperíodo superior a 12 horas de luz para iniciar a floração.

Rivera *et al.* (2002) verificaram em florestas tropicais secas de várias partes do mundo, que o brotamento em plantas com baixa densidade de madeira ocorre em consequência do aumento do fotoperíodo, até mesmo em regiões de baixa latitude, onde há uma pequena variação do comprimento do dia. Sloan *et al.* (2006) estudando uma espécie de baixa densidade de madeira (*Plumeria alba*) verificaram que o brotamento e a floração ocorreram no período de maior fotoperíodo e não durante a estação chuvosa, como se esperaria que acontecesse para plantas de florestas tropicais secas. Neste caso, os autores supõem que a ocorrência destes eventos fenológicos ainda na estação seca esteja relacionada ao escape à herbivoria.

O fotoperíodo pode também interferir na época de queda de folhas das espécies de baixa densidade de madeira, tendo em vista que algumas espécies apresentaram alta sincronia de queda foliar e iniciaram este evento sempre na mesma época de cada ano, indicando que o aumento ou a diminuição do fotoperíodo pode induzir a queda foliar (Rivera *et al.* 2002). A queda foliar que ocorre no fim da estação chuvosa para aquelas espécies é provavelmente causada pela combinação do aumento da idade foliar e diminuição do fotoperíodo do que o estresse hídrico (Borchert & Rivera 2001; Borchert *et al.* 2002).

Atributos da folha e características associadas

Plantas investem fotossintatos e nutrientes minerais na construção de folhas, que por sua vez retornam através do fluxo de fotossintatos ao longo da vida da folha. O fotossintato é usado para adquirir nutrientes, proporcionar o metabolismo e reinvestir em novas folhas, caule e outras partes da planta (Wright *et al.* 2004). Todas as plantas vasculares realizam este processo de investimento e reinvestimento e, entender como estes processos variam entre as espécies, tipo funcional de plantas e a vegetação de diferentes biomas é o maior objetivo para os ecologistas de plantas.

Segundo Wright *et al.* (2004), os principais caracteres das folhas que são inter-relacionados são: 1) massa foliar por área (*LMA*), que é uma medida de investimento da massa seca foliar por unidade de área foliar; 2) capacidade fotossintética (*A_{mass}*), que mede a taxa fotossintética sob alta intensidade de luz e alta disponibilidade de água e CO₂; 3) nitrogênio foliar (*N_{leaf}*), que é integrante das proteínas do mecanismo fotossintético, tal como a Rubisco; 4) fósforo foliar (*P_{leaf}*), que é encontrado em ácidos nucleicos, lipídios das membranas e moléculas bioenergéticas tal com o ATP.; 5) taxa de respiração noturna (*R_{mass}*), que reflete o gasto metabólico dos fotossintatos na folha, especialmente *turnover* de proteína e carga do floema de fotossintatos; 6) Longevidade foliar (*LL*), que descreve a duração média do fluxo de renda de cada folha construída. Características relacionadas à área foliar expressam um *trade-off* entre ganho de carbono e transpiração por área foliar (área captadora de luz). Todas as seis características mencionadas anteriormente co-variam em todas as espécies, seja por forma de crescimento, grupo funcional de planta, ou biomassa, indicando a existência de um único espectro global de variação na economia de folha (Reich *et al.* 1997, Wright *et al.* 2004).

Embora exista uma grande diversidade de folhas entre as espécies de plantas no que se refere a sua estrutura e função, como forma de crescimento, tamanho foliar, forma foliar e arranjo no dossel, existem também algumas relações que ocorre nas espécies como estratégia

da planta para fixar carbono (Reich et al. 1992; Wright *et al.* 2001). Como exemplo, observa-se em diversos tipos de vegetação que a área foliar específica tende a ser correlacionada positivamente com o nitrogênio foliar por unidade de massa seca, fotossíntese, taxa de respiração noturna, porém negativamente correlacionada com a longevidade foliar (Kitajima *et al.* 1997; Wright *et al.* 2001). A relação entre capacidade fotossintética e nitrogênio pode ser alterada em função da área foliar específica (AFE) (Reich *et al.* 1998). Os autores explicam que em um dado nível de N, a capacidade fotossintética é elevada se a AFE também for aumentada. Da mesma forma, se aumenta a quantidade de nitrogênio, a capacidade fotossintética é aumentada para um dado nível de AFE. Neste sentido, muitas variações entre as espécies de plantas podem ser entendidas com um único espectro de correlações de características (Wright *et al.* 2001).

A importância da área foliar específica em estudos ecológicos têm sido destaque há bastante tempo (Grubb 2002), uma vez que esta característica se relaciona com várias outras da folha e da planta (Wright *et al.* 2002). Um dos primeiros estudos neste sentido foi realizado por Stocker (1931) *apud* Grubb (2002) com o intuito de ter uma medida da esclerofilia em folhas a partir de medidas do peso específico foliar. Mais tarde, nos anos 1970, esta medida passou a ser chamada de massa seca foliar por unidade de área, que significa investimento por unidade de área (Grubb 2002). Atualmente, esta medida ainda é amplamente usada (Wright *et al.* 2002) ou também sua forma inversa, chamada de área foliar específica, que é uma medida de área por massa seca (Wright *et al.* 2001).

Espécies com baixa área foliar específica tendem a conservar o recurso (nutriente) nas folhas e, geralmente apresentam folhas com características mais escleromórficas (Marin & Medina 1981; Wright *et al.* 2001; Wright *et al.* 2002; Ishida *et al.* 2008) e mais longevas (Marin & Medina 1981; Wright *et al.* 2002; Ishida *et al.* 2008), desta forma, tornando-se folhas mais resistentes ao ataque de herbívoros e outros danos físicos (Reich *et al.* 1997), sendo o contrário verdadeiro (Wright *et al.* 2002; Ishida *et al.* 2008). Estas características são justificadas pela, relativamente, mais baixa taxa de assimilação de carbono, o que reflete em mais tempo para repor o que foi investido na construção da folha (Kikuzawa 1991; Wright *et al.* 2002). Além disso, a química das folhas também pode funcionar como um mecanismo de defesa, visto que folhas longevas, algumas vezes, se correlacionam com uma grande alocação de taninos, fenóis ou outros compostos químicos (Coley 1988).

A partir da década de 80, estudos tem revelado uma relação negativa entre disponibilidade de nutrientes no solo, especialmente N, e a longevidade foliar (Grubb 2002). Espécies de solos ricos apresentaram folhas com alta área foliar específica, nitrogênio, fósforo por unidade de massa, e capacidade fotossintética, resultando em uma grande área de captura

de luz disposta por unidade de massa, ao contrário do que acontece em espécies de solos pobres (Wright *et al.* 2001).

Folhas de maior longevidade fixam mais C por unidade de N investido do que folhas pouco longevas, uma vez que as primeiras apresentam estrutura morfológica mais reforçada em termos de massa por unidade de área, justificando assim sua maior resistência a danos físicos (Marin & Medina 1981; Grubb 2002). Segundo Grubb (2002), a baixa concentração de N em tais folhas é porque o N também é utilizado para a construção de paredes celulares mais resistentes, desta forma, restando menor quantidade de N para as enzimas fixadoras de CO₂ (Evans 1989). Wilson *et al.* (1999) explicam que alta massa foliar por unidade de área necessita de alto investimento em carbono para a construção da folha, e, como acrescenta Kogami *et al.* (2001) isto impõe alta resistência a difusão do CO₂ dentro da folha, desta forma, baixando a capacidade fotossintética e aumentando a longevidade foliar (Ishida *et al.* 2008).

A relação entre LF – AFE entre espécies reflete um *trade-off*, com alta AFE indicando grande potencial para o rápido crescimento (alta taxa de retorno em um dado investimento), porém folhas longevas indicam uma longa duração para retornar o que foi investido (Westoby 1998). A alta AFE, alta capacidade fotossintética e geralmente um rápido *turnover* de partes da planta permite uma resposta mais flexível aos pulsos de luz e recursos do solo, desta forma, a planta tendo uma vantagem a curto prazo (Wright *et al.* 2002). Essa estratégia também permite a planta produzir novas folhas utilizando o carbono fixado em curto prazo.

Apesar de folhas com menor AFE e maior longevidade tenham mais tempo para captura de carbono, nesta relação existe um ponto de compensação (*trade-off*), ou seja, quanto mais aumenta a longevidade foliar diminui a capacidade fotossintética, por outro lado, quanto mais aumenta a AFE mais aumenta a capacidade fotossintética (Wright *et al.* 2004). Como exemplo, Wright *et al.* (2004) mencionam que, em média, um aumento em 10 vezes na AFE coincide com um aumento de 21 vezes na capacidade fotossintética.

Wright *et al.* (2002) comentaram que pode existir uma divergência em algumas situações da relação entre longevidade foliar e área foliar específica. Os autores explicaram que em ambientes secos uma diminuição na área foliar específica não necessariamente confere um aumento na longevidade foliar, mas sim um aumento no reforço estrutural da folha que permitirá uma maior resistência ao murchamento durante a estação seca. A longevidade foliar também pode variar, em um mesmo indivíduo, de acordo com a disponibilidade de luz sobre a folha, como relatam Reich *et al.* (2009). Neste caso, folhas não expostas a luz aumentam sua longevidade, visto que a capacidade fotossintética juntamente com a concentração de nitrogênio e fósforo nestas folhas diminuem, então para obter um

saldo positivo na fotossíntese a idade foliar é aumentada. Uma consequência direta da ocorrência destes fatores foi uma diminuição na assimilação de carbono diário em torno de 39%, em média, para 10 espécies lenhosas australianas (Reich *et al.* 2009). Entretanto, há um balanço positivo na assimilação de carbono com o aumento da idade foliar.

A longevidade foliar está associada a uma série de atributos estruturais e fisiológicos da folha (Marin & Medina 1981; Reich *et al.* 1991; Reich *et al.* 1992; Reich 1995; Holbrook *et al.* 1995; Kikuzawa 1995; Reich 1995; Haddad *et al.* 2004; Lima *et al.* 2006), que reflete fortemente em outros atributos da planta como um todo, como por exemplo, na taxa de crescimento relativo (Reich *et al.* 1992). Aqueles autores destacaram que folhas de espécies sempre-verdes são notavelmente mais espessas do que as de espécies decíduas, têm cutícula espessa e textura coriácea, alta massa foliar específica (g cm^{-2}), baixa concentração de nitrogênio e fósforo, maior eficiência no controle estomático durante a estação seca e menor taxa fotossintética por unidade de área foliar. O maior controle estomático é uma forma de otimizar o uso da água, uma vez que durante a estação seca há uma grande demanda evaporativa, o que acarretaria na diminuição do potencial hídrico e poderia causar danos no sistema hidráulico da planta devido a cavitação (Sobrado 1993; Veneklaas & Poot 2003).

O custo estimado para construção e manutenção, de acordo com a área foliar, é maior em espécies sempre-verdes do que decíduas (Reich *et al.* 1992; Holbrook *et al.* 1995; Reich 1995; Haddad *et al.* 2004; Lima *et al.* 2006). Neste sentido, Reich *et al.* (1992) e Eamus (1999) explicam que esta diferença está relacionada ao custo - benefício. Plantas sempre-verdes realizam um maior investimento na estrutura foliar, bem como na produção de compostos contra herbívoros e possuem uma baixa taxa fotossintética, embora possam assimilar carbono o ano inteiro; ao contrário, plantas decíduas realizam um baixo investimento energético para a construção foliar, mas suas folhas têm alta taxa fotossintética, que compensa o período do ano quando estas plantas estão sem folhas. Estas diferenças contribuem para a partição dos recursos entre espécies de diferentes comportamentos fenológicos, reduzindo a competição pelo recurso (Reich *et al.* 1992). Takashima *et al.* (2004) encontraram que em espécies sempre-verdes, onde há maior longevidade foliar, ocorre um maior investimento de proteínas (insolúveis) nas paredes celulares, em detrimento daquelas proteínas (solúveis) relacionadas a atividade fotossintética, enquanto que nas espécies decíduas ocorre o oposto.

A longevidade foliar pode variar numa mesma espécie em função do comprimento da estação chuvosa (Reich 1995; Bach 2002) ou de acordo com a disponibilidade de água no solo (Borchert *et al.* 2002). Estes autores verificaram que após o início das chuvas as plantas brotaram e, logo em seguida, iniciou-se um período seco não comum (*El-Nino*), que levou a

uma menor longevidade foliar, entretanto, plantas irrigadas mantiveram as folhas por um longo período, havendo brotamento somente em galhos sem folhas. Reich (1995), em sua revisão sobre a fenologia foliar de florestas tropicais, destacou que a grande maioria das espécies decíduas (80%) apresenta longevidade foliar equivalente a duração da estação chuvosa.

Em ambientes sazonalmente secos, a pressão de seleção pode ocorrer em função das espécies que tem maior habilidade de utilizar rapidamente a água e nutrientes (Sobrado 1993). Neste sentido, a longevidade foliar e condutividade hidráulica apresentam uma relação inversa (Ishida *et al.* 2008). Espécies decíduas maximizam a produção em curto prazo (estação chuvosa) tendo alta eficiência no transporte de água pelo xilema e curta longevidade foliar, embora sejam mais susceptível a cavitação (Sobrado 1993). Ao contrário, espécies sempre-verdes têm reduzida eficiência no transporte de água e maior longevidade foliar, entretanto apresentem maior segurança em relação à cavitação (Sobrado 1993).

Generalizações sobre a longevidade foliar e outras características das plantas em diversas comunidades e ecossistemas sugerem que essas características são universais na natureza e podem permitir comparações ecológicas entre diversos ecossistemas (Reich *et al.* 1992).

Densidade da madeira e características associadas

Evolutivamente, a forma arborescente surgiu da competição por luz (Chave *et al.* 2009). O posicionamento das folhas acima daquelas dos indivíduos vizinhos permite a árvore interceptar uma grande proporção de radiação solar, dando a ela uma forte vantagem seletiva (Falster & Westoby 2005; Poorter *et al.* 2008). Neste sentido, o estudo de Poorter *et al.* (2008), revelou que plantas que tem alta densidade de madeira apresentam, relativamente, menor taxa de crescimento e menor mortalidade, tendo em vista que estas plantas são mais longevas e alcançam grandes alturas e, portanto, tendem a investir num caule forte para suportar a planta como um todo, além de resistir aos riscos ambientais.

Direcionar uma grande quantidade de recursos para a madeira com o objetivo de posicionar as folhas numa situação mais alta foi de grande importância para a evolução das árvores que atualmente dominam alguns biomas terrestres (Chave *et al.* 2009). Dentre as principais funções do tecido lenhoso de uma árvore destacam-se três: 1) prover suporte mecânico para o caule que suspende as folhas (Rowe & Speck 2005), 2) condução de água e sais minerais ao longo do contínuo solo-planta-atmosfera (Sperry *et al.* 2008), e 3) atuar como armazenador de nutrientes, carboidratos, compostos químicos de defesa secundária, lipídios e

água (Kolzlowski 1992). Baker *et al.* (2002) e Bunker *et al.* (2005) ressaltaram da importância de se ter mais informações básicas das propriedades da madeira, em especial a densidade da madeira, para obter uma estimativa real do estoque de carbono nos maiores biomas terrestres.

A densidade da madeira varia entre 0 e 1,5 g. cm⁻³, e, portanto, também indica o investimento ou armazenamento de carbono por unidade de volume de caule (Bunker *et al.* 2005, Chave *et al.* 2009). Além disso, a densidade de madeira descreve a proporção do caule que é tecido e paredes celulares, ou seja, parede dos vasos do xilema, e o espaço dentro das paredes celulares, que são as aberturas dos vasos do xilema (Swenson & Enquist 2007). Conseqüentemente, plantas com alta porcentagem de tecido fibroso por unidade de volume e espessura das paredes das fibras, têm alta densidade de madeira, e planta com paredes das fibras finas tem baixa densidade de madeira (Swenson & Enquist 2007).

A densidade da madeira varia em função da altura da planta, resistência a cavitação e idade, uma vez que com o envelhecimento da madeira a parte interna do alburno é convertida em cerne (Chave *et al.* 2009; Enquist *et al.* 1999). Plantas com alta densidade de madeira, portanto com forte suporte mecânico para a planta toda, aumenta a resistência à quebra do caule, e assim diminui a mortalidade, devido a forças extrínsecas, como o vento, que em última análise influencia a estrutura da comunidade e dinâmica (ter Steege & Hammond 2001). Madeiras densas também são mais resistentes a implosão dos vasos do xilema ou ruptura, portanto, menos vulneráveis a cavitação do vaso do xilema (Hacke *et al.* 2001; Markesteijn & Poorter 2009).

A resistência à cavitação é um dos principais mecanismos que as plantas lenhosas de ambientes sujeitos ao estresse hídrico apresentam, visto que, a forte pressão negativa para retirar água do solo poderá romper os vasos e causar a embolia (Sobrado 1993; Chave *et al.* 2009). Neste sentido, existe um importante *trade-off* na função da planta, ou seja, a medida que aumenta o diâmetro do vaso aumenta a condutividade hidráulica da planta, entretanto, aumenta também o risco de cavitação, sendo o contrário verdadeiro (Sobrado 1993; Chave *et al.* 2009). Desta forma, o sistema mais eficiente no transporte de água de espécies decíduas é também o mais vulnerável a cavitação (Sobrado 1997). Por outro lado, espécies sempre-verdes têm capacidade de transporte de água reduzida, porém mantém relativamente constante condutividade hidráulica durante as estações seca e úmida (Reich *et al.* 2003).

De uma forma geral, verifica-se que a densidade de madeira está negativamente relacionada com o potencial hídrico (Ackerly (2004; Bucci *et al.* 2004). Variações sazonais e diurnas no potencial hídrico foram associadas a diferenças entre espécies na quantidade de água armazenada na madeira e densidade de madeira (Stratton *et al.* 2000). Plantas com

grande quantidade de água armazenada na madeira exibem pequena variação no potencial hídrico e alta condutividade hidráulica (Stratton *et al.* 2000).

A variação na densidade da madeira também reflete na alocação diferencial de produtos metabólicos, tendo em vista que madeiras densas, por definição, contêm mais carbono e energia por unidade de volume do que madeiras menos densas (Enquist *et al.* 1999). Desta forma, a variação na densidade da madeira se destaca entre as características da planta, uma vez que, em última análise, ela reflete um *trade-off* entre todas as funções envolvidas na alocação de produtos metabólicos, como defesa, manutenção, reprodução, biomecânica (Westoby 1998) e funcionamento hidráulico (Borchert 1994a). Como exemplo, Swenson & Enquist (2007) comentaram que o aumento na resistência do caule para garantir condutividade hidráulica e evitar a cavitação resulta no aumento do custo energético para a construção de paredes de vasos mais espessas, utilizando-se mais carbono, desta forma, diminuindo a quantidade da produção metabólica alocada para o crescimento vertical, e assim sacrificando o carbono e energia que poderia ser usado no crescimento e reprodução.

Referências bibliográficas

- Ackerly, D.D. 2004. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. **Ecological Monographs** 74: 25-44.
- Amorim, I.L.; Sampaio, E.V.S.B. & Araújo, E.L. 2009. Fenologia de espécies lenhosas da caatinga do Seridó, RN. **Revista Árvore** 33: 491-499.
- Bach, C.S., 2002. Phenological patterns in monsoon rainforests in the northern territory, Australia. **Austral Ecology** 27, 477–489.
- Baker, T.R.; Affum-Baffoe, K.; Burslem, D.F.R.P. & Swaine, M.D. 2002. Phenological differences in tree water use and the timing of tropical inventories: conclusions from patterns of dry season diameter change. **Forest Ecology and Management** 171: 261-274.
- Barbosa, D.C.A. 1991. Crescimento de *Anadenanthera macrocarpa* (Benth.) Brenan (Leguminosae – Mimosoideae). **Phyton** 52: 51-62.
- Barbosa, D.C.A.; Alves, J.L.H.; Prazeres, S.M. & Paiva, A.M.A. 1989. Dados fenológicos de 10 espécies arbóreas de uma área de Caatinga (Alagoinha – PE). **Acta Botanica Brasílica** 3: 109-117.
- Barbosa, D.C.A.; Barbosa, M.C.A. & Lima, L.C.M. 2003. Fenologia de espécies lenhosas da Caatinga. Pp. 657-693. In: I.R. Leal; M. Tabarelli & J.M.C. Silva (eds.). **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Recife: UFPE.

- Borchert, R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O. F. Cook. **Ecology** 65: 1065-1074.
- Borchert, R. 1994a. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. **Ecology** 75: 1437-1449.
- Borchert, R. 1994b. Water status and development of tropical trees during seasonal drought. **Trees** 8: 115-125.
- Borchert, R. 1994c. Induction of rehydration and bud break by irrigation or rain in deciduous trees of a tropical dry forest in Costa Rica. **Trees** 8: 198-204.
- Borchert, R. 1998. Responses of tropical trees to rainfall seasonality and its long-term changes. **Climatic Change** 39: 381-393.
- Borchert, R. 1999. Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. **Iawa Journal** 20: 239-247.
- Borchert, R.; Meyer, S.A.; Felger, R.S. & Porter-Bolland, L. 2004. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forests. **Global Ecology and Biogeography** 13: 409-425.
- Borchert, R.; Renner, S.S.; Calle, Z.; Vavarrete, D.; Tye, A.; Gautier, L.; Spichiger, R. & Hildebrand, P. 2005. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. **Nature** 433: 627-629.
- Borchert, R. & Rivera, G. 2001. Photoperiodic control of seasonal development and dormancy in tropical stem succulent trees. **Tree Physiology** 21: 213-221.
- Borchert, R.; Rivera, G. & Hagnauer, W. 2002. Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. **Biotropica** 34: 27-39.
- Box, E.O. 1996. Plant functional types and climate at the global scale. **Journal of Vegetation Science** 7: 309-320.
- Bucci, S.J.; Goldstein, G.; Meinzer, F.C.; Scholz, F.G.; France, A.C. & Bustamante, M. 2004. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. **Tree Physiology** 24: 891-899.
- Bullock, S.H. & Solís-Magallanes, J.A. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. **Biotropica** 22: 22-35.
- Bunker, D.E.; DeClerck, F.; Bradford, J.C.; Colwell, R.K.; Perfecto, I.; Phillips, O.L.; Sankaran, M. & Naeem, S. 2005. Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest. **Science** 310: 1029-1031.
- Chapotin, S.M.; Razanameharizaka, J.H. & Holbrook, N.M. 2006. Baobab trees (*Adansonia*) in Madagascar use stored water to flush new leaves but not to support stomatal opening before the rainy season. **New Phytologist** 169: 549-559.

- Chave, J.; Coomes, D.; Jansen, S.; Lewis, S.L.; Swenson, N.G. & Zanne, A.E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters** 12: 351–366.
- Coley P.D. 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. **Oecologia** 74: 531–36.
- Condit, R.; Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 1996. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. **Journal of Vegetation Science** 7: 405-416.
- Cornelissen, J.H.C.; Lavorel, S.; Garnier, E.; Díaz, S.M.; Buchmann, N.; Gurvich, D.E.; Reich, P.B.; Ter Steege, H.; Morgan, H.D.; Pausas, J.G. & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany** 51: 335-380.
- Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. **Journal of Ecology** 60: 147-170.
- Díaz-Barradas, M.C.; Zunzunegui, M.; Tirado, R.; Ain-Lhout, F. & García Novo, F. 1999. Plant functional types and ecosystem function in Mediterranean shrubland. **Journal of Vegetation Science** 10: 709-716.
- Díaz, S. & Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. **Journal of Vegetation Science** 8: 463-474.
- Díaz, S.; Cabido, M. & Casanoves, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. **Journal of Vegetation Science** 9: 113-122.
- Díaz, S.; Cabido, M.; Zak, M.; Carretero, E.M. & Aranibar, J. 1999. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western argentina. **Journal of Vegetation Science** 10: 651-660.
- Eamus, D. 1999. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen wood species in the seasonally dry tropics. **Trends in Ecology and Evolution** 14: 11-16.
- Elliott, S.; Baker, J.P. & Borchert, R. 2006. Leaf flushing during the dry season: the paradox of Asian monsoon forests. **Global Ecology and Biogeography** 15: 248-257.
- Enquist, B.J.; West, G.B.; Charnov, E.L. & Brown, J.H. 1999. Allometric scaling of production and life history variation in vascular plants. **Nature** 401: 907–911.
- Evans, Jr. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. **Oecologia** 78: 9-18.
- Falster, D.S. & Westoby, M. 2005. Alternative height strategies among 45 dicot rain forest species from tropical Queensland, Australia. **Journal of Ecology** 93: 521–535.
- Frankie, G.W.; Baker, H.G. & Opler, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology** 62: 881-919.

- Gitay, H. & Noble, I.R. 1997. What are functional types and how should we seek them? Pp. 3-19. In: T.M. Smith; H.H. Shugart & F.I. Woodward (eds.). **Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change**, Cambridge University Press. Cambridge.
- Griz, L.M.S. & Machado, I.C.S. 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast for Brazil. **Journal of Tropical Ecology** 17: 303-321.
- Grubb, P.J. 2002. Leaf form and function – towards a radical new approach. **New Phytologist** 155: 317-320.
- Hacke, U.G.; Sperry, J.S.; Pockman, W.T.; Davis, S.D. & McCulloh, K.A. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. **Oecologia** 126: 457–461.
- Haddad, C.R.B.; Lemos, D.P. & Mazzafera, P. Leaf life span and nitrogen in semideciduous forest tree species (*Croton priscus* and *Hymenaea courbaril*). **Scientia Agricola** 61: 462-465, 2004.
- Holbrook, N.M.; Whitbeck, J.L. & Mooney, H.A. 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. Pp. 243-276. In: S.H. Bullock; H.A. Mooney & E. Medina (Eds.). **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ishida, A.; Nakano, T.; Yazaki, K.; Matsuki, S.; Koike, N.; Lauenstein, D.L.; Shimizu, M. & Yamashita, N. 2008. Coordination between leaf and stem traits related to leaf carbon gain and hydraulics across 32 drought-tolerant angiosperms. **Oecologia** 156: 193–202.
- Jackson, R.B.; Mooney, H.A. & Schulze, E.D. 1997. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**. 94: 7362-7366.
- Jolly, W.M. & Running, W. 2004. Effects of precipitation and soil water potential on drought deciduous phenology in the Kalahari. **Global Change Biology** 10: 303-308.
- Justiniano, M.J. & Fredericksen, T.S. 2000. Phenology of tree species in Bolivian dry forests. **Biotropica** 32: 276-281.
- Kikuzawa, K. 1991. A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. **The American Naturalist** 138: 1250-1263.
- Kikuzawa, K. 1995. Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. **Canadian Journal of Botany** 73: 158-163.
- Kitajima, K.; Mulkey, S.S. & Wright, S.J. 1997. Seasonal leaf phenotypes in the canopy of a tropical dry forest: photosynthetic characteristics and associated traits. **Oecologia** 109:490-498.

- Kogami, H.; Hanba, Y.T.; Kibe, T.; Terashima, I. & Masuzawa, T. 2001. CO₂ transfer conductance, leaf structure and carbon isotope composition of *Polygonum cuspidatum* leaves from low and high altitudes. **Plant, Cell and Environment** 24:529–538.
- Kozłowski, T.T. 1992. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. **The Botanical Review** 58, 107–122.
- Kushwaha, C.P. & Singh, K.P. 2005. Diversity of leaf phenology in a tropical deciduous forest in India. **Journal of Tropical Ecology** 21: 47-56.
- Lavorel, S.; McIntyre, S.; Landsberg, L. & Forbes, T.D.A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. **Trends in Ecology and Evolution** 12: 474-478.
- Leopold, A.C. 1951. Photoperiodism in plants. **The Quarterly Review of Biology** 26: 247-263.
- Lima, A.L.A. & Rodal, M.J.N., 2010. Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. **Journal of Arid Environment** 74: 1363-1373. doi:10.1016/j.jaridenv.2010.05.009
- Lima, A.L.S.; Zanella, F.; Schiavinato, M.A. & Haddad, C.R.B. 2006. Nitrogenous compounds, phenolic compounds and morphological aspects of leaves: comparison of deciduous and semideciduous arboreal legumes. **Scientia Agricola** 63: 40-45.
- Machado, I.C.S.; L.M. Barros & Sampaio, E.V.S.B. 1997. Phenology of caatinga at Serra Talhada, PE, northeastern Brazil. **Biotropica** 29: 57-68.
- Marín, D. & Medina, E. 1981. Duracion foliar, contenido de nutrientes y esclerofilia en arboles de un bosque muy seco tropical. **Acta Científica Venezolana** 32: 508-514.
- Markesteyn, L. & Poorter, L. 2009. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. **Journal of Ecology** 97: 311–325.
- McIntyre, S.; Díaz, S.; Lavorel, S. & Cramer, W. 1999. Plant functional types and disturbance dynamics - Introduction. **Journal of Vegetation Science** 10: 604-608.
- McLaren, K.P. & McDonald, M.A. 2005. Seasonal patterns of flowering and fruiting in a dry tropical forest in Jamaica. **Biotropica** 37: 584–590.
- Miles, L; Newton, A.C.; Defries, R.S. & Ravilious, C.; May, I.; Blyth, S.; Valerie Kapos, V.; Gordon, J.E. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. **Journal of Biogeography** 33: 491-502.
- Mooney, H.A.; Bullock, S.H. & Medina, E. 1995. Introduction. Pp. 1-8. In: S.H. Bullock; H.A. Mooney & E. Medina, (eds.). **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge: Cambridge University Press.

- Nadia, T. L.; Machado, I.C. & Lopes, A.V. 2007. Polinização de *Spondias tuberosa* Arruda (Anacardiaceae) e análise da partilha de polinizadores com *Ziziphus joazeiro* Mart. (Rhamnaceae), espécies frutíferas e endêmicas da caatinga. **Revista Brasileira de Botânica** 30: 89-100.
- Noble, I.R. & Gitay, H. 1996. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. **Journal of Vegetation Science** 7: 329- 336.
- Nogueira, R.J.M.C.; Barbosa, D.C.A. & Moraes, J.A.P.V. 1998a. Trocas gasosas e relações hídricas em plantas jovens envasadas de três espécies da caatinga, submetidas a deficiência de água. **Phyton** 62: 37-46.
- Nogueira, R.J.M.C.; Filho, P.A.M. & Santos, R.C. 1998b. Curso diário do potencial foliar em cinco espécies lenhosas da caatinga. **Revista Ecosistema** 23: 73-77.
- Nogueira, R.J.M.C. & Silva, E.C. 2002. Comportamento estomático em plantas jovens de *Schinopsis brasiliensis* Engl. Cultivadas sob estresse hídrico. **Iheringia, Série Botânica** 57: 31-38.
- Opler, P.A.; Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. **Journal of Biogeography** 3: 231-236.
- Opler, P.A.; Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology** 68: 167-188.
- Otieno, D.O.; Schimidt, M.W.T.; kinyamario, J.I. & Tenhunen, J. 2005. Responses of *Acacia tortilis* and *Acacia Xanthophloea* to seasonal changes in soil water availability in the savana region of Kenya. **Journal of Arid Environment** 62: 377-400.
- Pavón, N. P. & Briones, O. 2001. Phenological patterns of nine perennial plants in an intertropical semi-arid Mexican scrub. **Journal of Arid Environments** 49: 265-277.
- Pereira, R.M.A; Araújo Filho, J.A.; Lima, R.V.; Paulho, F.D.G.; Lima, A.O.N. & Araújo, Z.B. 1989. Estudo fenológico de algumas espécies lenhosas e herbáceas da caatinga. **Ciência Agrônômica** 20: 11-20.
- Pillar, V. D. 2000. How can we define optimal plant functional types? **Proceedings IAVS Symposium** 352-356.
- Pillar, V.D.; Duarte, L.S.; Sosinski, E.E. & Joner, F. 2009. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. **Journal of Vegetation Science** 20: 334–348.
- Pillar, V.D. & Sosinski Jr., E.E. 2003. An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. **Journal of Vegetation Science** 14: 323-332.

- Poorter, L.; Wright, S.J.; Paz, H.; Ackerly, D.D.; Condit, R.; Ibarra-Manríquez, G.; Harms, K.E.; Licona, J.C.; Martínez-Ramos, M.; Mazer, S.J.; Muller-Landau, H.C.; Peña-Claros, M.; Webb, C.O. & Wright, I.J. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. **Ecology** 87: 1908-1920.
- Pregitzer, K.S. 2003. Wood plants, carbon allocation and fine roots. **New Phytologist** 158: 419-430.
- Rathcke, B. & Lacey, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. **Annual Review of Ecology and Systematics** 16: 179-214.
- Reich, P.B. 1995. Phenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences. **Canadian Journal of Botany** 73: 164-174.
- Reich, P.B. & Borchert, R. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). **Ecology** 63: 294-299.
- Reich, P.B. & Borchert, R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the Lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology** 72: 61-74.
- Reich, P.B.; Ellsworth, D.S. & Walters, M.B. 1998. Leaf structure (specific leaf area) regulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. **Functional Ecology** 12: 948-958.
- Reich, P.B.; Falster, D.S.; Ellsworth, D.S.; Wright, I.J.; Westoby, M.; Oleksyn, J. & Lee, T.D. 2009. Controls on declining carbon balance with leaf age among 10 woody species in Australian woodland: do leaves have zero net carbon balances when they die? **New Phytologist** 183: 153-166.
- Reich, P.B.; Uhl, C.; Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. 1991. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 Amazonian tree species. **Oecologia** 86: 16-24.
- Reich, P.B.; Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. 1992. Leaf lifespan in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. **Ecological Monographs** 62: 365-392.
- Reich P.B.; Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA** 94: 13730–13734.
- Reich, P.B.; Wright, I.J.; Cavender-Bares, J.; Craine, J.M.; Oleksyn, J.; Westoby, M. & Walters M.B. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Sciences** 164 (3 Suppl.), S143-S164.
- Rivera, G.; Borchert, R. 2001. Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium collections. **Tree Physiology** 21: 201-212.

- Rivera, G.; Elliott, S.; Caldas, L.S.; Nicolssi, G.; Coradin, V.T.R. & Borcehrt, R. 2002. Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. **Trends in Ecology and Evolution** 16: 445-456.
- Rodal, M.J.N. & Sampaio, E.V.S.B. 2002. A Vegetação do Bioma Caatinga. Pp. 11-24. In: E.V.S.B. Sampaio; A.M. Giuletta, J. Virginio & C.F.L. Camarra-Rojas (eds.). **Vegetação e flora da caatinga**. Recife: Associação de Plantas do Nordeste e Centro Nordestino de Informações sobre Plantas.
- Rowe, N. & Speck, T. 2005. Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective. **New Phytologist** 166: 61–72.
- Sampaio, E.V.S.B. 1995. Overview of the Brazilian Caatinga. Pp. 35-63. In: S.H. Bullock; H.A. Mooney & E. Medina (eds.). **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge: Cambridge University Press.
- Santos, M.J.; Machado, I.C. & Lopes, A.V. 2005. Biologia reprodutiva de duas espécies de *Jatropha* L. (Euphorbiaceae) em Caatinga, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 28: 361-373.
- Schwartz, M.D. 1999. Advancing to full bloom: planning phenological research for the 21st century. **International Journal of Biometeorology** 42: 113:118.
- Semenova, G.V.; van der Maarel, E. Plant functional types – a strategic perspective. 2000. **Journal of Vegetation Science** 11: 917-922.
- Sherry, R.A.; Zhou, X.; Gu, S.; Arnone Iii, J.A.; Schimel, D.S.; Verburg, P.S.; Wallace, L.L.; Luo, Y. 2007. Divergence of reproductive phenology under climate warming. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 104: 198-202.
- Shugart, H.H. 1997. Plant and ecosystem functional types. Pp. 20-43. In: T.M. Smith; H.H. Shugart & F.I. Woodward (eds.). **Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change**. Cambridge: International Geosphere-Biosphere Programme Book Series. Cambridge University Press.
- Silva, E. C. & Nogueira, R.J.M.C. 2003. Crescimento de quatro espécies lenhosas cultivadas sob estresse hídrico em casa-de-vegetação. **Revista Ceres** 50: 203-217.
- Silva, E. C.; Nogueira, R.J.M.C.; Azevedo Neto, A.D.; Brito, J.Z. & Cabral, E.L. 2004. Aspectos ecofisiológicos de dez espécies em uma área de caatinga no município de Cabaceiras, Paraíba, Brasil. **Iheringia, Série Botânica** 59: 201-205.
- Singh, K.P. & Kushwaha, C.P. 2005. Emerging paradigms of tree phenology in dry tropics. **Current Science** 89: 964-975.
- Sloan, S.A.; Zimmerman, J.K. & Sabat, A. M. 2006. Phenology of *Plumeria alba* and its herbivores in a tropical dry forest. **Biotropica** 39: 195-201.

- Smith, T.M.; Shugart, H.H. & Woodward, F.I. 1997. **Plant functional types**. Cambridge University Press. Cambridge.
- Sobrado, M.A. 1993. Trade-off between water transport efficiency and leaf life-span in a tropical dry forest. **Oecologia** 96: 19-23.
- Sobrado, M.A. 1997. Embolism vulnerability in drought-deciduous and evergreen species of a tropical dry forest. **Acta Oecologica** 18:383-391.
- Sperry, J.S., Meinzer, F.C. & McCulloh, K.A. (2008). Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. **Plant Cell Environment** 31: 632–645.
- Stratton, L.; Goldstein, G. & Meinzer, F.C. 2000. Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. **Plant, Cell and Environment** 23: 99-106.
- Swenson, N.G. & Enquist, B.J. 2007. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. **American Journal of Botany** 94: 451–459.
- Takashima, T.; Hikosaka, K. & Hirose, T. 2004. Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. **Plant, Cell and Environment** 27: 1047-1054.
- Ter Steege, H. & Hammond, D.S. 2001. Character convergence, diversity, and disturbance in tropical rain forest in Guyana. **Ecology** 82: 3197–3212.
- Trovão, D.M.B.M.; Fernandes, P.D.; Andrade, L.A. & Dantas Neto, J. 2007. Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental** 11: 307–311.
- Van Schaik, C.P.; Terborgh, J.W. & Wright, S.J. 1993. The phenology of tropical forests: Adaptive significance and consequences for primary consumers. **Annual Review of Ecology and Systematics** 24: 353–377.
- Veneklaas, E.J. & Poot, P. 2003. Seasonal patterns in water use and leaf turnover of different plant functional types in a species-rich woodland, south-western Australia. **Plant and Soil** 257: 295–304.
- Violle, C.; Navas, M.L. Vile, D.; Kazakou, E.; Fortunel, C.; Hummel, I. & Eric Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! **Oikos** 116: 882-892.
- Visser, M.E. & Both, C. 2005. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. **Proceedings of Royal Society B** 272: 2561-2569.
- Weier, E.; van der Werf, A.; Thompson, K.; Roderick, M.; Garnier, E. & Eriksson, O. 1999. Challenging Theophrastus: A Common Core List of Plant Traits for Functional Ecology. **Journal of Vegetation Science** 10: 609-620.

- Westoby, M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. 1998. **Plant and Soil** 199: 213-227.
- Westoby, M., Warton, D. & Reich, P.B. 2000. The time value of leaf area. **American Naturalist** 155: 649-656.
- Wilson, P.J.; Thompson, K. & Hodgson, J.G. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. **New Phytologist** 143:155–162
- Woodward, F.I.; Cramer, W. Plant functional types and climatic changes: Introduction. 1996. **Journal of Vegetation Science** (Special Feature): 306-308.
- Woodward, F.I. & Kelly, C.K. 1997. Plant functional types: towards a definition by environmental constraints. Pp. 47-65. In: T.M. Smith; H.H. Shugart & F.I. Woodward (eds.). **Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change**. Cambridge: International Geosphere-Biosphere Programme Book Series. Cambridge University Press.
- Wright, I.J.; Ackerly, D.D.; Bongers, F.; Harms, K.E.; Ibarra-Manriquez, G.; Martinez-Ramos, M.; Mazer, S.J.; Muller-Landau, H.C.; Paz, H.; Pitman, N.C.A.; Poorter, L.; Silman, M.R.; Vriesendorp, C.F.; Webb, C.O.; Westoby, M. & Wright, S.J. 2007. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven Neotropical forests. **Annals of Botany** 99: 1003-1015.
- Wright, I.J.; Reich, P.B. & Westoby, M., 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high and low-nutrient habitats. **Functional Ecology** 15: 423-434.
- Wright, I.J.; Reich, P.B.; Westoby, M.; Ackerly, D.D.; Baruch, Z.; Bongers, F.; Cavender-Bares, J.; Chapin, T.; Cornelissen, J.H.C.; Diemer, M.; Flexas, J.; Garnier, E.; Groom, P.K.; Gulias, J.; Hikosaka, K.; Lamont, B.B.; Lee, T.; Lee, W.; Lusk, C.; Midgley, J.J.; Navas, M.L.; Niinemets, U.; Oleksyn, J.; Osada, N.; Poorter, H.; Poot, P.; Prior, L.; Pyankov, V.I.; Roumet, C.; Thomas, S.C.; Tjoelker, M.G.; Veneklaas, E.J. & Villar, R., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature** 428: 821-827.
- Wright, I.J.; Westoby, M. & Reich, P.B., 2002. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. **Journal of Ecology** 90: 534-543.
- Wright, S.J. & van Shaik, C.P. 1994. Light and the phenology of tropical trees. **American Naturalist** 143:192-199.

MANUSCRITO I

A SER ENVIADO AO PERIÓDICO: TREES: - Structure and Function



Fenologia e atributos funcionais do caule de espécies lenhosas permitem identificar grupos funcionais no semi-árido do nordeste do Brasil?

A. L. A. Lima^{*1}, E. V. S. B. Sampaio², C. C. Castro¹, M. J. N. Rodal¹, A. C. D. Antonino², A. L. Melo³

¹Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE). Departamento de Biologia/Área de Botânica. Rua Dom Manoel de Medeiros s/n, Dois Irmãos, CEP: 52171-900. Recife, Pernambuco-Brasil.

²Universidade Federal de Pernambuco (UFPE). Centro de Tecnologia, Departamento de Energia Nuclear. Av. Prof. Luís Freire 1000, Cidade Universitária. CEP: 50740-540 - Recife, PE - Brasil

³Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE). Unidade Acadêmica de Serra Talhada (UAST).

*Corresponding author: Tel. 00 31 81 3320 6308; fax 00 31 81 3320 6300

E-mail address: andrelimabotanica@yahoo.com.br

RESUMO

Estudos mostram que a fenologia de espécies arbóreas de ambientes sujeitos a uma forte estacionalidade climática é determinada principalmente pela precipitação, enquanto outros apontam disponibilidade hídrica para a planta, a qual pode variar, entre outros aspectos, em função da densidade do caule. Assim, o objetivo deste trabalho foi verificar a relação entre fenologia, potencial hídrico, densidade de madeira e capacidade de armazenamento de água no caule em espécies lenhosas da caatinga, região semiárida do nordeste do Brasil. Espera-se que estas variáveis indiquem e expliquem padrões fenológicos entre diferentes espécies. Os eventos fenológicos (brotamento, queda foliar, floração e frutificação) foram registrados de abril/2007 a outubro/2009, e o potencial hídrico antes do amanhecer, de setembro/2007 a agosto/2009 e relacionados à precipitação, disponibilidade de água no solo e fotoperíodo. Sete espécies decíduas tiveram baixa densidade de madeira ($< 0,5 \text{ g.cm}^{-3}$) e apresentaram alta capacidade de armazenamento de água no caule (até 250% do peso seco) e alto potencial hídrico constante ao longo do ano, ao contrário das decíduas de alta densidade de madeira ($\geq 0,5 \text{ g.cm}^{-3}$). Espécies decíduas de alta densidade apresentaram as fenofases de brotamento, floração e frutificação relacionadas à precipitação, enquanto as de baixa densidade de madeira iniciaram estas fenofases no final da estação seca e/ ou início da estação chuvosa, e estiveram relacionadas ao fotoperíodo. As espécies sempre-verdes, que também são de alta densidade de madeira, apresentaram variações do potencial hídrico intermediárias às de alta e baixa densidade de madeira. Nestas espécies, o brotamento tendeu a ocorrer na estação seca, a floração no final desta estação e a frutificação na transição da seca para a chuvosa. Estes resultados confirmam a hipótese deste trabalho, apontando para três grupos funcionais (espécies sempre-verdes e espécies decíduas de baixa e alta densidade de madeira).

Palavras-chave: brotamento, caatinga, densidade de madeira, fotoperíodo, potencial hídrico, semi-árido.

1. Introdução

A fenologia é considerada de grande importância para a avaliação dos ecossistemas (Lieth 1974), tendo em vista que a produção de folhas, flores e frutos está relacionada a diversos fatores bióticos e abióticos (Rathcke e Lacey 1985). Em florestas tropicais sazonalmente secas, a época de ocorrência dessas fenofases se dá, geralmente, durante a estação chuvosa (Opler et al. 1976; Bullock e Solís-Magallanes 1990; Bach 2002; McLaren e McDonald 2005), uma vez que a precipitação favorece o desenvolvimento da planta, que necessita de água para poder desenvolver suas estruturas vegetativas e reprodutivas. No entanto, independente da estação chuvosa, as plantas podem capturar água do subsolo ou podem usar água previamente armazenada nos seus próprios tecidos para desencadear as fenofases (Borchert 1994a; Holbrook et al. 1995; Frederic et al. 2005; Elliott et al. 2006).

Estudos que avaliam a fenologia em florestas tropicais secas têm mostrado que plantas destes ambientes podem desenvolver sistemas radiculares profundos (Mooney et al. 1995; Holbrook et al. 1995), ou podem apresentar tecidos do caule e da raiz adaptados para o armazenamento de água (Barbosa 1991; Borchert 1994a; Rivera et al. 2002). O armazenamento de água nos tecidos das plantas é inversamente proporcional à densidade de madeira (Borchert 1994a). Plantas com baixa densidade de madeira possuem paredes celulares menos espessas e, desta forma, ocupam menos espaços dentro da planta (Stratton et al. 2000; Hacke et al. 2001; Reich et al. 2003; Bunker et al. 2005; Swenson e Enquist 2007; Chave et al. 2009). Entretanto, é necessário ter cautela quando se avalia a densidade da madeira, pois ela pode variar em função de outros fatores (Chave et al. 2009), como por exemplo, para aumentar a resistência à cavitação, que é a formação de bolhas de ar devido a pressão negativa nos vasos do xilema (Hacke et al. 2001; Markesteijn e Poorter 2009).

Plantas de ambientes sujeitos à sazonalidade de precipitação podem apresentar caules com alta densidade de madeira, como resultado da pressão seletiva exercida pela baixa disponibilidade de água. Essas plantas possuem paredes celulares mais grossas, que são resistentes à forte pressão negativa exercida nos vasos do xilema para retirar água do solo e, desta forma, evitar a ocorrência de implosão dos vasos (Sobrado 1993; Stratton et al. 2000; Hacke et al. 2001; Chave et al. 2009). A queda foliar nelas tende a ocorrer gradativamente ao longo da estação seca, à medida que o solo vai perdendo umidade e só brotam quando há água disponível no solo (Borchert 1994 a). A produção de folhas, flores e frutos nas plantas de alta densidade de madeira geralmente está associada à época em que se inicia a estação chuvosa (Bullock e Solís-Magallanes 1990), embora a floração e frutificação possam variar em função de fatores ecológicos, tal como o modo de dispersão (Rathcke e Lacey 1985; Lampe et al.

1992; Griz e Machado 2001). Por exemplo, a floração e a frutificação de espécies anemocóricas durante a estação seca pode representar uma estratégia para dispersar os diásporos nesta estação, entretanto, para a ocorrência dessas fenofases é necessário que a planta tenha acesso a água do subsolo ou armazenada (Holbrook et al. 1995).

Plantas de baixa densidade de madeira, ao contrário, apresentam paredes celulares menos espessas e são mais susceptíveis à cavitação (Sobrado 1993; Stratton et al. 2000; Hacke et al. 2001; Chave et al. 2009). Esta condição impede grandes variações do potencial hídrico, como podem ocorrer em plantas de alta densidade de madeira, pois suas paredes celulares não suportariam fortes pressões negativas (Hacke et al. 2001). Por isto, plantas de baixa densidade de madeira tendem a armazenar água nos seus tecidos (Rivera et al. 2002; Borchert e Rivera 2001; Reich et al. 2003). Como consequência destas características morfológicas e fisiológicas, plantas de baixa densidade de madeira podem entrar em atividade vegetativa ou reprodutiva sem o estímulo direto da precipitação (Borchert 1994a; Rivera e Borchert 2001; Borchert et al. 2002; Rivera et al. 2002; Calle et al. 2010). Esses autores apontam o fotoperíodo como o principal fator disparador das fenofases.

De acordo com Holbrook (1995), existem diversos ecossistemas sazonalmente secos do mundo que nunca foram avaliados com esta perspectiva, tal como a Caatinga do semi-árido do Brasil, caracterizada por forte sazonalidade da precipitação e altas temperaturas, que acarretam elevada evapotranspiração (Sampaio 1995). Este ecossistema é um dos mais ameaçados do Brasil devido a forte pressão antrópica (Leal et al. 2005) e, segundo Gil (2002), é o quarto maior ecossistema do Brasil, reconhecido como um “Earth’s last wild place”, e incluído como uma das 37 “Wilderness Areas of the World”.

Nesta região existem poucos trabalhos de fenologia (Barbosa et al. 1989; Pereira et al. 1989; Machado et al. 1997; Griz e Machado 2001; Amorim et al. 2009), os quais apontam a precipitação como o fator desencadeador das fenofases, embora também mencionem que algumas espécies iniciem algumas fenofases durante a seca.

O primeiro trabalho que aborda a relação da fenologia e a densidade da madeira para espécies da Caatinga (Lima e Rodal 2010) verificou a existência de três grupos de espécies: 1) decíduas de baixa densidade de madeira, que iniciaram suas atividades fenológicas antes da estação chuvosa, 2) decíduas de alta densidade, que apresentaram a fenologia relacionada diretamente à precipitação, e 3) espécies sempre-verdes, que apresentaram alta densidade de madeira e a fenologia não apresentou uma relação direta com a precipitação. Apesar de perceberem a existências desses grupos, questões sobre a relação da fenologia e outros atributos ainda são desconhecidas. Assim, o conhecimento mais detalhado destes grupos se faz necessário, principalmente, no que se refere às relações hídricas, tendo em vista que o estado

fisiológico da planta reflete diretamente no seu comportamento fenológico (Holbrook et al. 1995).

Este trabalho levanta a hipótese que o potencial hídrico e a fenologia variem de acordo com a densidade de madeira e que o fotoperíodo induza o brotamento e a floração em espécies de baixa densidade de madeira, enquanto que a precipitação desencadeie essas fenofases nas plantas de alta densidade de madeira. Diante do exposto, o objetivo deste trabalho foi verificar a relação existente entre a fenologia, densidade de madeira e potencial hídrico em espécies lenhosas da caatinga, bem como sua relação com a precipitação e o fotoperíodo.

2. Material e métodos

2.1. Área de estudo

O trabalho foi realizado na Estação Experimental Lauro Bezerra (7°59'00''S, 38°19'16''W), pertencente à Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária (IPA), no município de Serra Talhada, Pernambuco. A Estação tem altitudes variando de 500 m a 700 m e como solos predominantes Luvisolos fase pedregosa e Neossolos Litólicos eutróficos (Jacomine et al. 1973). A precipitação média anual varia entre 600 e 700 mm e a temperatura média em torno de 26°C (Melo, 1988). Dados de precipitação do período abril de 2007 a outubro de 2009 (Fig. 1) foram obtidos a partir do site do Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (<http://www6.cptec.inpe.br/proclima/>) e de fotoperíodo segundo Lammi (2009).

No primeiro ano de estudo houve uma longa estação seca, que se estendeu de abril/2007 a janeiro/2008, correspondendo a apenas 156 mm de precipitação (Fig. 1). Nos anos de 2008 e 2009 os valores de precipitação ultrapassaram os 800 mm em cada ano (Fig. 1). Em 2008, 75% da precipitação se concentrou entre os meses de fevereiro a maio e, em 2009, 90% da precipitação ocorreu entre os meses de janeiro a maio. A variação anual do fotoperíodo é em torno de 55 minutos (Fig. 1), sendo que o dia com menor fotoperíodo ocorre em junho (11:32 horas) e o de maior fotoperíodo em dezembro (12:27 horas) (Lammi 2009).

De acordo com Gil (em desenvolvimento), a vegetação da área de estudo apresenta cerca de 50% dos indivíduos com diâmetro do caule ao nível do solo (DNS) entre 3 e 6 cm, característica comum a várias fitofisionomias de caatinga. A densidade do componente lenhoso (árvores e arbustos com DNS > 3cm) é de 1619 plantas por hectare e área basal de 23,6 m².ha⁻¹ e o porte arbóreo, com emergentes entre 9 e 10 m de altura, pertencentes a indivíduos de *Schinopsis brasiliensis*, *Myracrodruon urundeuva*, *Anadenanthera colubrina*,

Amburana cearensis e *Commiphora leptophloeos*. O dossel varia entre 4 e 5 m de altura, sendo formado basicamente por *Poincianella pyramidalis*, *Aspidosperma pyriforme*, *Bauhinia cheilantha* e *Manihot dichotoma*. As espécies mais abundantes do sub-dossel (< 3m de altura) são *Croton blanchetianus*, *Sebastiania macrocarpa*, *Rollinia leptopetala*, *Jatropha mollissima*, *Combretum pisonioides* e *Mimosa ophthalmocentra*.

2.2. Densidade da madeira

Foram selecionadas 24 espécies (Tabela 1), dentre aquelas com maior índice de valor de importância (IVI), com base na lista do levantamento fitossociológico feito por Ferraz et al. (1998). As mesmas espécies selecionadas para as observações fenológicas foram escolhidas para se determinar a densidade da madeira, entretanto, os indivíduos foram escolhidos numa área adjacente àquela onde se realizou as observações fenológicas, uma vez que a retirada de um ramo poderia afetar a fenologia da planta. Em cada um dos três indivíduos adultos de cada espécie, foi coletada uma amostra ou disco amostral com casca, albúrnio e cerne (Barbosa e Ferreira 2004), de ramos com diâmetro maior que 3 cm, tendo em vista que as plantas selecionadas tinham diâmetro igual ou maior que esse valor. As coletas foram realizadas no mesmo dia, utilizando uma serra para retirar as amostras, durante a estação chuvosa e cada disco foi acondicionado em saco plástico e levado ao laboratório, onde foi mergulhado em um recipiente com água por um período de três dias para reidratar e atingir o ponto de saturação necessário à medição (Barbosa e Ferreira 2004). Posteriormente, cada disco foi mantido em descanso fora do recipiente por um período de 5-10 minutos, para que o excesso de água de saturação pudesse escorrer, foi pesado (M_{sat}) e mergulhado em outro recipiente com água, para determinação do volume, a partir do deslocamento do líquido (Trugilho et al. 1990). Após esta fase, cada disco foi seco em estufa à temperatura de 103° C até peso constante (MS). A densidade básica da madeira (D , g/cm^3) e a quantidade de água saturada (QA_{sat} , %) foram calculados segundo descrito por Borchert (1994a): $D = MS/volume$ e $QA_{sat} = 100 (M_{sat} - MS) / MS$.

Para a determinação das espécies de acordo com a densidade da madeira adaptou-se a classificação proposta por Borchert (1994a). Uma espécie foi considerada de baixa densidade de madeira (BDM) quando apresentou densidade menor que $0,5 g \cdot cm^{-3}$, e de alta densidade de madeira (ADM) quando apresentou densidade igual ou maior que esse valor.

2.3. Potencial hídrico

Os potenciais hídricos foram medidos no mesmo conjunto de espécies que se avaliou a densidade de madeira e o comportamento fenológico, excetuando-se duas, *Schinopsis brasiliensis* e *Combretum pisonioides*. Foram escolhidos e marcados três indivíduos por espécie, dentre aquelas selecionadas para as observações fenológicas, nos quais amostras de ramos terminais foram coletadas, mensalmente, de setembro de 2007 a agosto de 2009, para medir o potencial hídrico utilizando-se uma câmara de pressão tipo Sholander com pressão exercida por nitrogênio comprimido (Borchert 1994 a). Optou-se por ramos porque, durante a estação seca, muitas plantas não apresentam folhas. Em cada indivíduo, um ramo de 10 cm de comprimento foi coletado antes do amanhecer, entre 4:00 e 5:30 horas. A extremidade seccionada do ramo foi envolvida por um filme plástico para evitar a saída de água e o ramo guardado em saco plástico e em um recipiente refrigerado. As medidas dos potenciais hídricos foram feitas no máximo duas horas após a coleta (Borchert 1994a) e foram tomadas até a pressão de 4,5 MPa, devido ao limite da câmara. Este limite implica em uma subestimação das medidas de potenciais mais extremos, que deve ser levada em conta na interpretação dos resultados.

Para se verificar a relação dos potenciais hídricos das espécies com a precipitação, utilizou-se a correlação de Spearman e para comparar os potenciais hídricos entre as espécies de baixa e alta densidade de madeira e as sempre-verdes, realizou-se uma análise de variância e o teste de Tukey (Zar 1996).

2.4. Coleta e análise de dados fenológicos

Foram marcados 264 indivíduos (24 espécies), uma média de 11 indivíduos por espécie (Tabela 1), de acordo com a média sugerida por Fournier e Charpantier (1975) e por Frankie et al. (1974a). Foram selecionados os indivíduos com as maiores alturas e diâmetros de caule em trilhas de uma área com aproximadamente um hectare, para aumentar a probabilidade de estarem em idade reprodutiva. Observações quinzenais de brotamento e queda de folhas, floração (sem distinguir botão floral e flor aberta) e frutificação (independente do grau de maturidade) foram registradas a partir de uma escala semi-quantitativa que varia de 0 a 100, com intervalos de 25, para descrever a intensidade percentual dos eventos fenológicos (Fournier 1974). Os modos de dispersão foram determinados de acordo com van der Pijl (1982).

A duração do brotamento, da queda foliar, da floração e da frutificação das espécies incluiu o período entre os registros do primeiro e do último indivíduo da espécie que apresentou a fenofase (Silberbauer-Gottsberger 2001).

Uma espécie foi considerada decídua quando todos os indivíduos permaneceram sem folhas por pelo menos um mês (Williams et al. 1997). Com base nesta metodologia, as espécies decíduas foram classificadas de acordo com Borchert et al. (2002), ou seja, decíduas ADM e decíduas BDM. Uma espécie foi considerada sempre-verde quando apresentou folhas durante todo o ano (Williams et al. 1997).

Para verificar a relação da ocorrência das fenofases com a precipitação e o fotoperíodo, utilizou-se a correlação de Spearman (Zar 1996). Esta análise foi aplicada para o número de espécies que apresentou uma determinada fenofase e a variável abiótica considerada.

A intensidade do evento fenológico e sua relação com as variáveis abióticas também foi analisada utilizando-se a correlação de Spearman (Zar 1996). Entende-se por intensidade a proporção estimada de um evento fenológico (Fournier 1974; Bencke e Morellato 2002).

3. Resultados

3.1. Densidade de madeira e água armazenada

A densidade da madeira e a quantidade de água armazenada na madeira saturada foram inversamente relacionadas ($r_s = -0,7969$; $p < 0,0001$) (Fig. 2). Todas as sete espécies BDM (87 indivíduos) tinham capacidade de armazenar água acima de 100% dos seus pesos secos e algumas, como *Commiphora leptophloeos* e *Pseudobambax marginatum* armazenaram quantidades de água superiores a 230% dos seus respectivos pesos secos. Por outro lado, as 17 espécies ADM (177 indivíduos) apresentaram porcentagens de água armazenada, variando entre 55 e 84% dos seus pesos secos. As espécies sempre-verdes apresentaram alta densidade de madeira, entretanto, foram consideradas em um grupo separado, já que as outras são decíduas.

3.2. Potencial hídrico

O potencial hídrico entre as espécies ADM (média = -1,56 MPa), BDM (média = -0,23 MPa) e sempre-verdes (média = -0,68 MPa) foram significativamente diferentes ($p < 0,001$),

entretanto o potencial destas duas últimas não diferiram entre si, embora tenha sido três vezes menor nas sempre-verdes (Fig. 3A).

Houve uma grande variação do potencial hídrico entre os três grupos de espécies (coeficiente de variação = 94,6%), principalmente, devido a variabilidade do potencial das espécies ADM (Fig. 3A, B), que apresentou correlação positiva com a precipitação ($r_s = 0,60$; $p = 0,001$), indicando sua variação conforme a distribuição de chuva ao longo do ano nestas espécies. Por outro lado, potencial hídrico das espécies BDM apresentou baixa variabilidade ao longo do ano (Fig. 3A, B), independente das estações (seca ou chuvosa). Este resultado é corroborado pela ausência de correlação do potencial hídrico destas espécies com a precipitação ($r_s = 0,13$; $p = 0,54$).

A carência de água para as espécies decíduas ADM durante a estação seca é tão grande que na maioria delas não foi possível medir o potencial hídrico, uma vez que o valor ultrapassava a capacidade da câmara de pressão. Houve uma relação inversa entre o número de espécies com potencial hídrico inferior a $-4,5$ MPa e a precipitação mensal ($r_s = -0,63$; $p = 0,001$). De setembro a janeiro o número de espécies ADM, a cada mês, com potencial hídrico inferior a $-4,5$ MPa variou de um a 10 (média = 8; desvio padrão = 2). A variabilidade do potencial hídrico das espécies ADM é, portanto, ainda maior do que a registrada neste trabalho, tendo em vista que várias espécies ultrapassaram aquele valor.

Da mesma forma que as espécies ADM, o potencial hídrico das espécies sempre-verdes (Fig. 3A, B) também apresentou correlação positiva com a precipitação ($r_s = 0,58$; $p < 0,01$); entretanto, a variação do potencial hídrico nestas espécies ao longo do ano foi inferior ao das espécies decíduas ADM.

3.3. Fenologia

O brotamento de todas as espécies BDM iniciou no fim da estação seca, um pouco antes do brotamento das ADM, que só começou com as primeiras chuvas (Fig. 4A, B), exceto em *Mimosa ophthalmocentra* e *Ziziphus joazeiro*, que iniciaram o brotamento no final da estação seca. *Z. joazeiro* perdeu folhas gradativamente do meio para o final da estação seca e brotou sincronicamente e floresceu no final desta estação.

O brotamento dos dois grupos apresentou correlação positiva com a precipitação, entretanto, as ADM apresentaram correlação mais forte ($r_s = 0,50$; $p < 0,001$) que as de baixa densidade ($r_s = 0,31$; $p = 0,02$). Por outro lado, o brotamento das espécies BDM apresentou forte correlação com o aumento do fotoperíodo ($r_s = 0,51$; $p < 0,001$), enquanto as espécies ADM não apresentaram correlação.

Como as espécies BDM iniciaram o brotamento ainda na estação seca, elas apresentaram maior proporção de folhas nas copas antes das ADM (Fig. 4C). No fim da estação chuvosa, as espécies BDM iniciaram a queda foliar e no início da estação seca já estavam completamente sem folhas. Por outro lado, as espécies ADM permaneceram com suas folhas por um maior período e as foram perdendo gradativamente durante essa estação (Fig. 4C).

O padrão observado para a antecipação das fenofases das espécies BDM é reforçado quando se verifica que a queda foliar também foi antecipada e ocorreu sempre na mesma época entre os diferentes anos (Fig. 4D, E). Fato notável é que a queda foliar dessas espécies apresentou correlação positiva com a precipitação ($r_s = 0,26$; $p = 0,04$), ao contrário das espécies ADM, que apresentaram uma correlação negativa significativa ($r_s = - 0,29$; $p = 0,02$).

A queda foliar das espécies BDM iniciou-se do meio para o final da estação chuvosa e no início da estação seca (Figs. 4D, E). Esse comportamento repetiu-se nos dois anos de estudo e, no mês de agosto de cada ano, essas plantas já estavam quase totalmente sem folhas (Fig. 4C).

Nas duas espécies sempre-verdes, *Capparis flexuosa* e *Licania rigida*, os eventos vegetativos não mostraram um padrão claro, tendo em vista que tanto o brotamento quanto a queda foliar ocorreram em diferentes épocas do ano (Fig. 5A), embora, o brotamento tenha sido mais comum na estação seca. A floração nessas espécies ocorreu durante a estação seca e a frutificação na transição de estação seca para a chuvosa em *C. flexuosa* (Fig. 5B).

A floração nas espécies BDM ocorreu na transição da estação seca para a chuvosa ou durante a estação seca, enquanto que nas ADM a floração foi restrita à estação úmida (Fig. 6A, B), exceto no caso de *Myracrodruon urundeuva*, *Ziziphus joazeiro*, *Mimosa ophthalmocentra* e *Anadenanthera colubrina*, que apresentaram alguns indivíduos em floração no final da estação seca. A indução da floração das espécies ADM pela precipitação é indicada por sua forte correlação positiva ($r_s = 0,56$; $p < 0,001$), ao contrário das espécies BDM, que não apresentou esta correlação significativa ($r_s = 0,02$; $p = 0,89$).

A frutificação das espécies foi contínua em ambos os grupos de densidade (Fig. 6C, D) e parece variar em função dos modos de dispersão dos frutos (Fig. 6E, F). Das sete espécies BDM cinco possuem frutos autocóricos e zoocóricos (Tabela 1) e essas espécies frutificaram ou no final da estação seca e/ ou no início da estação chuvosa, como *Spondias tuberosa* e *Commiphora leptophloeos*, entretanto, só dispersaram seus frutos durante a estação chuvosa. Este tipo de comportamento nas espécies BDM levou a uma alta correlação da frutificação com a precipitação ($r_s = 0,60$; $p < 0,001$). As duas espécies BDM, *Pseudobombax marginatum*

e *Amburana cearensis*, que floresceram no início da estação seca e frutificaram logo em seguida possuem frutos anemocóricos.

A frutificação das espécies ADM apresentou também correlação com a precipitação ($r_s = 0,28$; $p = 0,02$). Das 15 espécies decíduas ADM, oito são autocóricas e a frutificação dessas espécies tendeu a ocorrer na estação chuvosa, embora algumas, como *Poincianella pyramidalis* e *Sebastiania macrocarpa*, iniciaram a frutificação ainda na estação chuvosa e permaneceram com seus frutos durante parte da estação seca. Das espécies zoocóricas, *Ziziphus joazeiro* iniciou a frutificação no fim da estação seca, embora só tenha dispersado seus frutos durante a estação chuvosa, enquanto que *Rollinia leptopetala*, produziu e dispersou seus frutos durante a estação chuvosa. Dentre as espécies anemocóricas *Myracrodruon urundeuva* e *Aspidosperma pyrifolium* frutificaram durante a estação seca.

4. Discussão

4.1. Eventos vegetativos

Foi possível caracterizar três grupos de espécies que apresentaram características fenológicas, de densidade de madeira e de potencial hídrico diferentes entre os grupos. As espécies decíduas, que se dividiram em dois grupos, de baixa e alta densidade de madeira, e as sempre-verdes, que também apresentaram alta densidade de madeira, assim como tem sido verificado em outros estudos (Borchert 1994a; Rivera et al. 2002).

Plantas BDM e alta capacidade de armazenamento de água no caule tenderam a brotar no final da estação seca e início da estação chuvosa e iniciaram a queda foliar ainda durante a estação chuvosa. Estes resultados levantam algumas questões, embora, para responder tais questões seriam necessários outros estudos, inclusive experimentais, mas, é possível fazer algumas considerações.

A primeira questão seria: por que as espécies BDM iniciaram o brotamento ainda na estação seca? Há dois tipos de respostas que não são excludentes. A primeira refere-se à limitação física, pois para a planta brotar durante a estação seca é necessário que ela armazene ou obtenha água de outra forma (Holbrook et al. 1995). Existem três principais formas de obter essa água: 1) crescimento radicular e exploração da água do subsolo (Mooney et al. 1995; Borchert 1994a; Holbrook et al. 1995; Pratt et al. 2007; Jackson et al. 2007); 2) absorção foliar da água do orvalho (Burgess e Dawson 2004; Breshears et al. 2008; Munné-Bosch 2009); e 3) armazenamento de água dentro dos tecidos da planta (Daubernmire 1972; Reich e Borchert 1982; 1984; Borchert 1994a; 1999; Borchert e Rivera 2001). Este parece ser

o mecanismo mais plausível para explicar o comportamento fenológico observado nas plantas BDM, pois elas têm alta capacidade de armazenar água. O crescimento radicular para explorar a água do subsolo não é comumente observado em plantas BDM (Chapotin et al. 2006; Holbrook et al. 1995); enquanto a absorção da água do orvalho não poderia ocorrer, pois antes de brotarem as plantas estavam sem folhas.

Uma segunda resposta seria a estratégia evolutiva, na qual espécies de plantas teriam sido selecionadas para desencadear sua atividade vegetativa ou reprodutiva em determinada época do ano (Rathcke e Lacey 1985). Mesmo que esta seleção exista, ainda seria necessário algum mecanismo para prover água. Caso ela venha do armazenamento nas próprias plantas, elas deveriam ter baixa densidade de madeira.

De acordo com as estratégias evolutivas, existem diversas explicações ecológicas para a ocorrência do brotamento no final da estação seca. Alguns autores discutem que o brotamento durante a estação seca seria uma forma de a planta evitar danos por herbívoros (van Schaik et al. 1993; Coley e Barone 1996; Chapotin et al. 2006; Sloan et al. 2006), uma vez que em ambientes sazonalmente secos há uma escassez deles nesta estação (Woda 1988; Aide e Angulo-Sandoval 1997; Aide 1992; Coley e Barone 1996). Segundo Coley e Barone (1996), quando se inicia a estação chuvosa as plantas já estariam com suas folhas e desta forma poderiam iniciar a atividade fotossintética, enquanto os insetos herbívoros ainda estariam se desenvolvendo. Chapotin et al. (2006) confirmaram que plantas BDM podem utilizar a água armazenada para a produção de novas folhas e que o brotamento no final da estação seca seria vantajoso porque as plantas poderiam aproveitar as chuvas esporádicas que ocorrem nessa época.

A segunda questão (Por que as plantas BDM iniciam a queda foliar durante a estação chuvosa?) aparentemente, considera a queda foliar como uma desvantagem para a planta, pois perder folhas durante a estação chuvosa diminuiria a realização da fotossíntese. Entretanto, a perda de folhas seria uma estratégia da planta para evitar a perda de água durante a estação seca e armazená-la no período em que ela é abundante. Outra possível explicação é que, nesta estação, as plantas armazenam muita água para suportar a estação seca e ainda brotar e/ou florescer e seria mais vantajoso elas perderem suas folhas no final da estação chuvosa e início da seca (Borchert e Rivera 2001; Borchert et al. 2002), para reduzir a perda de água. Se elas permanecessem com as folhas não teriam mais água suficiente para iniciar a atividade vegetativa ou reprodutiva no final da estação seca (Rivera et al. 2002). Também evitariam que o sistema condutor fosse afetado, pois as paredes estreitas e frágeis dos vasos do xilema não suportariam forte pressão negativa (Sobrado 1993; Hacke et al. 2001; Swenson e Enquist 2007; Chave et al. 2009). Esta é uma explicação mais plausível, que mostra a importância da

permanência de uma grande quantidade de água armazenada no caule, como foi efetivamente verificado. Outra explicação é que a longevidade foliar pode ser determinada de acordo com a capacidade fotossintética (Reich et al. 2009). Plantas que tem alta taxa fotossintética possuem baixa área foliar específica e curta longevidade foliar, visto que essas plantas em um curto espaço de tempo recuperam a energia que foi investida na produção da folha (Wright et al. 2004). Assim, plantas com baixa densidade de madeira têm grande capacidade de condução de água devido aos vasos largos e de paredes estreitas das células condutoras do xilema (Hacke et al. 2001; Reich et al. 2003; Sobrado 1997; Enquist et al. 1999; Swenson e Enquist 2007), o que possibilita altas taxas fotossintéticas. Desta forma, quando a folha produz muito mais carboidratos do que a capacidade de acumulação dos drenos, ela pode entrar em senescência (Reich et al. 2009).

A terceira questão (Se as plantas BDM têm água armazenada por que não brotam novas folhas após a queda foliar?) segue a mesma lógica da segunda. Se elas brotassem estariam expondo suas folhas à longa estação seca e, desta forma, perderiam muita água para a atmosfera e não poderiam repor esta água naquela mesma estação. Isto poderia levar ao colapso dos vasos condutores devido à embolia (Sobrado 1993; Chave et al. 2009).

A quarta questão (Por que as plantas de baixa densidade iniciam o brotamento somente no final da estação seca?) parece remeter a diversos fatores ecológicos. O brotamento no final da estação seca seria mais vantajoso porque a estação chuvosa estaria mais próxima e, desta forma, a água investida na produção e manutenção de novas folhas, flores e frutos, poderia ser reposta em um tempo relativamente curto (Rivera et al. 2002; Elliott et al. 2006). Adicionalmente, as folhas maduras, que são fotossinteticamente mais eficientes, já estariam formadas quando se inicia a estação chuvosa e, desta forma, seria otimizado o ganho fotossintético durante esta curta estação (Rivera et al. 2002; Elliott et al. 2006). Sloan et al. (2006) comentaram que a precipitação, provavelmente, não foi o fator seletivo para determinar o brotamento e floração no fim da estação seca em plantas BDM de uma floresta tropical seca em Puerto Rico, USA.

Assim, como a planta “reconheceria” o final da estação seca? Vários trabalhos abordam esta questão (Borchert e Rivera 2001; Rivera e Borchert 2001; Rivera et al. 2002; Borchert et al. 2004; Chapotin et al. 2006; Sloan et al. 2006; Calle et al. 2010). As espécies teriam sido selecionadas para iniciarem suas atividades vegetativas e reprodutivas por indução do aumento do fotoperíodo que ocorre, justamente no final da estação seca. Este é o único fator ambiental que não varia entre anos e, portanto, é regular (Rivera et al. 2002). Esta explicação é suportada pela forte coincidência entre o aumento do fotoperíodo e a ocorrência dos eventos fenológicos e pela regularidade dos eventos fenológicos, sempre na mesma época

do ano. Entretanto, ainda não existem estudos que comprovem esta hipótese para as espécies da Caatinga. Portanto, seriam necessários estudos experimentais para poder fazer afirmações mais consistentes.

Ao contrário do que foi visto para as espécies BDM, as espécies decíduas ADM apresentaram comportamento fenológico e características morfofuncionais diretamente relacionadas à precipitação. O brotamento ocorreu a partir do início da estação chuvosa, exceto em duas espécies: *Ziziphus joazeiro* e *Mimosa ophthalmocentra*. Como as plantas dessas espécies são limitadas para armazenar água no caule devido a alta densidade de madeira, uma possível explicação para a obtenção de água seria o crescimento do sistema radicular para alcançar a água do subsolo, como ressaltam Frederic et al. (2005) ou armazenamento de água nas próprias raízes (Jackson et al. 2007). No fim da estação seca, *Ziziphus joazeiro* perdeu completamente suas folhas e em seguida iniciou-se o brotamento e floração, sincronicamente entre os indivíduos. Esse comportamento fenológico se enquadra no padrão descrito por Borchert (2000) para as espécies *brevedecíduas*, que perdem suas folhas por um período de algumas semanas no fim da estação seca e brota e floresce em seguida. Autores como Daubenmire (1972), Reich e Borchert (1982) e Borchert (1994a) explicam que à medida que as folhas vão se tornando mais velhas diminuem seu controle estomático e perdem mais água para a atmosfera do que a absorção pelas raízes; quando a planta perde totalmente suas folhas reduz a perda de água e a absorção pelas raízes torna-se positiva, assim a planta se reidrata e brota e floresce durante a estação seca.

O contínuo brotamento para as espécies ADM durante a estação chuvosa sugere que essas espécies estão em atividade sempre que tiverem água disponível no solo, ao contrário das espécies BDM que, mesmo apresentado altos valores de potencial hídrico, ou seja, água disponível dentro da planta, tiveram brotamento reduzido e início de senescência das folhas ainda na estação chuvosa. Outros fatores externos ou endógenos devem desencadear as fenofases nas espécies BDM.

O potencial hídrico das espécies decíduas ADM variou amplamente ao longo do ano (Ackerly 2004; Bucci et al. 2004), fato que se refletiu no brotamento e queda foliar (Borchert 1994 a; 1994b; 1994c). As plantas apresentaram contínuo brotamento durante a estação chuvosa, que diminuiu à medida que as chuvas foram cessando, ao passo que iniciou-se a queda foliar, como forma de evitar a perda de água. De acordo com Borchert (1994a), a queda foliar em plantas ADM pode ocorrer em função de variações do status hídrico, e este pode variar de acordo com a disponibilidade de água no solo, portanto, podendo variar em diferentes microhabitats.

Espécies decíduas que apresentam alta densidade de madeira investem grande parte de sua energia na construção de vasos com paredes reforçadas para suportar as variações do potencial hídrico durante a estação seca (Sobrado 1993; Enquist et al. 1999; Swenson e Enquist 2007; Chave et al. 2009). Ao longo da estação seca, à medida que solo vai secando, as plantas vão baixando cada vez mais o potencial hídrico para retirar a água remanescente (Borchert 1994a). Esta seria uma possível explicação da importância da alta densidade de madeira nessas plantas.

4.2. *Eventos reprodutivos*

A floração no final da estação seca e início da chuvosa tem sido comumente registrada em florestas sazonalmente secas (Frankie et al. 1974a, Justiniano e Fredericksen 2000), assim como foi registrado neste trabalho. Plantas que florescem no final da estação seca teriam a vantagem da redução da competição por polinizadores (Frankie et al. 1974b), tendo em vista que nesta época o número de espécies florescendo é inferior ao da estação chuvosa. Adicionalmente, Janzen (1967) e van Schaik et al. (1993) explicaram que, na estação seca, muitas plantas estão sem folhas, o que facilita a visualização das flores pelos polinizadores.

A época de floração representa um momento de grande importância para o sucesso reprodutivo (Rathcke e Lacey 1985). Portanto, pode estar diretamente relacionada às síndromes de dispersão, como observado nas espécies anemocóricas. Estas espécies tendem a florescer no final da estação chuvosa ou no início da estação seca, e a frutificar na estação seca, época mais propícia para a dispersão dos diásporos (Lampe et al. 1992), quando a maioria das plantas está sem folhas e os obstáculos para a dispersão são diminuídos (Lampe et al. 1992). Além disso, nesta época os ventos costumam ser mais fortes e podem transportar os diásporos por maior distância (Morellato et al. 1995). Ao contrário das espécies anemocóricas, as autocóricas tenderam a frutificar em plena estação chuvosa. Alguns autores explicam que muitas espécies autocóricas necessitam da água para liberar os diásporos (Griz e Machado 2001).

Plantas que florescem no final da estação seca, como *Spondias tuberosa* e *Commiphora leptophloeos*, que são zoocóricas, produzem frutos no final da estação seca e quando se inicia a estação chuvosa os frutos já estão formados e podem ser dispersos. Essa estratégia permite que as sementes sejam dispersas numa época em que há água é disponível, favorecendo o estabelecimento da plântula (Rathcke e Lacey 1985). Geralmente, espécies zoocóricas tendem dispersar seus frutos durante a estação chuvosa, uma vez que nesta época há uma maior quantidade de animais dispersores (Morellato et al. 1995).

De um modo geral, observa-se que, independente da densidade de madeira, a frutificação varia de acordo com os modos de dispersão, entretanto, as espécies que iniciam a frutificação durante a estação seca devem ter algum mecanismo para obtenção de água, que no caso das espécies de BDM deve ser a água armazenada na madeira.

5. Conclusão

De uma forma geral, verificou-se que as espécies BDM têm a capacidade de brotar independente das chuvas e apresentam alto potencial hídrico ao longo do ano, fato que não foi observado para espécies ADM, exceto para aquelas que podem ter um sistema radicular profundo (Holbrook et al. 1995). Estes resultados sugerem que outro fator, tal como o fotoperíodo, seja o indutor da fenologia destas espécies. Entretanto, para se confirmar isto são necessários estudos experimentais. Além das características analisados neste trabalho, o exame de outras do sistema radicular e das folhas devem contribuir para o entendimento do funcionamento das plantas da caatinga. Portanto, estudos que abordem estas características são necessários.

Agradecimentos

À Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária (IPA), por ter permitido e apoiado o trabalho de campo na Estação de Serra Talhada. Agradecemos aos órgãos financiadores deste trabalho, o CNPq, através do edital universal e a FACEPE, pela bolsa de doutorado do primeiro autor.

Referências

- Ackerly DD (2004) Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs* 74:25-44
- Aide TM (1992) Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica* 24:532–537
- Aide TM, Angulo-Sandoval P (1997) The effect of dry season irrigation on leaf phenology and the implications for herbivory in a tropical understory community. *Caribbean Journal of Science* 33:142–149
- Amorim IL, Sampaio EVSB, Araújo EL (2009) Fenologia de espécies lenhosas da caatinga do Seridó, RN. *Revista Árvore* 33:491-499

- Bach CS (2002) Phenological patterns in monsoon rainforests in the northern territory, Australia. *Austral Ecology* 27:477–489
- Barbosa DCA, Alves JLH, Prazeres SM, Paiva AMA (1989) Dados fenológicos de 10 espécies arbóreas de uma área de Caatinga (Alagoinha – PE). *Acta Botanica Brasilica* 3:109-117
- Barbosa DCA (1991) Crescimento de *Anadenanthera macrocarpa* (Benth.) Brenan (Leguminosae – Mimosoideae). *Phyton* 52:51-62
- Barbosa RI, Ferreira CAC (2004) Densidade básica da madeira de um ecossistema de “campina” em Roraima, Amazônia brasileira. *Acta Amazonica* 34:587-591
- Bencke CSC, Morellato LPC (2002) Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica* 25:269-275
- Borchert R (1994a) Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75:1437-1449
- Borchert R (1994b) Water status and development of tropical trees during seasonal drought. *Trees* 8:115-125
- Borchert R (1994c) Induction of rehydration and bud break by irrigation or rain in deciduous trees of a tropical dry forest in Costa Rica. *Trees* 8:198-204
- Borchert R (2000) Organismic and environmental controls of bud growth in tropical trees. In: Viemont JD, Crabbé J (eds) *Dormancy in plants: from whole plant behavior to cellular control*. CAB International, Wallingford, UK, pp 87-107
- Borchert R, Rivera G (2001) Photoperiodic control of seasonal development and dormancy in tropical stem succulent trees. *Tree Physiology* 21:213-221
- Borchert R, Rivera G, Hagnauer W (2002) Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica* 34:27-39
- Borchert R, Meyer SA, Felger RS, Porter-Bolland L (2004) Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forests. *Global Ecology and Biogeography* 13:409-425
- Borchert R (1999) Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA Journal* 20:239-247
- Breshears DD, McDowell NG, Goddard KL, Dayem KE, Martens SN, Meyer CW, Brown KM (2008) Foliar absorption of intercepted rainfall improves woody plant water status most during drought. *Ecology* 89:41–47
- Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Scholz FG, France AC, Bustamante M (2004) Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology* 24:891-899

- Bullock SH, Solís-Magallanes JA (1990) Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* 22:22-35
- Bunker DE, DeClerck F, Bradford JC, Colwell RK, Perfecto I, Phillips OL, Sankaran M, Naeem S (2005) Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest. *Science* 310:1029-1031
- Burgess SSO, Dawson TE (2004) The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D. Don): foliar uptake and prevention of dehydration. *Plant, Cell and Environment* 27:1023–1034
- Calle Z, Schlumpberger BO, Piedrahita L, Leftin A, Hammer SA, Tye A, Borchert R (2010) Seasonal variation in daily insolation induces synchronous bud break and flowering in the tropics. *Trees – Structure and Function*. doi: 10.1007/s00468-010-0456-3
- Chapotin SM, Razanameharizaka JH, Holbrook NM (2006) Baobab trees (*Adansonia*) in Madagascar use stored water to flush new leaves but not to support stomatal opening before the rain season. *New Phytologist* 169:549-559
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE (2009) Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12:351–366
- Coley JD, Barone JA (1996) Herbivory and plant defenses in the tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:305–335
- Daubernmire R (1972) Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. *Journal of Ecology* 60 147-170
- Elliott S, Baker JP, Borchert R (2006) Leaf flushing during the dry season: the paradox of Asian monsoon forests. *Global Ecology and Biogeography* 15:248-257
- Enquist BJ, West GB, Charnov EL, Brown JH (1999) Allometric scaling of production and life history variation in vascular plants. *Nature* 401:907–911
- Ferraz EMN, Rodal MJN, Sampaio EVSB, Pereira RCA (1998) Composição florística em trechos de vegetação de caatinga e brejo de altitude na região do Vale do Pajeú, Pernambuco. *Revista Brasileira de Botânica* 21:7-15
- Fournier LA (1974) Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24:422-423
- Fournier LA, Charpentier, C (1975) El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los arbores tropicales. *Turrialba* 25:45-48
- Frankie GW, Baker HG, Opler PA (1974a) Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62:881-913

- Frankie GW, Baker HG, Opler PA (1974b) Tropical plant phenology: applications for studies in community ecology. In: Lieth H (ed.) Phenology and seasonality modeling, Berlin: Springer-Verlag. pp 287-296
- Frederic CD, Goudiaby VA, Gimenez O, Diagne AL, Diouf M, Rocheteau A, Akpo LE (2005) Environmental influence on canopy phenology in the dry tropics. *Forest Ecology and Management* 215:319-328
- Gil PR (2002) *Wilderness – Earth’s last wild places*. Mexico: CEMEX
- Griz LMS, Machado ICS (2001) Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 17:303-321
- Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, Davis SD, McCulloh KA (2001) Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126:457–461
- Holbrook NM, Whitbeck JL, Mooney HA (1995) Drought responses of Neotropical dry forest trees. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds.) *Seasonally dry tropical forests*, Cambridge University Press, Cambridge, England, pp 243-276
- Jackson RB, Pockman WT, Hoffmann WA, Bleby TM, Armas C (2007) Structure and function of root systems. In: Pugnaire FI, Valladares F (eds) *Functional Plant Ecology*, 2^o ed., CRC Press (Taylor & Francis Group), U.S.A., pp 151-173
- Jacomine PKT, Cavalcanti AC, Burgos N, Pessoa, SCP, Silveira CO (1973) Levantamento exploratório – reconhecimento de solos do Estado de Pernambuco. Recife: EMBRAPA - Divisão de Pesquisa Pedológica, (Boletim Técnico, 26 – Pedologia, 14), 2^oV
- Janzen DH (1967) Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21:620-637
- Justiniano JM, Fredericksen TS (2000) Phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica* 32:276-281
- Lammi J (2009) Online photoperiod calculator. <http://www.nic.fi/~benefon/sun.php3>. Accessed on: 03/05/2010
- Lampe MG, Bergeron Y, Mcneil R, Leduc A (1992) Seasonal flowering and fruiting patterns in tropical semi-arid vegetation of northeastern Venezuela. *Biotropica* 24:64-76
- Leal IR, Silva JMC, Tabarelli M, Lacher Jr, TE (2005) Mudando o curso da conservação da biodiversidade na Caatinga do Nordeste do Brasil. *Megadiversidade* 1:140-146
- Lieth H (1974) Introduction to phenology and the modeling of seasonality. In: Lieth H (ed) *Phenology and seasonality modeling*, Ecological Studies 8. Berlin: Springer-Verag, pp 3-19

- Lima ALA, Rodal MJN (2010) Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. *Journal of Arid Environment* 74:1363-1373. doi:10.1016/j.jaridenv.2010.05.009
- Machado ICS, Barros LM, Sampaio EVSB (1997) Phenology of caatinga at Serra Talhada, PE, northeastern Brazil. *Biotropica* 29:57-68
- Markestijn L, Poorter L (2009) Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *Journal of Ecology* 97:311-325
- McLaren KP, McDonald MA (2005) Seasonal patterns of flowering and fruiting in a dry tropical forest in Jamaica. *Biotropica* 37:584–590
- Melo N (1988) Áreas de exceção da Paraíba e dos Sertões de Pernambuco. SUDENE, PSU/SER, Recife: SUDENE (Série de estudos regionais, 19)
- Mooney HA, Bullock SH, Medina E (1995) Introduction. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds) *Seasonally dry tropical forests*, Cambridge University Press, Cambridge, England, pp 1-8
- Morellato LPC (1995) Os frutos e a dispersão de sementes. In: Morellato LPC, Leitão-Filho HF (eds) *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Editora da UNICAMP, Campinas, SP, pp 64-65
- Munné-Bosch S (2010) Direct foliar absorption of rainfall water and its biological significance in dryland ecosystems. *Journal of Arid Environments* 74: 417-418
- Opler PA, Frankie GW, Baker HG (1976) Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3:231-236
- Pereira RMA, Araújo-Filho JA, Lima RV, Paulho FDG, Lima AON, Araújo ZB (1989) Estudo fenológico de algumas espécies lenhosas e herbáceas da caatinga. *Ciência Agrônômica* 20:11-20
- Pratt RB, Jacobsen AL, Ewers FW, Davis SD (2007) Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral. *New Phytologist* 174:787–798
- Rathcke B, Lacey EP (1985) Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:179-214
- Reich PB, Borchert R (1982) Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology* 63:294-299

- Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, Craine JM, Oleksyn J, Westoby M, Walters MB (2003) The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164:143-164
- Reich PB, Falster DS, Ellsworth DS, Wright IJ, Westoby M, Oleksyn J, Lee TD (2009) Controls on declining carbon balance with leaf age among 10 woody species in Australian woodland: do leaves have zero net carbon balances when they die? *New Phytologist* 183:153-166
- Rivera G, Borchert R (2001) Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium collections. *Tree Physiologist* 21:201-212
- Rivera G, Elliott S, Caldas LS, Nicolssi G, Coradin VTR, Borchert R (2002) Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. *Trees* 16:445-456
- Sampaio EVSB (1995) Overview of the Brazilian Caatinga. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, United States, pp 35-63
- Silberbauer-Gottsberger I (2001) A hectare of Cerrado. II. Flowering and fruiting of thick-stemmed wood species. *Phyton* 41:129-158
- Sloan SA, Zimmerman JK, Sabat AM (2006) Phenology of *Plumeria alba* and its herbivores in a tropical dry forest. *Biotropica* 39:195-201
- Sobrado MA (1993) Trade-off between water transport efficiency and leaf life-span in a tropical dry forest. *Oecologia* 96:19-23
- Sobrado MA (1997) Embolism vulnerability in drought-deciduous and evergreen species of a tropical dry forest. *Acta Oecologica* 18:383-391
- Stratton L, Goldstein G, Meinzer FC (2000) Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant, Cell and Environment* 23:99-106
- Swenson NG, Enquist BJ (2007) Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany* 94:451-459
- Trugilho PF, Silva DA, Frazão FJL, Matos JLM (1990) Comparação de métodos de determinação da densidade básica em madeira. *Acta Amazonica* 20:307-319
- Van der Pijl L (1982) *Principles of dispersal in higher plants*. Springer – Verlag, New York

- Van Schaik CP, Terborgh JW, Wright SJ (1993) The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:353-377
- Williams RJ, Myers BA, Muller WJ, Duff GA, Eamus D (1997) Leaf phenology of woody species in a north Australian Tropical Savanna. *Ecology* 78:2542-2558
- Wolda H (1988) Insect seasonality: Why? *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:1–18
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821-827
- Zar JH (1996) *Biostatistical analysis*. (3rd ed.). Prentice-Hall, New York

Lista de Tabelas

Tabela 1: Lista de espécies observadas quanto à fenologia, potencial hídrico e densidade de madeira, com suas respectivas famílias e modo de dispersão (anemo = anemocórica, auto = autocórica, zoo = zoocórica) no município de Serra Talhada, Pernambuco, Brasil.

Espécies	Número de indivíduos	Família	Modo de dispersão
<i>Amburana cearensis</i> (Allemão) A.C.Sm.	15	Fabaceae	Anemo
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenam	11	Fabaceae	Auto
<i>Aspidosperma pyriforme</i> Mart.	11	Apocynaceae	Anemo
<i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong.) Steud.	12	Fabaceae	Auto
<i>Capparis flexuosa</i> Vell.	12	Capparaceae	Zoo
<i>Combretum pisonioides</i> Taub.	2	Combretaceae	Anemo
<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) Gillet.	13	Burseraceae	Zoo
<i>Cordia leucocephala</i> Moric.	10	Boraginaceae	Zoo
<i>Croton blanchetianus</i> Baill.	12	Euphorbiaceae	Auto
<i>Croton rhamnifolioides</i> Pax and K.Hoffm.	12	Euphorbiaceae	Auto
<i>Jatropha mollissima</i> (Pohl) Baill.	9	Euphorbiaceae	Auto
<i>Licania rigida</i> Benth.	2	Chrysobalanaceae	Zoo
<i>Manihot dichotoma</i> Ule	13	Euphorbiaceae	Auto
<i>Mimosa ophthalmocentra</i> Mart. ex Benth.	15	Fabaceae	Auto
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	13	Anacardiaceae	Anemo
<i>Piptadenia stipulacea</i> (Benth.) Ducke	9	Fabaceae	Auto
<i>Poincianella pyramidalis</i> (Tul.) L. P. Queiroz	21	Fabaceae	Auto
<i>Pseudobombax marginatum</i> (A. St.-Hil., Juss. & Cambess.) A. Robyns	15	Malvaceae	Anemo
<i>Rollinia leptopetala</i> R. E. Fr.	12	Annonaceae	Zoo
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	11	Euphorbiaceae	Auto
<i>Schinopsis brasiliensis</i> Engl.	8	Anacardiaceae	Anemo
<i>Sebastiania macrocarpa</i> Müll. Arg.	7	Euphorbiaceae	Auto
<i>Spondias tuberosa</i> Arruda	11	Anacardiaceae	Zoo
<i>Ziziphus joazeiro</i> Mart.	8	Rhamnaceae	Zoo

Lista de Figuras

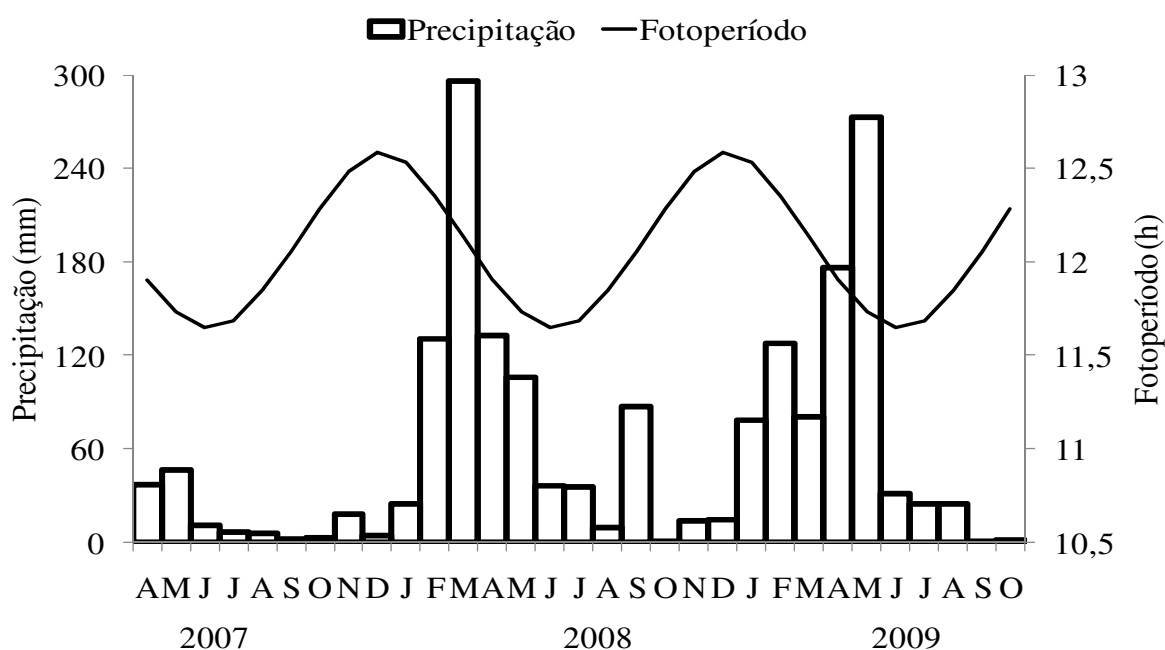


Figura 1. Precipitação mensal acumulada e fotoperíodo médio mensal do município de Serra Talhada, Pernambuco, Brasil.

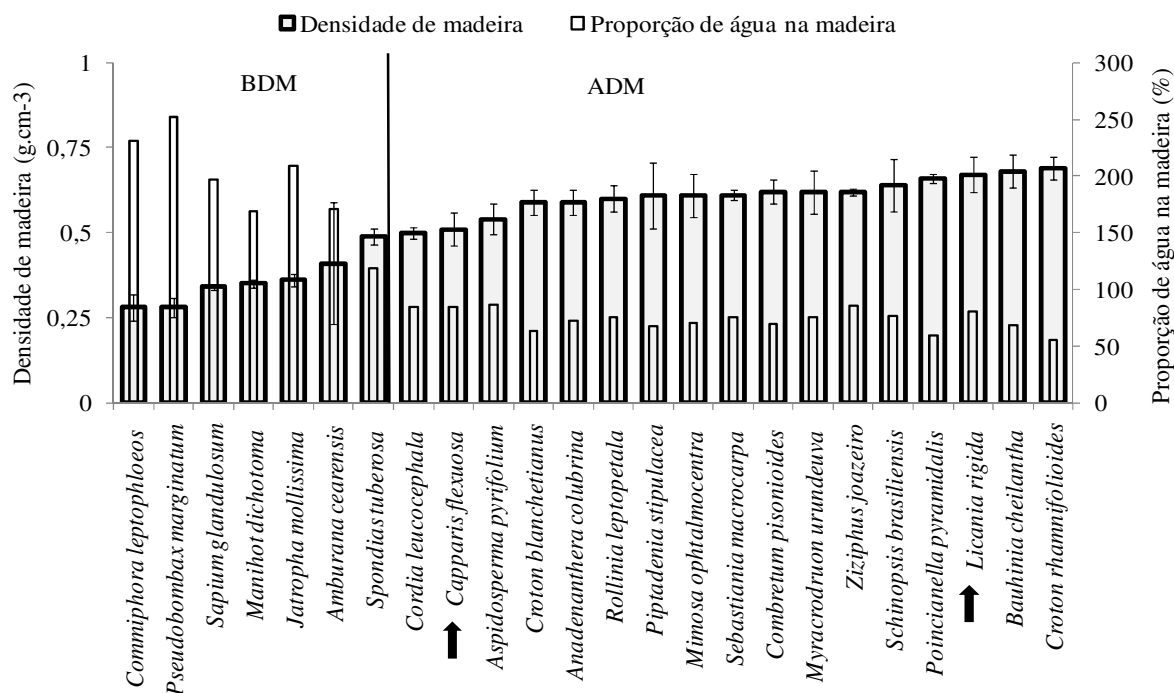


Figura 2. Densidade média da madeira com os desvios padrões e quantidade de água armazenada na madeira saturada, por espécie, em uma área de caatinga, no município de Serra Talhada, Pernambuco, Brasil. Seta preta aponta para as espécies sempre-verdes. BDM = baixa densidade de madeira; ADM = alta densidade de madeira.

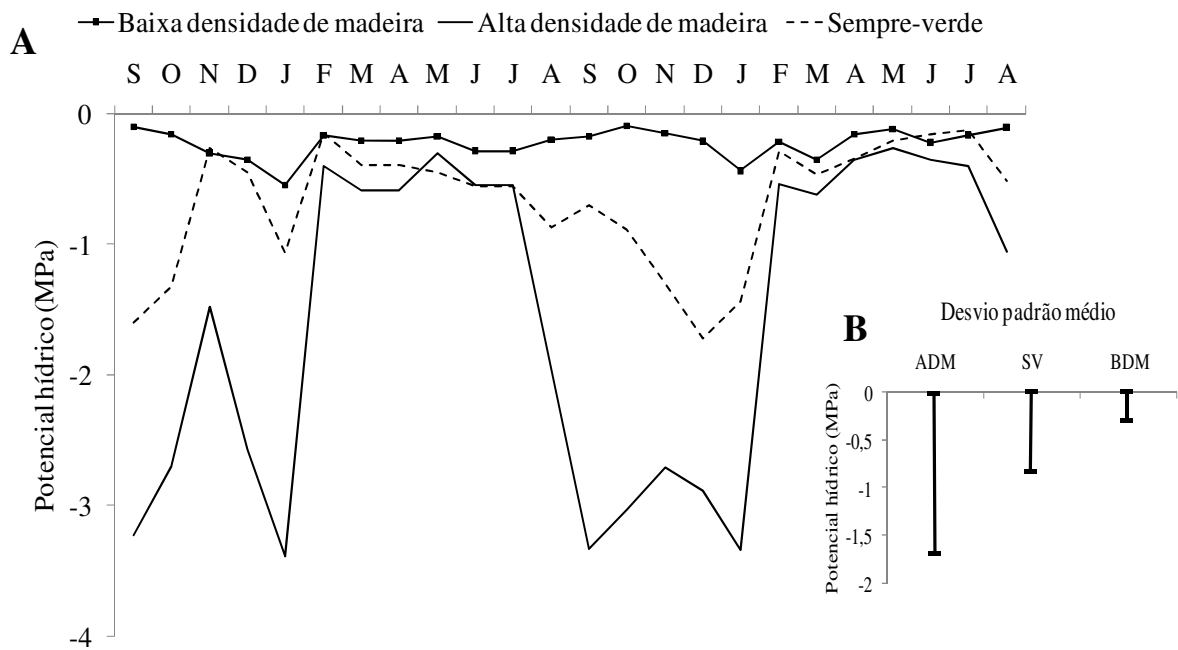


Figura 3. Em A, potencial hídrico médio das espécies de baixa densidade de madeira (BDM), alta densidade de madeira (ADM) e das espécies sempre-verdes (SV). Em B, desvio padrão médio do potencial hídrico. Serra Talhada, Pernambuco, Brasil.

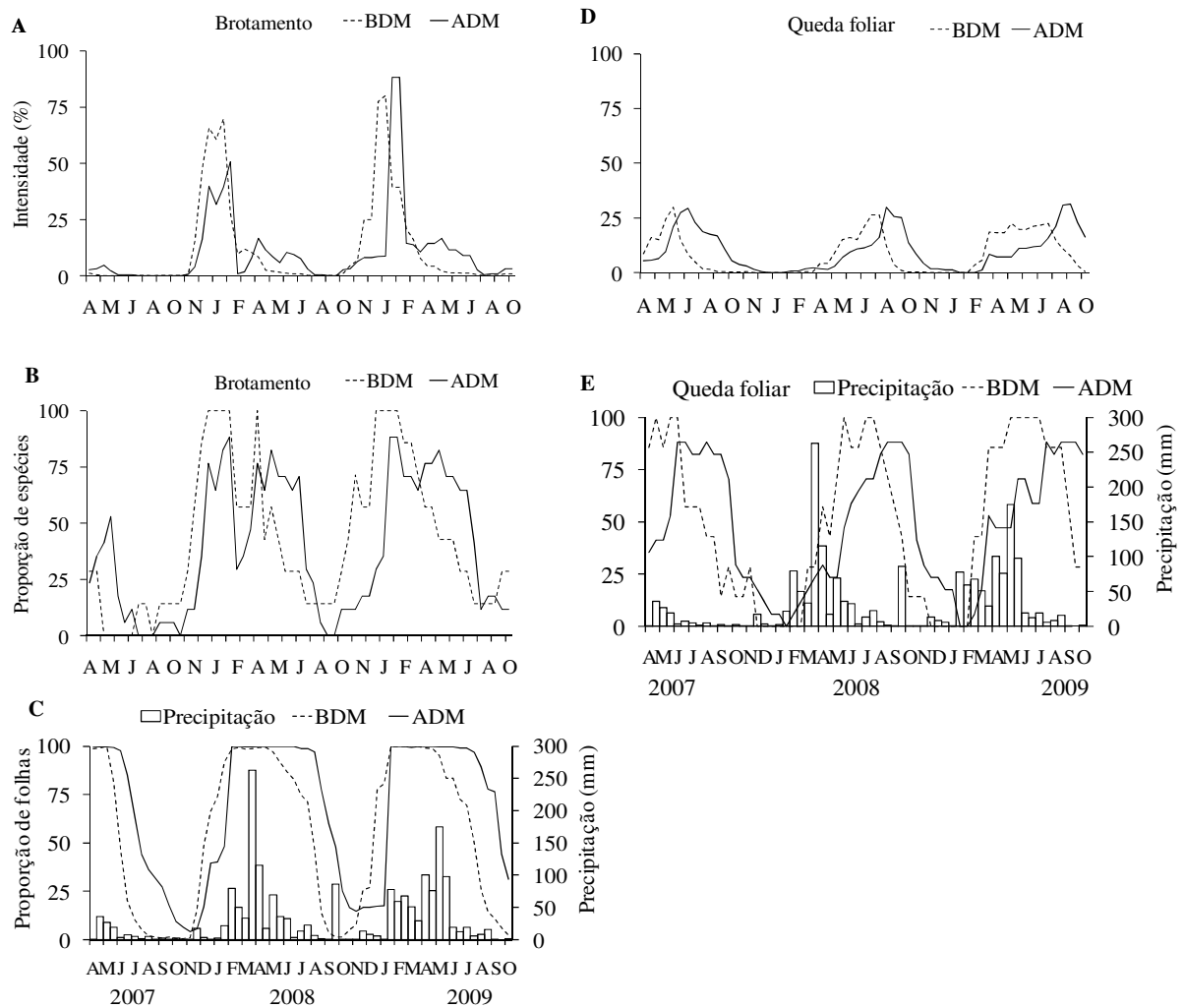


Figura 4. Eventos vegetativos das sete espécies de baixa densidade de madeira (BDM) e das 15 espécies de alta densidade de madeira (ADM). Em A e D, intensidade das fenofases, em B e E, proporção das espécies nas fenofases, e em C, proporção de folhas nas copas das plantas. Serra Talhada, Pernambuco, Brasil.

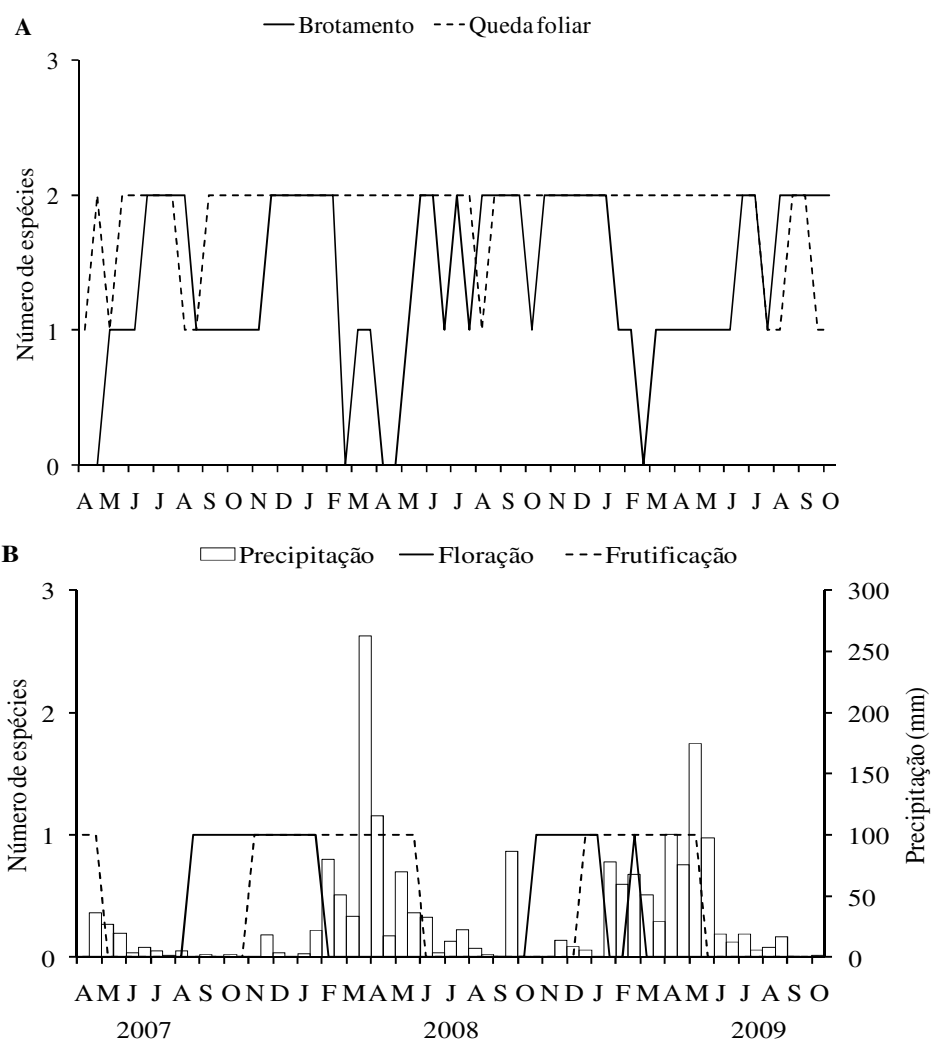


Figura 5. Número de espécies sempre-verdes em brotamento e queda foliar, em A, e floração e frutificação, em B. Serra Talhada, Pernambuco, Brasil.

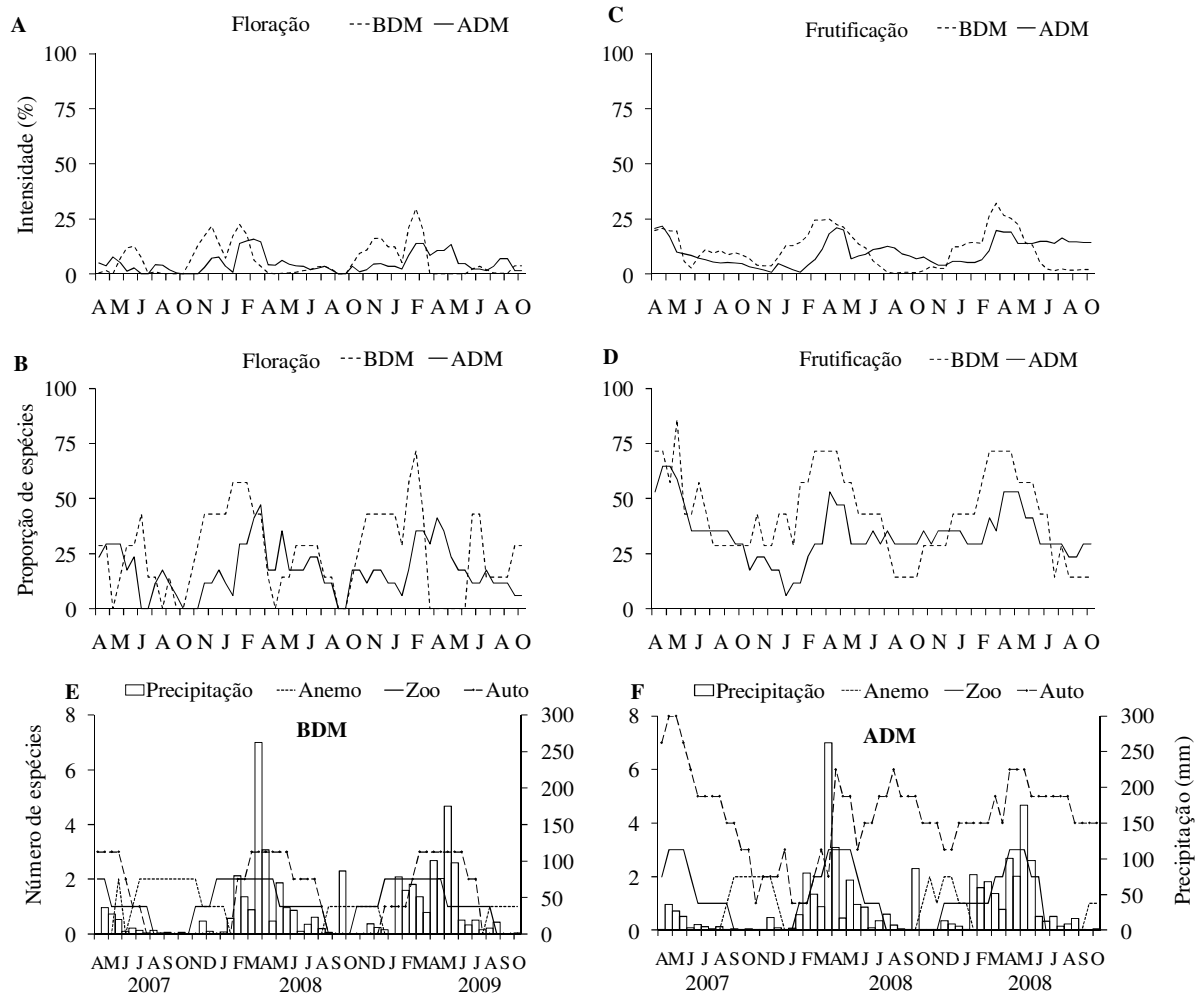
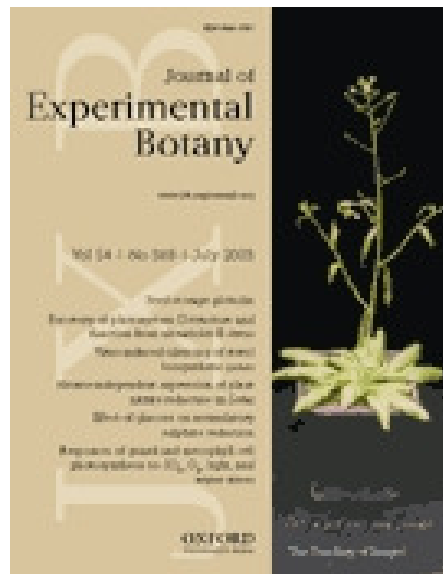


Figura 6. Eventos reprodutivos das sete espécies baixa densidade de madeira (BDM) e das 15 espécies de alta densidade de madeira (ADM). Em A e C, intensidade das fenofases, em B e D, proporção das espécies nas fenofases, e em E e F, número de espécies por modo de dispersão. Serra Talhada, Pernambuco, Brasil.

MANUSCRITO II

A SER ENVIADO AO PERIÓDICO: Journal of Experimental Botany



Efeito da irrigação durante a estação seca na fenologia de espécies lenhosas da Caatinga,
Nordeste do Brasil

A. L. A. Lima^{*1}, E. V. S. B. Sampaio², C. C. Castro¹, M. J. N. Rodal¹, A. C. D. Antonino², A.
L. Melo³

¹Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE). Departamento de Biologia/Área de Botânica. Rua Dom Manoel de Medeiros s/n, Dois Irmãos, cep: 52171-900. Recife, Pernambuco-Brasil.

²Universidade Federal de Pernambuco (UFPE). Centro de Tecnologia, Departamento de Energia Nuclear. Av. Prof. Luís Freire 1000, Cidade Universitária. cep: 50740-540 - Recife, PE - Brasil

³Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE). Unidade Acadêmica de Serra Talhada (UAST).

*Corresponding author: Tel. 00 31 81 3320 6308; fax 00 31 81 3320 6300

E-mail address: andrelimabotanica@yahoo.com.br

Resumo

Em ambientes sazonalmente secos, a chuva tem sido registrada como o principal fator que desencadeia o brotamento e floração em plantas lenhosas. Entretanto, espécies de baixa densidade de madeira (BDM), que armazenam grande quantidade de água no caule e apresentam alto potencial hídrico ao longo do ano, produzem folhas e flores durante a estação seca. Este tipo de comportamento tem sido relacionado ao aumento do fotoperíodo nesta época. Com o objetivo de testar a influência da disponibilidade de água em plantas lenhosas da caatinga, a fenologia, o potencial hídrico e a densidade de madeira foram avaliados em 22 espécies ocorrentes em uma área irrigada e outra sem irrigação. No início da estação seca, de agosto a outubro/2008, época em que o fotoperíodo ainda é curto, foram adicionados 500 mm de água em cada uma de três parcelas, totalizando 300 m², durante 12 semanas. Observações fenológicas (brotamento e queda foliar, floração e frutificação) foram realizadas entre novembro/2007 e junho/2009, em ambas as áreas, e o potencial hídrico do caule foi medido antes amanhecer durante o período de irrigação. Antes da irrigação e na área controle, espécies de alta densidade de madeira (ADM) brotaram e floresceram somente quando choveu e o potencial hídrico foi muito negativo na área controle (< -3 MPa), enquanto que após a irrigação permaneceram maior tempo com as folhas, muitas delas brotaram e floresceram e o potencial hídrico foi em torno de $-1,2$ MPa. Por outro lado, a fenologia das espécies BDM, na área irrigada, não diferiu daquela da área controle, não ocorreu brotamento e floração com a irrigação, somente no fim da estação seca, sugerindo que o fotoperíodo induziu estas fenofases, e apresentaram potencial hídrico elevado em ambas as áreas ($> -0,3$ MPa). Estes resultados confirmam a hipótese de que a fenologia de espécies BDM não é induzida pela disponibilidade de água no solo e indica o fotoperíodo como fator desencadeador, enquanto que as fenofases das ADM são influenciadas pela disponibilidade de água no solo.

Palavras-chave: armazenamento de água no caule, brotamento na estação seca, densidade de madeira, fotoperíodo, potencial hídrico, semi-árido.

Introdução

Apesar de a precipitação ser o principal fator regulador do comportamento fenológico das plantas, existe uma grande diversidade de padrões fenológicos e fisiológicos nas florestas tropicais secas (Frankie *et al.*, 1974; Reich e Borchert, 1984; Bullock e Solís-Magallanes, 1990; Justiniano e Fredericksen, 2000). Algumas espécies lenhosas podem desencadear suas atividades reprodutivas e vegetativas independentemente da ocorrência sazonal da precipitação (Jolly *et al.*, 2004; Otieno *et al.*, 2005; Elliott *et al.*, 2006; Williams *et al.*, 2008). Este fato tem levado pesquisadores a investigar quais fatores ambientais e mecanismos fisiológicos e morfológicos estão relacionados a este comportamento (Borchert, 1994a, b, c; Rivera e Borchert, 2001; Rivera *et al.*, 2002).

As florestas tropicais secas são caracterizadas por altas temperaturas, uma longa estação seca e chuvas concentradas em poucos meses (Mooney *et al.*, 1995), características que resultam em estresse às plantas (Mooney *et al.*, 1995). Para entender o funcionamento e as respostas das plantas a estas condições ambientais, vários estudos têm abordado aspectos fenológicos, fisiológicos e estruturais (Holbrook *et al.*, 1995; Eamus, 1999; Stratton *et al.*, 2000; Baker *et al.*, 2002; Chapotin *et al.*, 2006) e indicam que as plantas apresentam um conjunto de características associadas que se refletem nos padrões fenológicos das espécies.

A fenologia de espécies lenhosas de florestas tropicais secas varia em função de diversos fatores, como disponibilidade de água no solo, potencial hídrico foliar e do caule, estrutura e longevidade foliar, profundidade do sistema radicular, capacidade de armazenamento de água nos tecidos da planta e densidade de madeira (Borchert, 1994a; Holbrook *et al.*, 1995; Hacke *et al.*, 2001; Pavón e Briones, 2001; Borchert *et al.*, 2002; Rivera *et al.*, 2002; Frederic *et al.*, 2005; Singh e Kushwaha, 2005). Segundo Borchert (1994a), espécies decíduas de baixa densidade de madeira brotam e florescem durante a estação seca graças à capacidade de armazenar água e manter o potencial hídrico elevado durante o ano. Espécies que apresentam este mecanismo podem ter sido selecionadas em função dos padrões de dispersão, que podem variar em função da melhor época para a dispersão do diásporo (Lampe *et al.*, 1992; Griz e Machado, 2001), como por exemplo, espécies zoocóricas tendem a dispersar seus frutos durante a estação chuvosa, época em que há maior quantidade de animais dispersores e as anemocóricas durante a estação seca, quando os ventos são mais fortes (Morellato *et al.*, 1995).

Borchert e Rivera (2001) mostraram que o brotamento em espécies de baixa densidade de madeira ocorre em função do aumento do comprimento do dia. O fotoperíodo funciona como um sinalizador ambiental para iniciar a atividade dos meristemas (Holbrook *et al.*,

1995). Esta afirmativa é reforçada pela alta sincronia intra-específica e baixa variabilidade inter-anual na época de ocorrência da fenofase e pelo brotamento desencadeado com o aumento do fotoperíodo e não com a ocorrência de chuva (Borchert e Rivera, 2001; Rivera e Borchert, 2001; Rivera *et al.*, 2002; Borchert *et al.*, 2005). O fotoperíodo é o único fator ambiental que apresenta oscilações constantes de um ano a outro em uma mesma latitude e independe da variação sazonal do clima (Borchert *et al.*, 2005; Calle *et al.*, 2010).

Recentemente, Lima e Rodal (2010), estudando a fenologia de espécies lenhosas de caatinga, região semi-árida do Nordeste do Brasil, sugeriram que o fotoperíodo é o fator indutor do brotamento e floração em espécies decíduas de baixa densidade de madeira, que apresentam estas fenofases no final da estação seca, diferentemente das decíduas de alta densidade de madeira, que desencadeiam aquelas fenofases durante a estação chuvosa. Além dessas, os autores apontam o grupo das espécies sempre-verdes, que também brotam e florescem na estação seca e/ou transição desta estação para a chuvosa. Trabalhos de fenologia na caatinga são escassos (Barbosa *et al.*, 1989; Pereira *et al.*, 1989; Machado *et al.*, 1997; Griz e Machado, 2001; Amorim *et al.*, 2009) e apontam a precipitação como principal fator desencadeador das fenofases, mas também mostram que algumas espécies parecem não responder diretamente à precipitação. Para confirmar a influência do fotoperíodo em espécies de baixa densidade de madeira da caatinga são necessários estudos experimentais.

Diante disto, levanta-se a seguinte questão: será que a irrigação irá desencadear o brotamento ou floração em espécies lenhosas da caatinga que estão sujeitas a uma longa e severa estação seca? O presente estudo teve como objetivo testar a hipótese de que a irrigação no início da estação seca irá disparar o brotamento e o florescimento das espécies de alta densidade de madeira, uma vez que dependem da disponibilidade de água para iniciar estas fenofases. As espécies de baixa densidade de madeira, por outro lado, não brotariam ou floresceriam, pois são mais sensíveis a mudanças no fotoperíodo do que a disponibilidade de água no solo.

Material e métodos

Área de estudo

O trabalho foi realizado na Estação Experimental Lauro Bezerra (7°59'00''S, 38°19'16''W), pertencente à Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária (IPA), no município de Serra Talhada, Pernambuco. A Estação tem altitudes variando de 500 m a 700 m e como solos predominantes Luvisolos fase pedregosa e Neossolos Litólicos eutróficos (Jacomine *et al.*,

1973). A precipitação média anual varia entre 600 e 700 mm e a temperatura média em torno de 26°C (Melo, 1988). Dados de precipitação do período novembro de 2007 a junho de 2009 (Fig. 1) foram obtidos a partir do site do Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (<http://www6.cptec.inpe.br/proclima/>) e de fotoperíodo segundo Lammi (2009).

A precipitação não variou muito de um ano a outro, exceto pela chuva anormal que ocorreu no mês de setembro de 2008 (Fig. 1A). Nos anos de 2008 e 2009 os valores de precipitação ultrapassaram os 800 mm em cada ano. Em 2008, 75% da precipitação ocorreu entre os meses de fevereiro e maio e, em 2009, 80% da precipitação ocorreu entre os meses de janeiro e maio. Durante o período de irrigação choveu 96 mm, entretanto, 87% ocorreu em um único dia (26/09/2008). A variação anual do fotoperíodo é em torno de 55 minutos e o dia com menor fotoperíodo, em junho, é de 11:32 horas e o de maior, em dezembro, é de 12:27 horas (Fig. 1A).

De acordo com Gil (em desenvolvimento), a vegetação da área de estudo apresenta cerca de 50% dos indivíduos com diâmetro do caule ao nível do solo (DNS) entre 3 e 6 cm, característica comum a várias fitofisionomias de caatinga. A densidade do componente lenhoso (árvores e arbustos com DNS > 3cm) é de 1619 plantas por hectare e área basal de 23,6 m².ha⁻¹ e o porte arbóreo, com emergentes entre 9 e 10 m de altura, pertencentes a indivíduos de *Schinopsis brasiliensis*, *Myracrodruon urundeuva*, *Anadenanthera colubrina*, *Amburana cearensis* e *Commiphora leptophloeos*. O dossel varia entre 4 e 5 m de altura, sendo formado basicamente por *Poincianella pyramidalis*, *Aspidosperma pyrifolium*, *Baunhia cheilanta* e *Manihot dichotoma*. As espécies mais abundantes do sub-dossel (< 3m de altura) são *Croton blanchetianus*, *Sebastiania macrocarpa*, *Rollinia leptopetala*, *Jatropha mollissima*, *Combretum pisonioides* e *Mimosa ophthalmocentra*. A lista de espécies incluídas no presente estudo está na Tabela 1.

Experimento de irrigação

Foram selecionadas três parcelas de 10 x 10 m cada uma para serem irrigadas e quatro áreas controles, sem irrigação. As áreas controles não foram delimitadas em parcelas, uma vez que, neste caso, incluiria indivíduos jovens, e este trabalho também objetivou-se determinar a fenologia reprodutiva das espécies. Então, procurou incluir na amostra indivíduos adultos, aumentando a chance de observar as fenofases reprodutivas. A distância entre as áreas controle foi de no máximo 30 metros. A distância entre as parcelas irrigadas foi de, no máximo, 50 m, e dessas para as não irrigadas foi de, aproximadamente, 100 m. O critério para a delimitação dessas parcelas foi baseado na presença de indivíduos de espécies que

apresentassem baixa densidade da madeira, como *Amburana cearensis* (Allemão) A.C.Sm., *Commiphora leptophloeos* (Mart.) Gillet e *Manihot cf. epruinosa* Pax & K.Hoffm. e que brotassem e/ou florescessem na estação seca (Lima e Rodal, 2010). Além disso, optou-se por áreas planas para evitar que a água de irrigação escoasse. Todos os indivíduos lenhosos com diâmetro do caule ao nível do solo ≥ 3 cm e altura > 1 m, de acordo com a metodologia proposta por Rodal *et al.* (1992), foram marcados para as observações de fenologia.

A irrigação foi realizada semanalmente de agosto a outubro de 2008, período no qual diminuíram as chuvas e que tem fotoperíodo crescente a partir do fim de junho. A irrigação simulou a continuidade do período de chuva (Fig. 1). As parcelas foram irrigadas com caminhão pipa, usando-se uma mangueira acionada manualmente, tendo-se o cuidado de distribuição mais uniformemente possível da água para evitar sua saída da parcela. Um total de 500 mm de água foi adicionado nas parcelas, durante 12 semanas, correspondendo em média a 42 mm por semana, sempre em um único dia por semana e pela manhã, totalizando 150 mil litros de água, equivalendo a, aproximadamente, 70% da precipitação anual.

A quantidade de água de irrigação foi somada à precipitação dos meses de agosto a outubro de 2008 para efetuar a análise estatística.

Umidade do solo e umidade e temperatura do ar

Coletas de solos foram feitas quinzenalmente, na mesma data das observações fenológicas e sempre no mesmo horário (entre 5:30 e 7:00 horas), retirando-se duas amostras por parcela, na camada de 0 a 20 cm de profundidade, com um cilindro oco de ferro de 2,5 cm de diâmetro. As amostras foram acondicionadas em sacos opacos lacrados e levadas ao laboratório. A quantidade de água do solo foi determinada gravimetricamente, utilizando-se uma balança digital, com precisão de 0,005 g, conforme método adotado por Lampe *et al.* (1992). Nos resultados são apresentados valores proporcionais da água em relação ao peso seco do solo (Righes *et al.* 2003).

Medidas de umidade relativa e a temperatura do ar foram obtidas de um sensor *data log*, modelo HOBO Pro Series Temp, RH (C) 1998 ONSET, instalado a uma altura de três metros do solo e a uma distância de 100 metros da área irrigada. Os dados foram registrados em intervalos de uma hora, de maio de 2008 a janeiro de 2009, e foram periodicamente transferidos para um computador para o cálculo das médias mensais.

Os dados de temperatura e umidade relativa do ar foram avaliados, estatisticamente, a partir da correlação de Spearman (Zar, 1996).

A umidade relativa do ar média variou de 48% no fim da estação seca a 86% durante a estação chuvosa e a temperatura média mensal variou de 20°C, em junho de 2008, a 30°C, em novembro de 2008 (Fig. 1B). Essas variáveis foram inversamente relacionadas ($r_s = -0,93$; $p < 0,001$). Ao longo do dia, a umidade relativa do ar e a temperatura oscilaram muito, como no fim da estação seca, entre novembro e dezembro de 2008, quando foram registrados valores de umidades inferiores a 10% e de temperatura superiores a 40°C, durante o dia, e acima de 90% e abaixo de 16°C, à noite.

Densidade da madeira

Dados de densidade da madeira foram compilados de Lima *et al.* (no prelo), exceto três espécies (*Alibertia* sp., *Aspidosperma cuspa*, *Erytroxylum caatingae*) selecionadas neste estudo que não foram contempladas no trabalho daqueles autores. As densidades da madeira destas espécies foram determinadas conforme metodologia adotada por Lima *et al.* (no prelo) (Tabela 1). Uma espécie foi considerada de baixa densidade de madeira (BDM) quando apresentou densidade menor que 0,5 g.cm⁻³, e de alta densidade de madeira (ADM) quando apresentou densidade igual ou maior que esse valor.

Potencial hídrico

Nas parcelas irrigadas, no período de julho a outubro de 2008, foram determinados os potenciais hídricos das mesmas 22 espécies, seis de baixa densidade de madeira e 16 de alta densidade, nas quais foram avaliados os comportamentos fenológicos, excetuando-se *Myracrodruon urundeuva*. De cada espécie foram medidos os potenciais de um a cinco indivíduos, num total de 51. Para as espécies que tinham mais de cinco indivíduos foram selecionados aqueles com alturas semelhantes. A primeira medida foi feita antes da irrigação e as demais no dia seguinte à irrigação, num total de cinco medidas realizadas durante o período de julho a outubro de 2008. As medidas após a irrigação indicam o quanto a planta foi reidratada (Borchert, 1994c). Nas áreas não irrigadas, os potenciais foram medidos em 20 espécies (três indivíduos por espécie), sete de baixa densidade de madeira e 13 de alta densidade. Além dessas, duas (*Combretum pisonioides* e *Schinopsis brasiliensis*) que foram estudadas quanto a fenologia não foram incluídas na análise do potencial hídrico. As plantas foram marcadas e os dados foram coletados sempre nessas mesmas plantas. Os potenciais hídricos das plantas não irrigadas foram medidos na semana seguinte ao da área irrigada, durante o período de julho a outubro de 2008.

Ramos terminais com 10 cm de comprimento foram coletados antes do amanhecer, entre 4:00 e 5:30 horas, e os potenciais hídricos foram medidos utilizando-se uma câmara de pressão tipo Sholander com pressão exercida por nitrogênio comprimido (Borchert, 1994a). Optou-se por ramos porque, durante a estação seca, muitas plantas estão sem folhas (Lima e Rodal, 2010). A extremidade seccionada do ramo foi envolvida por um filme plástico para evitar a saída de água e o ramo guardado em saco plástico e em um recipiente refrigerado. As medidas dos potenciais hídricos foram feitas no máximo duas horas após a coleta (Borchert, 1994a).

Coleta e análise de dados fenológicos

Nas parcelas irrigadas, foram marcados 80 indivíduos das 22 espécies (Tabela 1) e observações fenológicas foram feitas quinzenalmente, de novembro de 2007 a junho de 2009. Embora a irrigação tenha ocorrido nos meses de agosto a outubro de 2008, optou por iniciar as observações fenológicas no ano anterior e finalizar no ano posterior à irrigação para verificar a variabilidade dos dados fenológicos entre as estações (seca e chuvosa). Nas áreas sem irrigação, 22 espécies foram avaliadas (250 indivíduos) (Tabela 1).

As fenofases observadas foram: brotamento e queda de folhas, floração (sem distinguir botão floral e flor aberta) e frutificação (independente do grau de maturidade). Uma planta foi considerada em brotamento quando apresentou folhas pequenas e em queda foliar quando apresentou folhas amareladas ou marrons (Morellato *et al.*, 1989).

A duração do brotamento, da queda foliar, da floração e da frutificação das espécies incluiu o período quando o primeiro e último indivíduo de uma espécie apresentou uma determinada fenofase (Silberbauer-Gottsberger, 2001).

Uma espécie foi considerada decídua quando todos os indivíduos permaneceram sem folhas por pelo menos um mês (Williams *et al.*, 1997). As espécies decíduas foram classificadas de acordo com o método de Borchert *et al.* (2002) em decíduas de alta densidade de madeira e decíduas de baixa densidade de madeira.

A intensidade do evento fenológico e sua relação com as variáveis abióticas (precipitação e fotoperíodo) foram analisadas utilizando-se a correlação de Spearman (Zar, 1996). Entende-se por intensidade a proporção estimada de um evento fenológico (Fournier, 1974; Bencke e Morellato, 2002).

Resultados

Umidade do solo

De novembro de 2007 a outubro de 2008 a umidade do solo da área controle variou de acordo com a precipitação ($r_s = 0,77$; $p < 0,01$), atingindo valores baixos, menos do que 5% do peso seco do solo em períodos sem chuva (Fig. 1C). Com a irrigação, a quantidade de água do solo aumentou e permaneceu constante (Fig. 1C).

Densidade de madeira e água armazenada

Seis espécies apresentaram baixa densidade de madeira (BDM) e 16 apresentam alta densidade (ADM) (Tabela 1). A densidade e a quantidade de água armazenada na madeira saturada foram inversamente relacionadas ($r_s = -0,78$; $p < 0,001$). Todas as espécies BDM tinham capacidade de armazenar água acima de 160% dos seus pesos secos e algumas, como *Commiphora leptophloeos* e *Pseudobambax marginatum* armazenaram quantidades de água superiores a 230% dos seus respectivos pesos secos (Tabela 1). Por outro lado, as espécies ADM apresentaram proporções de água armazenada variando entre 55 e 84% dos seus pesos secos.

Potencial hídrico

Os potenciais hídricos das espécies BDM foram significativamente maiores ao longo do período de irrigação quando comparados aos potenciais das espécies ADM, tanto na área irrigada quanto na área controle (Fig. 2A, B). Nestas duas áreas o potencial hídrico das espécies BDM permaneceu próximo de zero e constante durante o período de irrigação e não apresentou diferença significativa em relação às duas áreas (Fig. 2A, B).

Por outro lado, o potencial hídrico das espécies ADM foi significativamente menor na área controle e maior na área irrigada (Fig. 2A, B), embora, em ambas as situações tenha sido menor do que ao das espécies de BDM. Durante a irrigação, o potencial hídrico das espécies ADM permaneceu constante, apresentando valores entre -0,8 e -1,4 MPa (Fig. 2B).

Eventos vegetativos

As espécies BDM iniciaram o brotamento antes da estação chuvosa e apresentaram pico em dezembro e janeiro nos dois anos de estudo (Fig. 3A). Tanto na área controle quanto na irrigada elas apresentaram comportamento semelhante durante todo período de estudo, ou

seja, até mesmo quando foram irrigadas elas não brotaram (Fig. 3A). Este comportamento é corroborado pela ausência de correlação entre o brotamento das espécies BDM, da área irrigada, com o total de água da chuva e da irrigação ($r_s = -0,21$; $p = 0,20$) e com a precipitação na área controle ($r_s = 0,05$; $p = 0,77$). Ao contrário da precipitação, o fotoperíodo apresentou forte correlação positiva com o brotamento das espécies BDM da área irrigada ($r_s = 0,65$; $p < 0,001$) e da área controle ($r_s = 0,64$; $p < 0,001$) e mais fraca com as ADM ($r_s = 0,36$; $p = 0,02$) da área irrigada. Este comportamento foi diferente ao observado para as espécies ADM da área controle, que não apresentou correlação com o fotoperíodo ($r_s = -0,18$; $p = 0,27$).

As espécies BDM atingiram o pico de queda foliar no fim da estação chuvosa e início da seca, entre junho e agosto de 2008, em ambas as áreas e anos (Fig. 3B). No início de setembro, a queda foliar estava abaixo de 2%, mesmo na área que estava sendo irrigada (Fig. 3B). Diante disto, foi verificada ausência de correlação da precipitação com a queda foliar das espécies BDM da área controle ($r_s = 0,25$; $p = 0,12$) e da área irrigada ($r_s = 0,04$; $p = 0,80$). Por outro lado, a queda foliar dessas espécies apresentou forte correlação negativa com o fotoperíodo na área controle ($r_s = -0,90$; $p < 0,001$) e na área irrigada ($r_s = -0,81$; $p < 0,001$).

A quantidade de folhas nas copas das espécies BDM diminuiu logo no início da estação seca, atingindo valores muito baixos em setembro de 2008, com apenas 4% de folhas, e nem mesmo com a irrigação essas plantas retiveram suas folhas (Fig. 3C). Um aumento na quantidade de folhas ocorreu no fim da estação seca, por volta de novembro e dezembro de 2008, quando atingiu mais de 70%, em ambas as áreas (Fig. 3C). A proporção de folhas nas copas das plantas BDM não apresentou correlação estatística com o total de água da precipitação e da irrigação ($r_s = 0,29$; $p = 0,06$).

Tanto na área controle quanto na irrigada, as espécies ADM produziram grande quantidade de folhas no início da estação chuvosa, com pico em fevereiro de 2008 (Fig. 3D). Após o período de chuva, em agosto de 2008, quando se iniciou a irrigação, essas espécies produziram folhas em pequena quantidade, embora tenham retido as folhas velhas. O brotamento dessas espécies não apresentou correlação com o total de água da precipitação e da irrigação ($r_s = 0,29$; $p = 0,06$). Um mês após cessar a irrigação (novembro de 2008) as plantas ADM pararam de brotar e só retomaram esta atividade na estação chuvosa seguinte (Fig. 3D). Na área controle, ao contrário, as espécies ADM não brotaram durante o período de irrigação (Fig. 3D) e apresentaram correlação com a precipitação ($r_s = 0,37$; $p = 0,02$).

Na área irrigada, a queda foliar das espécies ADM ocorreu lentamente durante toda estação seca (Fig. 3E) e apresentou correlação com o total de água da precipitação e irrigação ($r_s = 0,85$; $p = 0,03$). Na área controle, a queda foliar dessas espécies iniciou no fim da estação

chuvosa atingindo pico nos primeiros meses da estação seca, de agosto a setembro de 2008, e diminuiu nos meses seguintes (Fig. 3E) e não apresentou correlação com a precipitação ($r_s = -0,13$; $p = 0,41$).

No final da estação seca de 2007, as espécies ADM estavam quase sem folhas, tanto na área irrigada quanto na área controle, e rapidamente, após iniciar a estação chuvosa, as copas ficaram com 100% de folhas (Fig. 3F). No início da estação seca, a partir de agosto de 2008, as plantas ADM da área controle perderam muitas folhas, atingindo cerca de 15% de folhas nas copas em outubro de 2008 (Fig. 3F). Neste mesmo período, na área irrigada, elas ainda estavam com mais de 70% das folhas nas copas (Fig. 3F). Com o fim da irrigação, a quantidade de folhas nas copas diminuiu a 40% em dezembro de 2008 (Fig. 3F). Estes resultados são suportados pela forte correlação positiva do total de água da precipitação e da irrigação com a quantidade de folhas nas copas das plantas ADM da área irrigada ($r_s = 0,56$; $p < 0,001$), bem como com a precipitação na área controle ($r_s = 0,69$; $p < 0,001$).

Eventos reprodutivos

As espécies BDM iniciaram o florescimento no final da estação seca e no início da estação chuvosa, a partir dos meses de outubro e novembro, em ambas as áreas (Fig. 4A). Na área irrigada, essas plantas não floresceram durante a irrigação e apresentaram correlação negativa com o total de água da precipitação e da irrigação ($r_s = -0,35$; $p = 0,03$) e forte correlação positiva com o fotoperíodo ($r_s = 0,69$; $p < 0,001$). O efeito do fotoperíodo na floração das espécies BDM também foi evidente nas plantas da área controle ($r_s = 0,82$; $p < 0,001$).

Com o início das chuvas, as espécies ADM iniciaram a florescer, em ambos os anos e áreas (Fig. 4B). Na área irrigada, as plantas só floresceram no final do período de irrigação, em outubro de 2008, época em que ocorreu o maior pico, inclusive, semelhante ao do período chuvoso, enquanto que na área controle elas não floresceram (Fig. 4B). Apesar da estreita relação da precipitação e irrigação com a floração, não houve correlação estatística ($r_s = 0,14$; $p = 0,40$), embora tenha havido entre floração e fotoperíodo ($r_s = 0,60$; $p < 0,001$). Após o período de irrigação as plantas ADM diminuíram substancialmente a atividade de floração, semelhante ao que era observado na área controle, e só retornaram a florescer com o início da estação chuvosa (Fig. 4B). Na área controle, a floração apresentou correlação significativa positiva com a precipitação ($r_s = 0,55$; $p < 0,001$).

Houve tendência das espécies de ambos os grupos frutificarem durante a estação chuvosa (Fig. 4C, D). A frutificação das espécies BDM, na área irrigada, apresentou

correlação com a precipitação e a irrigação ($r_s = 0,34$; $p = 0,03$), enquanto que na área controle foi evidenciada forte correlação com a precipitação ($r_s = 0,69$; $p < 0,001$). Essas espécies frutificaram predominantemente durante a estação chuvosa, embora algumas iniciaram no final da estação seca, como em *Commiphora leptophloeos* e *Spondias tuberosa*, ou durante a estação seca, como foi o caso de *Pseudobambax marginatum*, que frutificou durante o período de irrigação em ambas as áreas.

A frutificação das espécies ADM foi maior durante a estação chuvosa, porém, durante o período de irrigação tenha permanecido em baixa atividade (Fig. 4D). Na área controle, a frutificação das espécies ADM apresentou correlação positiva com a precipitação ($r_s = 0,34$; $p = 0,03$), enquanto que na área irrigada não houve correlação ($r_s = 0,30$; $p = 0,05$).

Discussão

Eventos vegetativos

Os resultados deste trabalho corroboram a hipótese levantada que a disponibilidade de água no solo não induz o brotamento e floração nas espécies BDM e apontam o fotoperíodo como o fator desencadeador das fenofases. Por outro lado, a fenologia das ADM foi diretamente relacionada com a umidade de solo, portanto, com a precipitação. Resultados semelhantes têm sido registrados em várias florestas tropicais secas do mundo (Borchert 1994a, b, c, 2000; Eamus e Prior, 2001; Borchert *et al.*, 2002; Frederic *et al.*, 2005; Williams *et al.*, 2008).

As espécies ADM da área irrigada retiveram suas folhas por maior período de tempo, quando comparadas às das áreas não irrigadas, sugerindo que a disponibilidade de água no solo favoreceu a longevidade foliar naquelas plantas, como mencionado por Priya e Bhat (1999). O brotamento nestas espécies no final do período de irrigação comprova que são mais dependentes da disponibilidade de água no solo, diferente das espécies BDM, que não brotaram neste período. Alguns autores ressaltam que o brotamento em plantas decíduas ADM só ocorre após a reidratação dos tecidos do caule e a perda de folhas velhas (Borchert 1994a, b, 2000; Borchert *et al.*, 2002). Borchert *et al.* (2002) registraram em espécies decíduas ADM que o brotamento ocorreu após o estímulo de chuva anormal durante a estação seca em árvores sem folhas, porém não em árvores que tinham retido folhas velhas. Este mesmo comportamento foi mencionado por Borchert (1994c), em uma área irrigada ou após uma chuva de 75 mm durante a estação seca, sugerindo que tanto o estresse hídrico quanto folhas velhas inibem o brotamento nessas plantas.

A reidratação das plantas ADM durante a irrigação, como mostraram os altos valores de potenciais hídricos, induziu o brotamento ou floração em muitas espécies, sugerindo que o brotamento nestas plantas, durante a estação seca, é limitado pelo estresse hídrico, ou seja, a planta entra num estado de eco-dormência (estado de dormência induzido pela carência de água), com o baixo potencial hídrico inibindo o crescimento do broto (Borchert, 2000). A disponibilidade de água no solo reflete diretamente no *status* hídrico da planta, que por sua vez determinará a fenologia (Borchert, 1994a). Desta forma, para que uma planta inicie o brotamento ou floração é necessário que as células dos meristemas tenham água disponível (Holbrook *et al.*, 1995), tendo em vista que a expansão celular é fortemente inibida pelo estresse hídrico (Borchert, 2000). Em florestas tropicais secas a ocorrência do brotamento tem sido comumente relacionada à disponibilidade de água no solo (Borchert, 1994a, b, c; Eamus e Prior, 2001; Frederic *et al.*, 2005; Williams *et al.*, 2008), desta forma variando entre microhabitats e entre os anos (Rivera *et al.*, 2002).

A correlação do brotamento das plantas ADM, na área irrigada, com o fotoperíodo pode ter sido ocasionada pelo aumento do brotamento no final do período de irrigação, outubro de 2008, que coincidiu com o aumento do fotoperíodo. Esta parece uma explicação mais lógica, pois, no período anterior a irrigação, ou seja, de novembro de 2007 a julho de 2008, o brotamento das espécies ADM não apresentou correlação com o fotoperíodo ($r_s = 0,43$; $p = 0,07$), enquanto tenha apresentado com as espécies BDM ($r_s = 0,77$; $p < 0,001$).

A regularidade e sincronia do brotamento e da floração das espécies BDM, entre os anos e independente de disponibilidade de água no solo, indica o fotoperíodo como fator indutor da fenologia dessas espécies. O fotoperíodo é o único fator ambiental que é constante de um ano a outro e independe da variação sazonal do clima (Borchert e Rivera, 2001; Rivera e Borchert, 2001; Rivera *et al.*, 2002; Borchert *et al.*, 2005). Borchert e Rivera (2001) determinaram a influência do fotoperíodo no brotamento em espécies BDM, experimentalmente, ao concluírem que plantas irrigadas no período do ano com menor fotoperíodo não brotaram. Em baixas latitudes, onde a variação do fotoperíodo é menor do que uma hora, o brotamento em plantas BDM ocorre após o equinócio de primavera, quando há o aumento do fotoperíodo (Borchert, 2000; Calle *et al.*, 2010). Adicionalmente, Rivera *et al.* (2002) explicaram que o aumento do fotoperíodo pode induzir o ajustamento osmótico nos tecidos do broto de árvores a partir da conversão de amido em açúcar, resultando no aumento da absorção de água e disponibilidade de açúcar, que permite o brotamento.

Apesar de o fotoperíodo ser considerado o fator indutor do brotamento em espécies BDM durante a estação seca, é necessário que estas plantas tenham reserva de água. Todas as espécies BDM aqui estudadas apresentaram alta capacidade de armazenamento de água.

Borchert (1994a) explicaram que espécies BDM armazenam grandes quantidades de água nos tecidos parenquimáticos do caule, que lhes conferem as baixas densidades de madeira e alto potencial hídrico durante a estação seca (> -0.5 MPa; Borchert, 2000; Stratton *et al.*, 2000), possibilitando o brotamento no fim desta estação (Chapotin *et al.*, 2006).

Dentre as explicações para a ocorrência do brotamento no fim da estação seca, alguns autores argumentaram que as folhas jovens são fotossinteticamente mais eficientes e já estariam formadas quando se inicia a chuva, evitando sua prolongada exposição à seca e otimizando o ganho fotossintético durante uma relativamente curta estação de chuva (Rivera *et al.*, 2002; Elliott *et al.*, 2006). Rojas-Jiménez *et al.* (2007) ressaltaram que plantas que brotam durante a estação seca minimizam a perda de água fechando os estômatos. O brotamento no fim da seca também pode ser entendido como uma estratégia para evitar danos por herbívoros (van Schaik *et al.*, 1993; Coley e Barone, 1996; Chapotin *et al.*, 2006; Sloan *et al.*, 2006), uma vez que durante este período eles estão presentes em menor número ou são menos ativos (Woda, 1988; Aide e Angulo-Sandoval, 1997; Aide, 1992; Coley e Barone, 1996) e durante a estação chuvosa as folhas são mais fortemente predadas (Murali e Sukumar, 1993).

Borchert *et al.* (2002) discutiram, baseando-se em estudos experimentais, que a queda foliar em plantas de florestas tropicais secas pode variar conforme três fatores, que ocorrem independentemente ou não: 1) o déficit hídrico, 2) idade foliar e 3) diminuição do fotoperíodo. A forte correlação negativa da queda foliar em espécies BDM com o fotoperíodo indica que este fator pode ser indutor da queda foliar, como tem sido sugerido na literatura (Borchert e Rivera, 2001; Rivera, *et al.*, 2002; Borchert *et al.*, 2002). Desta forma, a sincrônica queda foliar no fim da estação chuvosa e início da seca nessas plantas deve ocorrer em função da diminuição do fotoperíodo, juntamente com o aumento da idade foliar (Borchert e Rivera, 2001; Borchert *et al.*, 2002). As espécies BDM, segundo Borchert e Rivera (2001), entram em um estado de endo-dormência do broto vegetativo, induzido pela diminuição do fotoperíodo após o equinócio do outono, que sinaliza o final da estação chuvosa. Este comportamento previne a perda de água associada à formação de novas folhas em resposta a chuvas esporádicas durante a estação seca (Bullock e Solis-Magallanes, 1990).

Por outro lado, as espécies decíduas ADM apresentaram grande diferença de potencial hídrico entre as áreas irrigadas e controle, indicando que a água de irrigação foi suficiente para reidratá-las. Como resultado, as espécies da área controle perderam completamente suas folhas no início da estação seca, enquanto as da área irrigada permaneceram por maior período de tempo e foram perdendo-as gradativamente ao longo deste período. Estes resultados indicam que o potencial hídrico das plantas ADM variou de acordo com a

disponibilidade de água no solo, e assim perderam folhas de acordo com o estresse hídrico, como mencionam outros estudos (Borchert, 1994a; Holbrook *et al.*, 1995). De acordo com Borchert (2000), espécies decíduas têm folhas métricas e sistema radicular superficial. Assim, quando a camada superficial do solo seca, no início da estação seca, o potencial hídrico diminui para valores muito baixos, as folhas caem e o brotamento só ocorre após as primeiras chuvas, quando a camada superficial do solo é reidratada.

Segundo Borchert (2000), a senescência foliar em espécies decíduas ADM ocorre em função de um conjunto de fatores. O autor explica que após as chuvas, a disponibilidade de água no solo e a umidade relativa do ar diminuem e o balanço hídrico na planta torna-se mais negativo devido a alta demanda evaporativa da atmosfera, juntamente com o reduzido controle estomático das folhas mais velhas. Esses fatores acarretam maior perda de água pela planta que inicia o processo de abscisão foliar.

Eventos reprodutivos

A floração das espécies de ADM com o estímulo da água de irrigação, e a ausência de floração nessas espécies durante a estação seca do ano anterior e durante o período de irrigação na área controle comprovam que a disponibilidade de água no solo é o fator desencadeador dessa fenofase nessas plantas. Resultados semelhantes foram registrados em espécies decíduas ADM durante a estação seca em florestas tropicais da América Central e do México após estímulo 20 a 30 mm de água de irrigação ou chuva (Opler *et al.*, 1976; Reich e Borchert, 1982; Borchert, 1994c). Desta forma, a floração destas espécies tende a variar entre os anos de acordo com o início da estação chuvosa (Singh e Kushwaha, 2006).

As espécies BDM, ao contrário, não floresceram em função da água de irrigação, sugerindo que a disponibilidade de água no solo não é o fator indutor nestas plantas. A floração nessas plantas iniciou somente após o equinócio de primavera, quando o fotoperíodo foi maior que 12 horas, sugerindo que o aumento do fotoperíodo induziu a floração. A combinação de observações de campo, coleções de herbário e estudos experimentais suportam fortemente a hipótese de que, em árvores tropicais, mudanças menores que 30 min no fotoperíodo podem controlar a endo-dormência e induzir a transformação de meristemas vegetativos em reprodutivos (Borchert, 2000). Espécies que florescem a partir do equinócio de primavera requerem um fotoperíodo superior a 12 horas de luz para iniciar a floração (Leopold, 1951), assim como ocorreu para as espécies BDM aqui estudadas, entretanto, cada espécie pode ter um requerimento de quantidade de horas de luz diferentes ou variar de acordo com a latitude (Calle *et al.*, 2010).

Não somente o aumento do fotoperíodo induz a floração em espécies decíduas de florestas tropicais secas, porém também a diminuição (Rivera e Borchert, 2001). Talvez este seja o caso observado em *Pseudobambax marginatum*, que floresceu após o solstício de inverno, portanto, período de menor fotoperíodo. Além dessa espécie, *Amburana cearensis* também floresce após o solstício de inverno (Lima *et al.*, 2010); entretanto, sua floração não ocorreu durante o período deste estudo. Certamente, esta é uma estratégia dessas espécies para florescerem e frutificarem no final da estação chuvosa e início da seca, pois ambas possuem frutos anemocóricos, que são dispersos mais facilmente durante a estação seca, devido aos fortes ventos comuns nesta época do ano e à ausência de folhas, que facilita o transporte dos diásporos (Bullock e Solís-Magallanes, 1990; Lampe *et al.*, 1992; Morellato *et al.*, 1995).

A floração no fim da estação seca e início da estação chuvosa, como ocorreu nas espécies BDM, pode estar relacionada aos padrões de dispersão, que podem variar em função da melhor época para a dispersão do diásporo (Lampe *et al.*, 1992; Griz e Machado, 2001) germinação e estabelecimento da plântula (van Schaik *et al.*, 1993; Rathcke e Lacey, 1985). Neste sentido, quando se inicia a estação chuvosa, estas plantas já estariam com seus frutos formados ou em desenvolvimento e teriam a vantagem de dispersá-los nesta época, portanto, tendo maior tempo para a germinação e o estabelecimento da plântula.

Uma consequência direta da ausência de floração nas espécies BDM durante o período da irrigação nas áreas irrigada e controle foi que não houve registro de frutificação nestas espécies, enquanto nas espécies ADM algumas frutificaram, indicando que dependem da água para florescer e frutificar. Após o período de irrigação, houve um leve aumento na produção de frutos, pois 73% das espécies são zoocóricas e autocóricas, que tendem a dispersar seus diásporos durante a estação chuvosa (Griz e Machado, 2001). Geralmente, espécies zoocóricas tendem a dispersar seus frutos durante a estação chuvosa, uma vez que nesta época há maior quantidade de animais dispersores (Morellato *et al.*, 1995).

Os resultados apresentados neste trabalho confirmam a hipótese de que a fenologia de espécies BDM não é induzida pela disponibilidade de água no solo e sim pelo aumento do fotoperíodo, enquanto que as ADM desencadeiam suas fenofases de acordo com a disponibilidade de água no solo. Portanto, o fotoperíodo e a disponibilidade de água no solo, juntamente com atributos biológicos, como densidade de madeira, potencial hídrico e fenologia são importantes características que devem ser consideradas nos estudos que envolvam o funcionamento de espécies da caatinga.

Agradecimentos

Somos gratos a Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária (IPA), por ter permitido e apoiado o trabalho de campo na Estação de Serra Talhada. Agradecemos também aos órgãos financiadores deste trabalho, o CNPq, através do edital universal e a FACEPE, pela bolsa de doutorado do primeiro autor.

Referências

- Aide TM, Angulo-Sandoval P.** 1997. The effect of dry season irrigation on leaf phenology and the implications for herbivory in a tropical understory community. *Caribbean Journal of Science* **33**, 142–149.
- Aide TM.** 1992. Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica* **24**, 532–537.
- Amorim IL, Sampaio EVSB, Araújo EL.** 2009. Fenologia de espécies lenhosas da caatinga do Seridó, RN. *Revista Árvore* **33**, 491-499.
- Baker TR, Affum-Baffoe K, Burslem DFRP, Swaine MD.** 2002. Phenological differences in tree water use and the timing of tropical forest inventories: conclusions from patterns of dry season diameter change. *Forest Ecology and Management* **171**, 261-274.
- Barbosa DCA, Alves JLH, Prazeres SM, Paiva AMA.** 1989. Dados fenológicos de 10 espécies arbóreas de uma área de Caatinga (Alagoinha – PE). *Acta Botanica Brasilica* **3**, 109-117.
- Bencke CSC, Morellato LPC.** 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica* **25**, 269-275.
- Borchert R.** 1994a. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* **75**, 1437-1449.
- Borchert R.** 1994b. Water status and development of tropical trees during seasonal drought. *Trees* **8**, 115-125.
- Borchert R.** 1994c. Induction of rehydration and bud break by irrigation or rain in deciduous trees of a tropical dry forest in Costa Rica. *Trees* **8**, 198-204.
- Borchert R.** 2000. Organismic and environmental controls of bud growth in tropical trees. In Viemont, J.D. and J. Crabbé, ed. *Dormancy in plants: from whole plant behavior to cellular control*. CAB International, Wallingford, UK, 87-107.
- Borchert R, Rivera G.** 2001. Photoperiodic control of seasonal development and dormancy in tropical stem succulent trees. *Tree Physiology* **21**, 213-221.
- Borchert R, Rivera G, Hagnauer W.** 2002. Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica* **34**, 27-39.

- Borchert R, Renner SS, Calle Z, Vavarrete D, Tye A, Gautier L, Spichiger R, Hildebrand P.** 2005. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. *Nature* **433**, 627-629.
- Bullock SH, Solís-Magallanes JA.** 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* **22**, 22-35.
- Calle Z, Schlumpberger BO, Piedrahita L, Leftin A, Hammer SA, Tye A, Borchert R.** 2010. Seasonal variation in daily insolation induces synchronous bud break and flowering in the tropics. *Trees – Structure and Function*. doi: 10.1007/s00468-010-0456-3
- Chapotin SM, Razanameharizaka JH, Holbrook NM.** 2006. Baobab trees (*Adansonia*) in Madagascar use stored water to flush new leaves but not to support stomatal opening before the rain season. *New Phytologist* **169**, 549-559.
- Coley JD, Barone JA.** 1996. Herbivory and plant defenses in the tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**, 305–335.
- Eamus D.** 1999. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen wood species in the seasonally dry tropics. *Trends in Ecology and Evolution* **14**, 11-16.
- Eamus D, Prior LD.** 2001. Ecophysiology of Trees of Seasonally Dry Tropics: Comparisons Among Phenologies. *Advances in Ecological Research* **32**, 113-197.
- Elliott S, Baker JP, Borchert R.** 2006. Leaf flushing during the dry season: the paradox of Asian monsoon forests. *Global Ecology and Biogeography* **15**, 248-257.
- Fournier LA.** 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* **24**, 422-423.
- Frankie GW, Baker HG, Opler PA.** 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* **62**, 881-913.
- Frederic CDo, Goudiaby VA, Gimenez O, Diagne AL, Diouf M, Rocheteau A, Akpo LE.** 2005. Environmental influence on canopy phenology in the dry tropics. *Forest Ecology and Management* **215**, 319-328.
- Griz LMS, Machado ICS.** 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **17**, 303-321.
- Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, Davis SD, McCulloh KA.** 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* **126**, 457–461.

- Holbrook NM, Whitbeck JL, Mooney HA.** 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E. eds. *Seasonally dry tropical forests*, Cambridge, England, Cambridge University Press, 243-276.
- Jacomine PKT, Cavalcanti AC, Burgos N, Pessoa SCP, Silveira CO.** 1973. Levantamento exploratório – reconhecimento de solos do Estado de Pernambuco. Recife: EMBRAPA – Divisão de Pesquisa Pedológica, (Boletim Técnico, 26 – Pedologia, 14), 2ºV.
- Jolly WM, Running W.** 2004. Effects of precipitation and soil water potential on drought deciduous phenology in the Kalahari. *Global Change Biology* **10**, 303-308.
- Justiniano JM, Fredericksen TS.** 2000. Phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica* **32**, 276-281.
- Lammi J.** 2009. Online photoperiod calculator. <http://www.nic.fi/~benefon/sun.php3>. Accessed on: 03/05/2010.
- Lampe MG, Bergeron Y, Mcneil R, Leduc A.** 1992. Seasonal flowering and fruiting patterns in tropical semi-arid vegetation of northeastern Venezuela. *Biotropica* **24**, 64-76.
- Leopold AC.** 1951. Photoperiodism in plants. *The Quarterly Review of Biology* **26**, 247-263.
- Lima ALA, Rodal MJN.** 2010. Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. *Journal of Arid Environment*. doi:10.1016/j.jaridenv.2010.05.009
- Lima ALA, Sampaio, EVSB, Castro CC, Rodal MJN, Antonino ACD, Melo AL.** (no prelo). Fenologia e atributos funcionais do caule de espécies lenhosas permitem identificar grupos funcionais no semi-árido do nordeste do Brasil? *Trees - Structure and Function*.
- Machado ICS, Barros, LM, Sampaio EVSB.** 1997. Phenology of caatinga at Serra Talhada, PE, northeastern Brazil. *Biotropica* **29**, 57-68.
- Melo N.** 1988. Áreas de exceção da Paraíba e dos Sertões de Pernambuco. SUDENE, PSU/SER, Recife: SUDENE (Série de estudos regionais, 19)
- Mooney HA, Bullock SH, Medina E.** 1995. Introduction. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E. eds. *Seasonally dry tropical forests*, Cambridge, England, Cambridge University Press, 1-8.
- Morellato LPC, Rodrigues RR, Leitão-Filho HF, Joly CA.** 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semi-decídua na Serra do Japí, Jundiá, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* **12**:85-98.
- Morellato LPC.** 1995. Os Frutos e a dispersão de sementes. In: Morellato LPC, Leitão-Filho HF. Eds. *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana*. Campinas: Unicamp, 64-65.

- Murali KS, Sukumar R.** 1993. Leaf flushing phenology and herbivory in a tropical dry deciduous forest, southern India. *Oecologia* **94**, 114-119.
- Opler PA, Frankie GW, Baker HG.** 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* **3**, 231-236
- Otieno DO, Schmidt MWT, Kinyamario JI, Tenhunen J.** 2005. Responses of *Acacia tortilis* and *Acacia Xanthophloea* to seasonal changes in soil water availability in the savanna region of Kenya. *Journal of Arid Environment* **62**, 377-400.
- Pavón NP, Briones O.** 2001. Phenological patterns of nine perennial plants in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *Journal of Arid Environments* **49**, 265-277.
- Pereira RMA, Araújo-Filho JA, Lima RV, Paulo FDG, Lima AON, Araújo ZB.** 1989. Estudo fenológico de algumas espécies lenhosas e herbáceas da caatinga. *Ciência Agrônômica* **20**, 11-20.
- Priya PB, Bhat KM.** 1999. Influence of rainfall, irrigation, and age on the growth periodicity and woodstructure of teak (*Tectona grandis*). *IWA Journal* **20**, 181-192.
- Rathcke B, Lacey EP.** 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**, 179-214.
- Reich PB, Borchert R.** 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology* **63**, 294-299.
- Reich PB, Borchert R.** 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* **72**, 61-74.
- Righes AA, Amaral LGH, Costa RD, Rosa GM, Gomes ACS.** 2003. Determinação do conteúdo de água no solo. In: Reighes AA. ed. *Determinação da água no solo e na planta para irrigação*. Imprensa Universitária, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil, 03-50.
- Rivera G, Borchert R.** 2001. Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium collections. *Tree Physiologist* **21**, 201-212.
- Rivera G, Elliott S, Caldas LS, Nicolssi G, Coradin VTR, Borchert R.** 2002. Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. *Trees* **16**, 445-456.
- Rodal MJN, Sampaio EVSB, Figueiredo MA.** 1992. Manual sobre métodos de estudo florístico e fitossociológico – ecossistema caatinga. Brasília: Sociedade Botânica do Brasil/Seção Regional de Pernambuco, 24p.

- Rojas-Jiménez K, Holbrook NM, Gutiérrez-Soto MV.** 2007. Dry-season leaf flushing of *Enterolobium cyclocarpum* (ear-pod tree): above- and belowground phenology and water relations. *Tree Physiology* **27**, 1561–1568.
- Silberbauer-Gottsberger I.** 2001. A hectare of Cerrado. II. Flowering and fruiting of thick-stemmed wood species. *Phyton* **41**, 129-158.
- Singh KP, Kushwaha CP.** 2005. Emerging paradigms of tree phenology in dry tropics. *Current Science* **89**, 964-975.
- Singh KP, Kushwaha CP.** 2006. Diversity of flowering and fruiting phenology of trees in a tropical deciduous forest in India. *Annals of Botany* **97**, 265-276.
- Sloan SA, Zimmerman JK, Sabat AM.** 2006. Phenology of *Plumeria alba* and its herbivores in a tropical dry forest. *Biotropica* **39**, 195-201.
- Stratton L, Goldstein G, Meinzer FC.** 2000. Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant, Cell and Environment* **23**, 99-106.
- Van Schaik C.P, Terborgh JW, Wright SJ.** 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**, 353-377.
- Williams RJ, Myers BA, Muller WJ, Duff GA, Eamus D.** 1997. Leaf phenology of woody species in a north Australian Tropical Savanna. *Ecology* **78**, 2542-2558.
- Williams LJ, Bunyavejchewin S, Baker JP.** 2008. Deciduousness in a seasonal tropical forest in western Thailand: interannual and intraspecific variation in timing, duration and environmental cues. *Oecologia* **155**, 571-582.
- Wolda H.** 1988. Insect seasonality: Why? *Annual Review of Ecology and Systematics* **19**:1–18.
- Zar JH.** 1996. Biostatistical analysis. (3rd ed.). Prentice-Hall, New York, United States.

Lista de Tabelas

Tabela 1: Lista de espécies da área irrigada e da área controle com suas respectivas famílias, modos de dispersão (MD) (ane = anemocórica, auto = autocórica, zoo = zoocórica), número de indivíduos na área irrigada (NIi) e na controle (NIc), densidade de madeira (DM) e quantidade de água armazenada na madeira saturada (QAM) do município de Serra Talhada, Pernambuco, Brasil.

Espécies	Família	MD	NIi	NIc	DM	QAM (%)
<i>Alibertia</i> sp.	Rubiaceae	Zoo	1	-	0,66	61
<i>Amburana cearensis</i> (Allemão) A.C.Sm.	Fabaceae	Ane	1	15	0,41	171
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenam	Fabaceae	Auto	2	11	0,59	72
<i>Aspidosperma pyriforme</i> Mart.	Apocynaceae	Ane	5	11	0,54	86
<i>Aspidosperma cuspa</i> (Kunth) S.F. Blake	Apocynaceae	Ane	6	-	0,6	67
<i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong.) Steud.	Fabaceae	Auto	3	12	0,68	68
<i>Combretum pisonioides</i> Taub.	Combretaceae	Ane	8	2	0,62	69
<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) Gillet.	Burseraceae	Zoo	3	13	0,28	231
<i>Cordia leucocephala</i> Moric.	Boraginaceae	Zoo	-	10	0,5	84
<i>Croton blanchetianus</i> Baill.	Euphorbiaceae	Auto	3	12	0,59	63
<i>Croton rhamnifolioides</i> Pax and K.Hoffm.	Euphorbiaceae	Auto	1	12	0,69	55
<i>Erythroxylum caatingae</i> Plowman	Erythroxylaceae	zoo	1	-	0,6	69
<i>Jatropha mollissima</i> Pohl and Baill.	Euphorbiaceae	Auto	8	9	0,36	209
<i>Manihot dichotoma</i> Ule	Euphorbiaceae	Auto	4	13	0,35	169
<i>Mimosa ophthalmocentra</i> Mart. Ex Benth.	Fabaceae	Auto	1	15	0,61	70
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	Anacardiaceae	Ane	1	13	0,62	75
<i>Piptadenia stipulacea</i> (Benth.) Ducke	Fabaceae	Auto	4	9	0,61	67
<i>Poincianella pyramidalis</i> (Tul.) L. P.	Fabaceae	Auto	2	21	0,66	59
Queiroz						
<i>Pseudobombax marginatum</i> (A. St.-Hil., Juss. And Cambess.) A. Robyns	Malvaceae	Ane	13	15	0,28	252
<i>Rollinia leptopetala</i> R.E. Fr.	Annonaceae	Zoo	8	12	0,6	75
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	Euphorbiaceae	Auto	1	11	0,34	197
<i>Schinopsis brasiliensis</i> Engl.	Anacardiaceae	Ane	-	8	0,64	76
<i>Spondias tuberosa</i> Arruda	Anacardiaceae	Zoo	-	11	0,49	119

Continuação da Tabela 1.

<i>Sebastiania macrocarpa</i> Müll. Arg.	Euphorbiaceae	Auto	3	7	0,61	75
<i>Ziziphus joazeiro</i> Mart.	Rhamnaceae	Zoo	1	8	0,62	85

- ausência de informação

Lista de Figuras

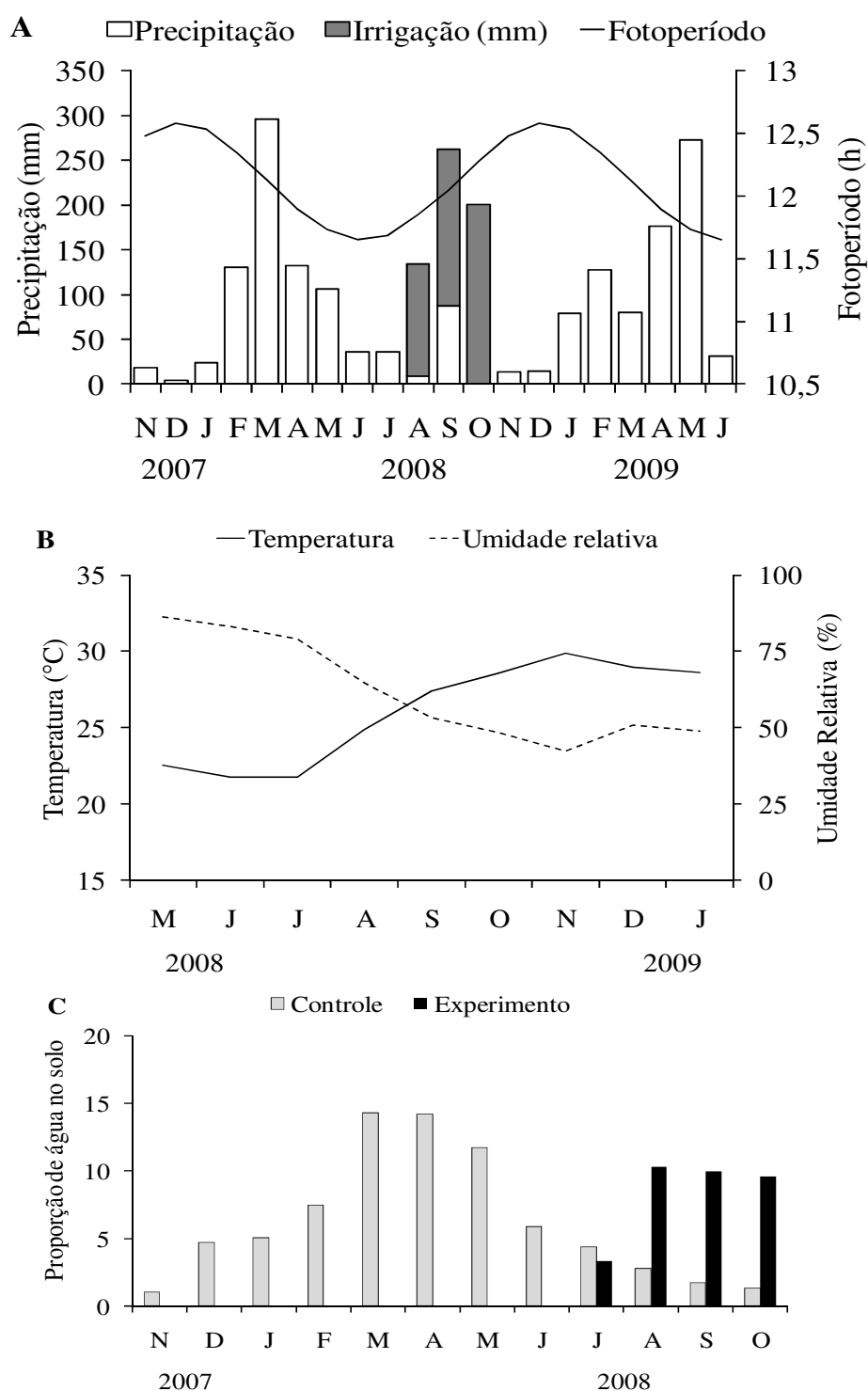


Figura 1. Precipitação mensal acumulada e fotoperíodo médio mensal, em A, umidade relativa do ar e temperatura média mensal do ar, em B, e proporção de água armazenada no solo, a uma profundidade de 20 cm, nas áreas irrigada e controle, em C. Município de Serra Talhada, Pernambuco, Brasil.

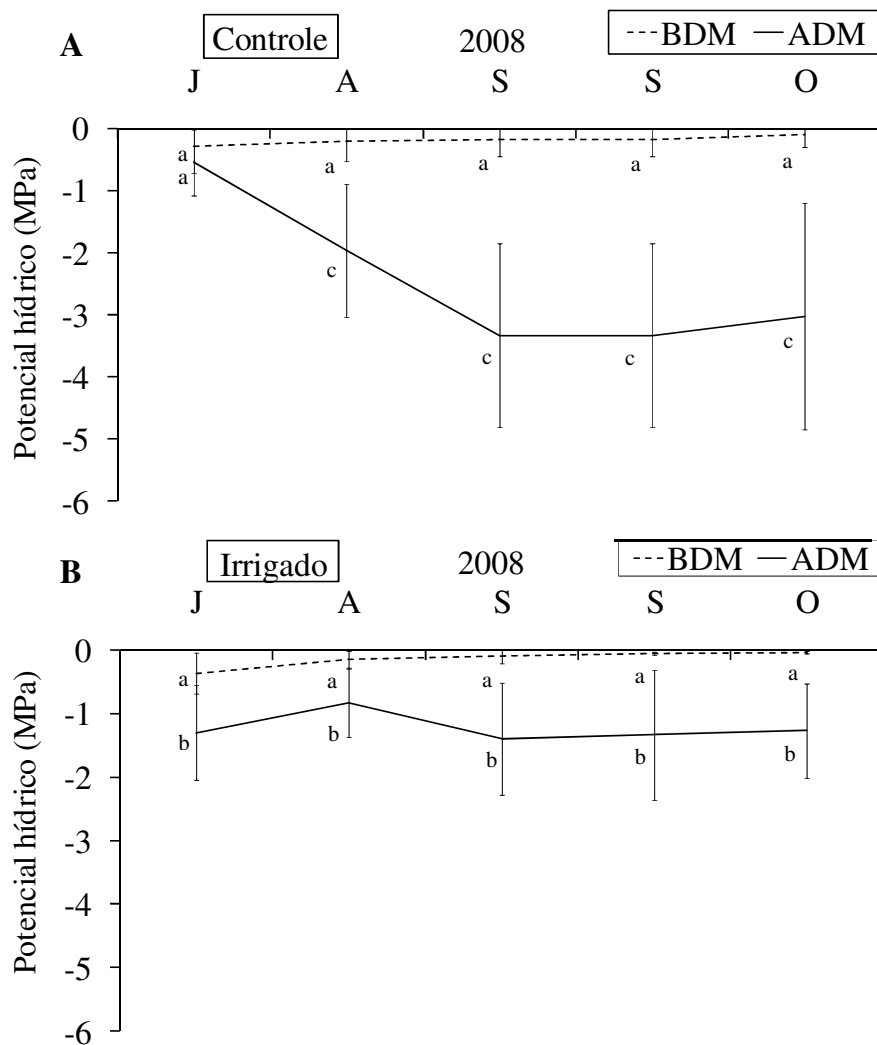


Figura 2: Potencial hídrico médio do caule das espécies de baixa densidade de madeira (BDM) e das espécies de alta densidade de madeira (ADM) das áreas controle, em A, e irrigada, em B, em uma área caatinga, no município de Serra Talhada, Pernambuco, Brasil. As letras próximas das médias indicam o resultado estatístico (letras diferentes indicam diferença estatística, $p < 0,01$).

BAIXA DENSIDADE DE MADEIRA

ALTA DENSIDADE DE MADEIRA

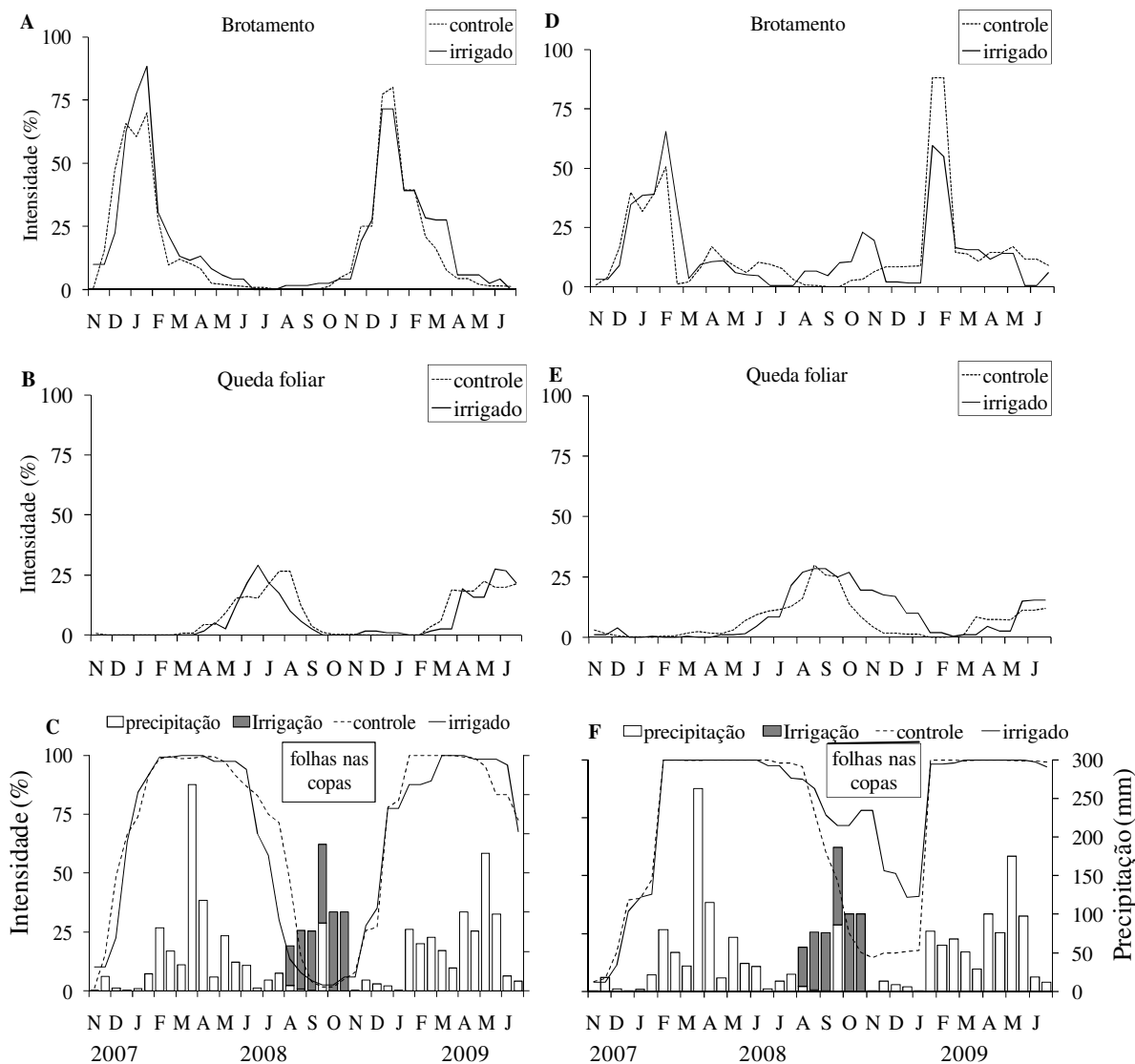


Figura 3. Eventos vegetativos das espécies de baixa densidade de madeira, à esquerda, e das espécies de alta densidade de madeira, à direita, nas áreas controle e irrigada. Os gráficos abaixo, C e F, indicam a proporção de folhas nas copas das plantas. Município de Serra Talhada, Pernambuco, Brasil.

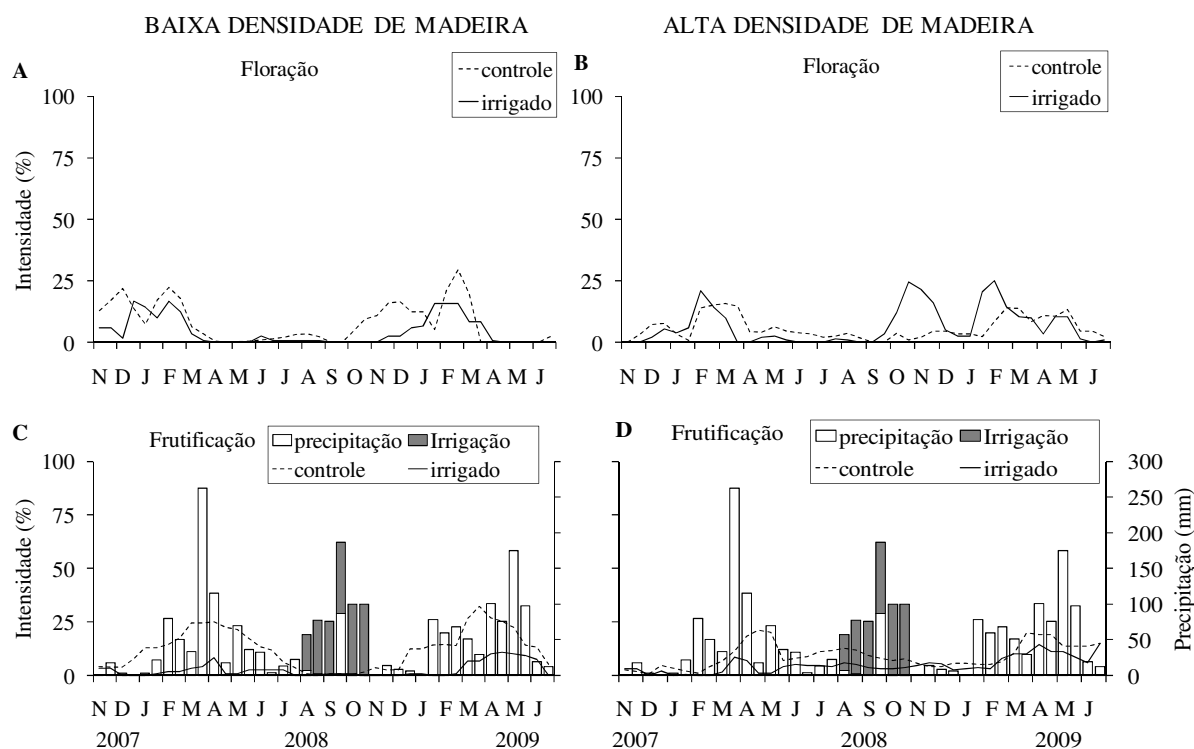


Figura 4. Eventos reprodutivos de espécies de baixa densidade de madeira, à esquerda, e de alta densidade de madeira, à direita, nas áreas controle e irrigada. As barras dos gráficos abaixo indicam a precipitação mensal e a quantidade de água de irrigação, em mm. Município de Serra Talhada, Pernambuco, Brasil.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As informações apresentadas neste trabalho confirmam a importância do envolvimento de diferentes atributos funcionais de plantas e caracteres ambientais para a determinação dos tipos funcionais fenológicos, assim como relata a literatura. O entendimento da variação de um determinado atributo de planta revela outras importantes funções que estejam relacionadas com a captura, uso e conservação dos recursos, além de revelar estratégias adaptativas das plantas.

Neste sentido verificou-se que atributos fenológicos juntamente com o potencial hídrico, a densidade de madeira e a capacidade de armazenamento de água no caule, variaram conjuntamente dentro de cada grupo (sempre-verde e de baixa e alta densidade de madeira). As espécies de alta densidade de madeira, que armazenam pouca quantidade de água nos tecidos do caule, são mais dependentes da disponibilidade de água no solo e apresentam grande variação do potencial hídrico ao longo do ano; as de baixa densidade de madeira, que armazenam grande quantidade de água no caule, apresentam pouca variação do potencial hídrico ao longo do ano e, possivelmente, utilizam esta água armazenada no caule para desencadear o brotamento e floração no fim da seca por estímulo do fotoperíodo; e por fim, as espécies sempre-verdes, cuja densidade de madeira é alta e, certamente, tenham um sistema radicular profundo para capturar água durante a estação seca, apresentam variação do potencial hídrico menor que as de alta densidade e brotamento e floração na estação seca e transição da seca para a chuvosa.

O estudo experimental de irrigação na área de caatinga mostrou bastante eficiente para explicar diferentes comportamentos fenológicos nas plantas. Apesar de o principal fator ambiental limitante na caatinga ser a precipitação, nem todas as espécies respondem à disponibilidade de água no solo. Espécies de baixa densidade de madeira, mesmo bem hidratadas, como mostraram os altos valores dos potenciais hídricos, não desencadearam suas fenofases em função da disponibilidade de água no solo e sim ao aumento do fotoperíodo, mostrando que estas espécies foram selecionadas para brotarem e florescerem e até mesmo frutificar, no fim da estação seca, que é a época do ano em que há aumento do fotoperíodo.

Certamente, a inclusão de outros atributos funcionais, como aqueles relacionados ao sistema radicular, fotossíntese e alocação de biomassa, contribuiria grandemente para aprimorar estes tipos funcionais e, ou, caracterizar outros. Desta forma, o maior desafio para os pesquisadores seria investigar aqueles atributos e caracterizar tipos funcionais de diferentes áreas de Caatinga, principalmente aquelas que representem gradientes de precipitação, diferentes tipos de solo, relevo, que são os fatores ambientais determinantes dos tipos

vegetacionais na Caatinga. Estudos como estes, além de caracterizar o ecossistema permitirão identificar como a variação dos atributos funcionais ocorre ao longo de gradientes, em áreas perturbadas ou não, bem como possibilitar uma investigação mais profunda no que se refere aos efeitos das mudanças climáticas na vegetação. Estes são os principais fatores que têm levado pesquisadores do mundo inteiro a investigar e determinar os tipos funcionais, tendo em vista a relativa facilidade de coleta de dados quantitativos e qualitativos e assim poder comparar os diferentes ecossistemas do mundo, além de poder estimar a alocação de biomassa e estoque de carbono entre os diferentes grupos. Por isso, os tipos funcionais tem sido destaque no Programa Internacional da Biosfera - Geosfera, que avalia e prevê as respostas da vegetação a futuras mudanças climáticas.

Tendo em vista que a Caatinga apresenta uma grande extensão em áreas perturbadas e pobremente conhecida nos mais diversos aspectos, a utilização dos tipos funcionais para a caracterização das diferentes fitofisionomias traz importantes informações que podem ser disponibilizadas para diversos fins, como por exemplo, recuperação de áreas degradadas e entendimento dos mecanismos vegetais que possibilitam a disponibilização de recursos para o componente biótico. Neste sentido, atributos que estejam relacionados à dispersão, a germinação e ao estabelecimento da plântula, somados aqueles mencionados anteriormente também poderão contribuir para a determinação dos tipos funcionais e assim auxiliar em planos de recuperação de áreas degradadas.

Diante do que foi apresentado, percebe-se a grande importância do estudo dos tipos funcionais fenológicos para o entendimento do funcionamento e dinâmica dos ecossistemas sazonalmente secos. Fato interessante é que a partir de informações não muito dispendiosas e, relativamente, fáceis de medir é possível determinar aspectos de grande importância de qualquer ecossistema, possibilitando a realização de diversas análises. Assim, o estudo dos tipos funcionais é especialmente urgente para ecossistemas que nunca foram estudados ou são pobremente conhecidos, tal como a Caatinga, uma vez que é possível sumarizar uma grande quantidade de informações em poucos grupos e não para as espécies separadamente.

ANEXOS

TREES - Structure and Function

Manuscript Submission

Submission of a manuscript implies: that the work described has not been published before; that it is not under consideration for publication anywhere else; that its publication has been approved by all co-authors, if any, as well as by the responsible authorities – tacitly or explicitly – at the institute where the work has been carried out. The publisher will not be held legally responsible should there be any claims for compensation.

Online Submission

Authors should submit their manuscripts online. Electronic submission substantially reduces the editorial processing and reviewing times and shortens overall publication times. Please follow the hyperlink “Submit online” on the right and upload all of your manuscript files following the instructions given on the screen.

Title Page

The title page should include:

- The name(s) of the author(s)
- A concise and informative title
- The affiliation(s) and address(es) of the author(s)
- The e-mail address, telephone and fax numbers of the corresponding author

Abstract

Please provide an abstract of 150 to 250 words. The abstract should not contain any undefined abbreviations or unspecified references.

Keywords

Please provide 4 to 6 keywords which can be used for indexing purposes.

Text Formatting

Manuscripts should be submitted in Word.

Use a normal, plain font (e.g., 10-point Times Roman) for text.

Use italics for emphasis.

Use the automatic page numbering function to number the pages.

Do not use field functions.

Use tab stops or other commands for indents, not the space bar.

Use the table function, not spreadsheets, to make tables.

Use the equation editor or MathType for equations.

Note: If you use Word 2007, do not create the equations with the default equation editor but use the Microsoft equation editor or MathType instead. Save your file in doc format. Do not submit docx files.

Word template

Manuscripts with mathematical content can also be submitted in LaTeX.

LaTeX macro package

Headings

Please use no more than three levels of displayed headings.

Abbreviations

Abbreviations should be defined at first mention and used consistently thereafter.

Footnotes

Footnotes can be used to give additional information, which may include the citation of a reference included in the reference list. They should not consist solely of a reference citation, and they should never include the bibliographic details of a reference. They should also not contain any figures or tables.

Footnotes to the text are numbered consecutively; those to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical data). Footnotes to the title or the authors of the article are not given reference symbols.

Always use footnotes instead of endnotes.

Acknowledgments

Acknowledgments of people, grants, funds, etc. should be placed in a separate section before the reference list. The names of funding organizations should be written in full.

Scientific style

Genus and species names should be in italics.

References

Citation

Cite references in the text by name and year in parentheses. Some examples:

Negotiation research spans many disciplines (Thompson 1990).

This result was later contradicted by Becker and Seligman (1996).

This effect has been widely studied (Abbott 1991; Barakat et al. 1995; Kelso and Smith 1998; Medvec et al. 1993).

Reference list

The list of references should only include works that are cited in the text and that have been published or accepted for publication. Personal communications and unpublished works should only be mentioned in the text. Do not use footnotes or endnotes as a substitute for a reference list.

Reference list entries should be alphabetized by the last names of the first author of each work.

Journal article

Gamelin FX, Baquet G, Berthoin S, Thevenet D, Nourry C, Nottin S, Bosquet L (2009) Effect of high intensity intermittent training on heart rate variability in prepubescent children. *Eur J Appl Physiol* 105:731-738. doi: 10.1007/s00421-008-0955-8

Ideally, the names of all authors should be provided, but the usage of “et al” in long author lists will also be accepted:

Smith J, Jones M Jr, Houghton L et al (1999) Future of health insurance. *N Engl J Med* 965:325–329

Article by DOI

Slifka MK, Whitton JL (2000) Clinical implications of dysregulated cytokine production. *J Mol Med*. doi:10.1007/s001090000086

Book

South J, Blass B (2001) *The future of modern genomics*. Blackwell, London

Book chapter

Brown B, Aaron M (2001) The politics of nature. In: Smith J (ed) *The rise of modern genomics*, 3rd edn. Wiley, New York, pp 230-257

Online document

Cartwright J (2007) Big stars have weather too. IOP Publishing PhysicsWeb. <http://physicsweb.org/articles/news/11/6/16/1>. Accessed 26 June 2007

Dissertation

Trent JW (1975) *Experimental acute renal failure*. Dissertation, University of California

Always use the standard abbreviation of a journal’s name according to the ISSN List of Title Word

Abbreviations, see

www.issn.org/2-22661-LTWA-online.php.

For authors using EndNote, Springer provides an output style that supports the formatting of in-text citations and reference list.

EndNote style

Tables

All tables are to be numbered using Arabic numerals.

Tables should always be cited in text in consecutive numerical order.

For each table, please supply a table caption (title) explaining the components of the table.

Identify any previously published material by giving the original source in the form of a reference at the end of the table caption.

Footnotes to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical data) and included beneath the table body.

Artwork

For the best quality final product, it is highly recommended that you submit all of your artwork – photographs, line drawings, etc. – in an electronic format. Your art will then be produced to the highest standards with the greatest accuracy to detail. The published work will directly reflect the quality of the artwork provided.

Electronic Figure Submission

Supply all figures electronically.

Indicate what graphics program was used to create the artwork.

For vector graphics, the preferred format is EPS; for halftones, please use TIFF format. MS Office files are also acceptable.

Vector graphics containing fonts must have the fonts embedded in the files.

Name your figure files with "Fig" and the figure number, e.g., Fig1.eps.

Definition: Black and white graphic with no shading.

Do not use faint lines and/or lettering and check that all lines and lettering within the figures are legible at final size.

All lines should be at least 0.1 mm (0.3 pt) wide.

Scanned line drawings and line drawings in bitmap format should have a minimum resolution of 1200 dpi.

Vector graphics containing fonts must have the fonts embedded in the files.

Halftone Art

Definition: Photographs, drawings, or paintings with fine shading, etc.

If any magnification is used in the photographs, indicate this by using scale bars within the figures themselves.

Halftones should have a minimum resolution of 300 dpi.

Definition: a combination of halftone and line art, e.g., halftones containing line drawing, extensive lettering, color diagrams, etc.

Combination artwork should have a minimum resolution of 600 dpi.

Color Art

Color art is free of charge for online publication.

If black and white will be shown in the print version, make sure that the main information will still be visible. Many colors are not distinguishable from one another when converted to black and white. A simple way to check this is to make a xerographic copy to see if the necessary distinctions between the different colors are still apparent.

If the figures will be printed in black and white, do not refer to color in the captions.

Color illustrations should be submitted as RGB (8 bits per channel).

Figure Lettering

To add lettering, it is best to use Helvetica or Arial (sans serif fonts).

Keep lettering consistently sized throughout your final-sized artwork, usually about 2–3 mm (8–12 pt).

Variance of type size within an illustration should be minimal, e.g., do not use 8-pt type on an axis and 20-pt type for the axis label.

Avoid effects such as shading, outline letters, etc.

Do not include titles or captions within your illustrations.

Figure Numbering

All figures are to be numbered using Arabic numerals.

Figures should always be cited in text in consecutive numerical order.

Figure parts should be denoted by lowercase letters (a, b, c, etc.).

If an appendix appears in your article and it contains one or more figures, continue the consecutive numbering of the main text. Do not number the appendix figures, "A1, A2, A3, etc." Figures in online appendices (Electronic Supplementary Material) should, however, be numbered separately.

Figure Captions

Each figure should have a concise caption describing accurately what the figure depicts. Include the captions in the text file of the manuscript, not in the figure file.

Figure captions begin with the term Fig. in bold type, followed by the figure number, also in bold type.

No punctuation is to be included after the number, nor is any punctuation to be placed at the end of the caption.

Identify all elements found in the figure in the figure caption; and use boxes, circles, etc., as coordinate points in graphs.

Identify previously published material by giving the original source in the form of a reference citation at the end of the figure caption.

Figure Placement and Size

When preparing your figures, size figures to fit in the column width.

For most journals the figures should be 39 mm, 84 mm, 129 mm, or 174 mm wide and not higher than 234 mm.

For books and book-sized journals, the figures should be 80 mm or 122 mm wide and not higher than 198 mm.

Permissions

If you include figures that have already been published elsewhere, you must obtain permission from the copyright owner(s) for both the print and online format. Please be aware that some publishers do not grant electronic rights for free and that Springer will not be able to refund any costs that may have occurred to receive these permissions. In such cases, material from other sources should be used.

Accessibility

In order to give people of all abilities and disabilities access to the content of your figures, please make sure that

All figures have descriptive captions (blind users could then use a text-to-speech software or a text-to-Braille hardware)

Patterns are used instead of or in addition to colors for conveying information (color-blind users would then be able to distinguish the visual elements)

Any figure lettering has a contrast ratio of at least 4.5:1

Electronic supplementary material

Springer accepts electronic multimedia files (animations, movies, audio, etc.) and other supplementary files to be published online along with an article or a book chapter. This feature can add dimension to the author's article, as certain information cannot be printed or is more convenient in electronic form.

Submission

Supply all supplementary material in standard file formats.

Please include in each file the following information: article title, journal name, author names; affiliation and e-mail address of the corresponding author.

To accommodate user downloads, please keep in mind that larger-sized files may require very long download times and that some users may experience other problems during downloading.

Audio, Video, and Animations

Always use MPEG-1 (.mpg) format.

Text and Presentations

Submit your material in PDF format; .doc or .ppt files are not suitable for long-term viability.

A collection of figures may also be combined in a PDF file.

Spreadsheets

Spreadsheets should be converted to PDF if no interaction with the data is intended.

If the readers should be encouraged to make their own calculations, spreadsheets should be submitted as .xls files (MS Excel).

Specialized Formats

Specialized format such as .pdb (chemical), .wrl (VRML), .nb (Mathematica notebook), and .tex can also be supplied.

Collecting Multiple Files

It is possible to collect multiple files in a .zip or .gz file.

Numbering

If supplying any supplementary material, the text must make specific mention of the material as a citation, similar to that of figures and tables.

Refer to the supplementary files as "Online Resource", e.g., "... as shown in the animation (Online Resource 3)", "... additional data are given in Online Resource 4".

Name the files consecutively, e.g. "ESM_3.mpg", "ESM_4.pdf".

Captions

For each supplementary material, please supply a concise caption describing the content of the file.

Processing of supplementary files

Electronic supplementary material will be published as received from the author without any conversion, editing, or reformatting.

Accessibility

In order to give people of all abilities and disabilities access to the content of your supplementary files, please make sure that

The manuscript contains a descriptive caption for each supplementary material

Video files do not contain anything that flashes more than three times per second (so that users prone to seizures caused by such effects are not put at risk)

Conflict of interest

All benefits in any form from a commercial party related directly or indirectly to the subject of this manuscript or any of the authors must be acknowledged. For each source of funds, both the research funder and the grant number should be given. This note should be added in a separate section before the reference list.

If no conflict exists, authors should state: The authors declare that they have no conflict of interest.

After acceptance

Upon acceptance of your article you will receive a link to the special Author Query Application at Springer's web page where you can sign the Copyright Transfer Statement online and indicate whether you wish to order OpenChoice, offprints, or printing of figures in color.

Once the Author Query Application has been completed, your article will be processed and you will receive the proofs.

Open Choice

In addition to the normal publication process (whereby an article is submitted to the journal and access to that article is granted to customers who have purchased a subscription), Springer provides an alternative publishing option: Springer Open Choice. A Springer Open Choice article receives all the benefits of a regular subscription-based article, but in addition is made available publicly through Springer's online platform SpringerLink. We regret that Springer Open Choice cannot be ordered for published articles.

Springer Open Choice

Copyright transfer

Authors will be asked to transfer copyright of the article to the Publisher (or grant the Publisher exclusive publication and dissemination rights). This will ensure the widest possible protection and dissemination of information under copyright laws.

Open Choice articles do not require transfer of copyright as the copyright remains with the author. In opting for open access, they agree to the Springer Open Choice Licence.

Offprints

Offprints can be ordered by the corresponding author.

Color illustrations

Online publication of color illustrations is free of charge. For color in the print version, authors will be expected to make a contribution towards the extra costs.

Proof reading

The purpose of the proof is to check for typesetting or conversion errors and the completeness and accuracy of the text, tables and figures. Substantial changes in content, e.g., new results, corrected values, title and authorship, are not allowed without the approval of the Editor.

After online publication, further changes can only be made in the form of an Erratum, which will be hyperlinked to the article.

Online First

The article will be published online after receipt of the corrected proofs. This is the official first publication citable with the DOI. After release of the printed version, the paper can also be cited by issue and page numbers.

Journal of Experimental Botany

General information

The *Journal of Experimental Botany* publishes high-quality primary research papers together with Review articles and Special issues in the plant sciences.

Full-length primary papers should contribute to our understanding of how plants develop and function, and should provide new insights into biological processes. The journal will not publish purely descriptive papers or papers that report a well-known process in a species in which the process has not been identified previously. Articles should be concise and generally limited to 10 printed pages.

Review Articles are published regularly as *Perspectives in Experimental Botany*. *Opinion papers* that express a particular point of view on a controversial topic relevant to any aspect of plant science are also considered. Outlines of proposed reviews and opinions should be submitted to j.exp.bot@lancaster.ac.uk for consideration before preparation of a full manuscript.

Special Issues containing reviews and occasionally one or two primary papers in a specified subject area are published at intervals. Reviews should not be encyclopaedic, will ideally contain the author's views and be pitched at a level that will appeal to the non-specialist as well as those who work in the field. If primary papers are submitted for a Special Issue, then the Introduction should be longer than usual to help orientate the reader within the field, and the Discussion should also help to explain the context of the work.

Submission of a manuscript to the Journal of Experimental Botany implies that it is not under consideration by any other journal, and that all authors have agreed to submission. It is also submitted under the understanding that it is an original work and no part has been published elsewhere, with the exception of an abstract. Manuscripts submitted to the journal may be checked for originality using anti-plagiarism software. The journal's policy is that in addition to acknowledging a source, authors are required to paraphrase the detail of other people's work in their own words, otherwise the text should be enclosed in quotation marks.

Online submission of manuscripts

All manuscripts should be submitted via Bench>Press, our online manuscript submission and review system. If you are unable to submit in this way please contact the editorial office. To submit online please go to <http://submit-jxb.oxfordjournals.org/> and follow the instructions for creating an account (or sign in) and submitting your manuscript. Before submitting your manuscript please read and follow the Journal's [guidelines for presentation](#).

If you are a first time user of the 'Bench>Press system' please click on 'Create an account' and

register following the website's instructions. If you are already registered with *JXB* Bench>Press, please sign in by using your e-mail as your username, and your password. If you have forgotten your password, you can obtain a new one by clicking on [lost password](#). Here you will be prompted to enter your e-mail address. The next page will ask you your security question. After entering your security question, a new password will be e-mailed to you (you can always change a password on your Personal Information page).

After you have logged in, please enter the 'Author Area' and select 'Submit a new manuscript'. Fill in all the required fields.

1. Manuscript metadata: Number of authors, article type, title, running title, key words, abstract, covering letter, submission agreement, and suggested editors. You are required to suggest three potential reviewers. You can also exclude reviewers, if so, please state your reasons in the covering letter. In both cases please provide as much information as possible. 2. Author(s) information: Please enter the name, institution, and e-mail for each author in the order they appear on the manuscript. 3. File upload metadata: number of images and supplementary files that you will upload, which are not included in the manuscript file. Please fill in all the required fields: number of pages and figures, number of colour and black and white figures, number of tables. 4. Upload your file(s): a single Word or .PDF file with tables and figures included is the preferred format. Please note that before creating your .PDF file, fonts (Asian, Cyrillic, Eastern European, and Middle Eastern) should be embedded in the document. Embedding ensures that all readers can view the document in any system. Please embed all fonts even if you think you have not used any special fonts. They are often left in the original Word document or may occur in graphics and may not even be visible (see Acrobat Help: 'Embedding Fonts'). Alternatively, if tables are uploaded separately, these should be Word or PDF. If figures are not included in the text, they should be submitted as .JPEG, .TIFF or .GIF, and should be

If reference is made to a paper 'in press', a proof of this should also be submitted. If any material from other publications is included, it should be clearly referenced and copyright permission sought before submission. Please see section 'Permission to reproduce figures'.

Guidelines for presentation

Manuscripts should be typewritten on one side only of an A4 sheet, double-spaced throughout (except for the references - see below) and with at least a 4 cm margin on the left. Manuscripts should be written in the third person. Number all pages of the manuscript consecutively on the right hand side at the bottom of the page. Number the lines of the text

in the left-hand margin, but omit line numbering from the beginning of the References section onwards. Page and line numbering help reviewers and editors easily to refer to specific sections of the manuscript. Please note that manuscripts without page and line numbering will be returned to authors for correction before being considered further.

For primary research articles, the manuscript should be arranged in the following order: Title page Abstract Introduction Materials and methods Results Discussion (this section may be combined with Results) Supplementary material (if applicable) Acknowledgements References Tables Figure legends Figures

The *Title page* should contain the title, the name(s) of the author(s), the name(s) and address(es) of the institution(s) where the work was carried out, followed by the contact details of the author to whom correspondence should be sent (address, telephone, fax, and e-mail). The date of submission and the number of tables and figures should also be given on the first page. The *Title* should be specific and concise but sufficiently informative to assist those scanning contents listings and abstract journals. Authors should also suggest a short running title. Please do not add the running title as a header.

The *Abstract* should not exceed 250 words; it should state the rationale, findings and conclusions of the study; it should contain no discursive matter or references.

Authors should suggest no more than ten *Key words* for their article in alphabetical order. Data should not be presented in both tabular and graphical form. Large bodies of primary data should not be included in the manuscript but they can be presented as 'Supplementary material', which will be published online at the time of publication.

Abbreviations, numbers and dates

Abbreviations and their explanation should be composed in a list. Standard chemical symbols may be used in the text where desirable in the interests of conciseness. For long chemical names and other cumbersome terms, widely accepted abbreviations may be used in the text (e.g. ATP, DNA); the list of standard abbreviations published by *The Biochemical Journal* (<http://www.biochemj.org/bj/bji2a.htm>) is an acceptable guide. Abbreviations for the names of less common compounds may be used, but the full term should be given on first mention. It is confusing and unnecessary to use abbreviations for common English words (e.g. L for light).

Numbers up to ten should be spelled out in the text except when referring to measurements. Numbers higher than ten are to be represented as numerals except at the beginning of a sentence. Fractions are to be expressed as decimals.

Dates should be cited thus: 7 June 2001 and the 24 hour clock should be used.

Scientific names

The complete scientific name (genus, species, and authority, and cultivar where appropriate) must be cited for every organism at the first mention. The generic name should be abbreviated to the initial thereafter, except where intervening references to other genera with the same initial could cause confusion. If vernacular names are employed, they must be accompanied by the correct scientific name on first use.

Units of measurement

The metric system is adopted as standard. The system of units known as 'SI' should be used. If non-standard abbreviations must be used they should be defined in the text. Units of measurement should be spelled out except when preceded by a numeral, when they should be abbreviated in the standard form: g, mg, cm³, etc. and not followed by full stops. Use negative exponents to indicate units in the denominator (i.e. mmol m⁻² s⁻¹).

Chemical and molecular biology nomenclature

Follow *Chemical Abstracts* and its indexes for chemical names. The IUPAC and IUBMB recommendations on chemical, biochemical, and molecular biology nomenclature should be followed for amino acids, peptides, enzymes, nucleic acids, polynucleotides, carbohydrates, and lipids (see <http://www.chem.qmw.ac.uk/iupac> and [/iubmb](http://www.iubmb.org)).

Nomenclature for genes and proteins must follow international standards. It is important to differentiate between genes and proteins. *Italics* is a standard for genes, so all gene symbols and loci should be in *italics* and capitalization as it applies for each organism's standard nomenclature format, in text, tables, and figures. Proteins should appear in Roman type. Nomenclature conventions differ amongst species, please follow them accordingly.

Arabidopsis:

<http://www.arabidopsis.org/portals/nomenclature/guidelines.jsp>

Maize:

http://www.maizegdb.org/maize_nomenclature.php

Rice:

http://www.gramene.org/documentation/nomenclature/rice_gene_nomen.pdf

Tomato: <http://tgrc.ucdavis.edu/>

Wheat: <http://www.k-state.edu/wgrc/>

Sequence data

Deposition of sequence data (proteins or nucleotides), array data, molecular interaction data, and any other data where there is a publicly held database is required before publication of the manuscript; and the database accession number must be given in the manuscript (Materials and methods). Appropriate databases for protein and nucleic acid sequences are: [EMBL](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/EMBL/); [GenBank](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/GenBank/), or the [Protein Data Bank](http://www.pdb.org/).

Microarray Gene Expression Data should be MIAME compliant; and data should be deposited in a public repository such as ArrayExpress and GEO.
[Back to Contents](#)

Equations

If equations require more than one level of subscript or superscript, please use either 'Microsoft Equation Editor' or 'Math Type'. If anything else is used, the equation has to be re-typed which makes it vulnerable to errors.

Tables

Tables should be on a separate page, and should be numbered in Arabic numerals with a concise and descriptive legend at the head. They should be cited in the text in a sequential order. Please create tables in Word using the 'table' feature and include them in the text file.

Figures

Figures should be self-explanatory and contain as much information as is consistent with clarity. Each figure should be provided on a separate page and be clearly labelled using Arabic numbers. Citation in the text should take the form Fig. 1A etc, and should be referred to in the text in sequential order. Wherever possible, figures should be grouped to fill a page. Label figures that have more than one panel in capital letters A, B, etc.

Lines and symbols should be drawn boldly enough to stand reduction. For graphs a suitable thickness for the axis would be 0.3 mm and for the other lines 0.4 or 1.0 mm depending on the complexity of the graph. The preferred symbols are closed circles, open circles, closed squares, open squares, closed triangles, and open triangles and should be no smaller than 2 mm (height/diameter) for reduction to one-half. The symbols x and + should be avoided.

The typeface used for lettering should be of a type similar in style to the text of the journal (e.g. Times New Roman or Arial). The height of the lettering should be uniform throughout and should have a capital height of 4.0 mm on the originals for reduction to one-half. A scale should be included for all micrographs; otherwise the scale of the original should be stated in the legends so that the final scale can be calculated.

Figure manipulation: Please note that no specific feature within an image may be enhanced, obscured, moved, removed, or introduced. The grouping of images from different parts of the same gel, or from different gels, fields, or exposures must be made explicit by the arrangement of the figure (i.e. using dividing lines) and in the figure legend. Adjustments of brightness, contrast, or colour balance are acceptable as long as they are applied to the whole image and if they do not obscure, eliminate, or misrepresent any information present in the original, including backgrounds. Without any background information, it is not possible to see

exactly how much of the original gel is actually shown. Non-linear adjustments (e.g. changes to gamma settings) must be disclosed in the figure legend.

The minimum resolution for the figures is 300 dpi (dots per inch) for tone or colour, 1200 dpi for line art at approximately the correct size for publication. Colour figures should be CMYK (Cyan-Magenta-Yellow-Black).

To ensure that reviewers, editors, and readers can understand your figures please follow the recommendations to make them colourblind friendly (see <http://jfly.iam.u-tokyo.ac.jp/color/>) - In the fluorescent double-staining micrographs, DNA chips, etc, do not use the combination of red and green. Use magenta (purple) and green instead. - For micrographs with three or more channels, in addition, show either a greyscale picture of each channel or the combination of the two most important channels in magenta and green. - For graphs and line drawings, label elements of the graph on the graph itself rather than making a separate colour-coded key, since matching the same colours in distant places is extremely difficult. - Do not convey information in colour only. Show difference both in colour and shape (solid and dotted lines, different symbols, various hatching, etc.). Red does not appear as a bright and vivid colour. Avoid using red characters on a dark background.

Colour publication: The charges for colour publication in print are currently £100/\$150 per figure. Colour payment agreement is required before acceptance of your manuscript. Reviews, focus papers and special issue papers are exempt from colour charges, but colour should be essential for the scientific understanding. Authors of research papers can choose to have their figures published in colour in the online version of the article for free, while the print version will be published in black and white. The use of online-only colour will be limited to those figures which reproduce adequately in both greyscale and colour. Authors who wish to have their figures in colour both online and in print will be charged as specified above. Please consider these options carefully at the time of submission. The online system will ask you to select these options for each colour figure. If a figure is going to be published in colour online but not in print it is **essential** that no reference to colour is made in the legend or within the text of the manuscript that refers to the figure. The figure files for colour online-only should be supplied in CMYK. Authors will receive the proofs according to the print version of the manuscript.

Please note that orders from the UK will be subject to a 17.5% VAT charge. For orders from elsewhere in the EU you or your institution should account for VAT by way of a reverse charge. Please provide us with your or your institution's VAT number.

Figure legends should be provided on a separate page and included in the text file. Each legend

should contain sufficient explanation to be meaningful without cross-referencing. A scale of the original should be included in the legend unless already indicated in the picture. A description of the symbols used in the figures should be written out in full. (Please do not include the character symbol in the legend.) Please note that figure legends may be used by search engines for figure searches.

Cover illustrations: authors are encouraged to submit interesting images for a potential issue cover. Illustrations may be taken from the article, or be closely related to it, and they should be original. The potential cover illustration figure(s) must be supplied in electronic format as .TIFF, and resolution must be above 300 dpi at publication size. The image size is 91×285 mm. Please provide a detailed legend and credit information. A short concise caption may also be provided to appear on the front cover. Authors may submit a potential cover illustration at the time of submission or at a later stage during the reviewing process via e-mail (j.exp.bot@lancaster.ac.uk). In this latter case please provide your manuscript number and title and your address.

Supplementary material for online-only publication

Supplementary material may be submitted for online-only publication if it adds value for potential readers. However, it must not contain material critical to the understanding of the manuscript. The hard copy of the manuscript should stand alone, but it should be indicated at an appropriate point in the text that supplementary material is available online. In addition, the availability of supplementary material should also be indicated in the manuscript by a section headed 'Supplementary material' with a brief description of these data to appear before the Acknowledgements and References. If possible the best format to present these data is a single PDF file. Please include the manuscript title and list of authors at the top of the first page, and whenever possible include the figure legends. Supplementary material should be named and cited within the manuscript as Figure S1, Table S1, Video S1, etc. Supplementary material is available to reviewers and editors during the review process. If images are supplied as .GIFs or .JPEGs, the minimum acceptable resolution for viewing on screen is 120 dpi.

Videos: The preferred formats for video clips are .MOV, .MPG, .AVI, and animated .GIF files. Authors are advised to use a readily available program to create movies so that they can be viewed easily with e.g. Windows Media Player or QuickTime.

Authors should check the supplementary data carefully as this information is not professionally copy edited or proofread.

The accuracy of the references and citation information is the responsibility of the authors. Please be aware that, if citation information is incomplete or inaccurate, links on the online journal will not work. Line numbering should be omitted from the References section onwards.

Citations in the text should have the authors immediately followed by the date to facilitate the electronic linkages which are available on-line, for example: (Shen and Ma, 2001) or Shen and Ma (2001). If several papers by the same author in the same year are cited, they should be lettered in sequence (2000a, b), etc. When papers are by more than two authors they should be cited in the text: (Shen *et al.*, 2001).

The list of literature must be typed single-spaced throughout and with a single line space between each citation. References should be thoroughly checked before submission. If the list is not in the correct form it will be returned to the author for amendment and publication of the paper may be delayed. In the list, references must be placed in alphabetical order without serial numbering. The following standard form of citation should be used, including the title of each paper or book:

Jiang Q, Gresshoff PM. 1993. *Lotus japonicus*: a model plant for structure–function analysis in nodulation and nitrogen fixation. In: Gresshoff PM, ed. *Current topics of plant molecular biology*, Vol. II. Boca Raton, FL: CRC Press, 97–110.

N'tchobo H. 1998. Sucrose unloading in tomato fruits. II. Subcellular distribution of acid invertase and possible roles in sucrose turnover and hexose storage in tomato fruit. PhD thesis, Laval University, Canada, 87–118.

Richard C, Granier D, Inzé D, De Veylder L. 2001. Analysis of cell division parameters and cell cycle gene expression during the cultivation of *Arabidopsis thaliana* cell suspensions. *Journal of Experimental Botany* **52**, 1625–1633.

Only papers published or in press should be cited in the literature list. Unpublished results, including submitted manuscripts and those in preparation, should be cited as unpublished in the text. Journal titles should not be abbreviated but be given in full. Citation of articles from e-journals and journal articles published ahead of print should have the author names, year, manuscript title, journal title followed by the assigned digital object identifier (DOI) or the appropriate URL:

Parry MAJ, Andralojc PJ, Mitchell RAC, Madgwick PJ, Keys AJ. (March 14, 2003.) Manipulation of Rubisco: the amount, activity, function and regulation. *Journal of Experimental Botany* 10.1093/jxb/erg141.

Citation of other URL addresses (unless in reference to an e-journal) may be made in the text but should not be included in the reference list.

References

Review procedure

A new submitted manuscript is sent to the relevant subject Associate Editor, who oversees the review process. Manuscripts are reviewed by two independent experts in the particular area. The reviewers will make a scientific assessment and recommendation to the Editors. In case of a disagreement, the Associate Editor may ask a third independent expert to assess the manuscript. Reviewers and Associate Editors remain unknown to authors. The Associate Editors will reach a final decision either to accept, accept with revision or to reject a manuscript. Rejected manuscripts with an invitation to re-submit will be considered as new submissions and undergo the full reviewing process at the Editors' discretion. Include a point by point response to reviewers with your re-submitted manuscript.

Revised manuscripts

Revised manuscripts should be received within four weeks of the date from when the invitation was sent; revised manuscripts received after this time will be considered as new submissions. Revised manuscripts should be accompanied by a detailed response letter on how all the concerns of the editor and referees have been addressed. Please give the exact page number(s), paragraphs(s), and line number(s) where each revision has been made, and copy this letter in 'Response to reviews' during submission.

Format for revised manuscript: Original source files are required to avoid delays if the manuscript is accepted. The main text must be provided as Microsoft Word. References, Figure legends, and Tables should be included in this Word file. Figures should be provided as .TIFF files. The minimum resolution for the figures is 300 dpi for tone or colour, 1200 dpi for line art at approximately the correct size for publication. Colour figures should be CMYK (Cyan-Magenta-Yellow-Black).

Permission to reproduce figures

Please note that if your manuscript (or supplementary material) includes any data in tables or figure(s) already published, you will need permission from the original publisher to reproduce them before your manuscript can be published. This includes figures adapted (modified or re-drawn) in any way from other publications. Permission to reproduce figures or data from other publications must be sought by authors at the time of acceptance. Please note that obtaining copyright permission could take some time. A copy of the permission document should be sent to the Production Editor, *Journal of Experimental Botany*, Oxford University Press, Great Clarendon Street, Oxford OX2 6DP. E-mail: [JXB production office](mailto:JXB_production_office)
To seek copyright permission please contact the copyright permission department of the relevant journal or publisher.

Open access articles

Open Access articles are freely available online to all from the date of online publication. All primary papers whose corresponding author's institution has a full subscription to the *JXB* will be published Open Access. All material associated with that article will also be accessible to all. Authors from non-subscribing institutions can choose to make their article Open Access, and this in turn incurs a charge of £1700/\$3000/€2550. If authors choose not to pay the fee the article will remain under subscription access for one year, and during that time will only be accessible to those with a personal or institutional subscription or on a pay per view basis. After that time all online articles are freely accessible to all. Authors will be offered the Open Access option when their paper is accepted.

Proofs

Proofs will be sent electronically to the corresponding author as a .PDF file and will include illustrations set in the appropriate place in the type. The author should make a print copy and add any necessary typographical corrections before returning the corrected proofs by fax to Oxford University Press
(+44 (0) 1865 355817
+44 (0) 1865 355817) or e-mail
(exbotj@oxfordjournals.org) within three days of receipt; otherwise the Editor reserves the right to correct the proofs and to send the material for publication. This is essential if all the material in a given issue is not to be delayed by the late receipt of one corrected proof.

Offprints and unique URL

On publication of an article, corresponding authors can order 25 free offprints using the [offprint order form](#) and will also receive a unique URL that gives access to both PDF and HTML versions of the paper. The free URL link may be mounted on the authors' home page or institutional web site. This URL links visitors to the *JXB* site and the complete version of the paper online with all functionality; it is accessible regardless of subscription status. Additional offprints may be purchased if required. Order forms are sent out with the proofs. Late orders submitted after the Journal has gone to press are subject to a 100% surcharge (to cover the additional printing cost).

Please note that orders from the UK will be subject to a 17.5% VAT charge. For orders from elsewhere in the EU you or your institution should account for VAT by way of a reverse charge. Please provide us with your or your institution's VAT number.

Licence to publish

It is a condition of publication in the Journal that authors grant an exclusive licence to the [Society for Experimental Biology](#). This ensures that requests from third parties to reproduce articles are handled efficiently and consistently and will also allow the article to be as widely disseminated as possible. In

assigning the licence, authors may use their own material in other publications provided that the Journal is acknowledged as the original place of publication, and Oxford University Press, on behalf of the SEB, is notified in writing and in advance.

Author self-archiving/public access policy

For information about this journal's policy, please visit our [Author Self-Archiving policy page](#).

Distribution of materials

All authors publishing work in the JXB are expected to make novel materials used and described in the paper available for non-commercial research purposes. A statement concerning the availability, or restrictions on availability, should be included in the Materials and methods section of the paper. Whilst the JXB acknowledges that some materials such as enzymes, natural products, and antibodies require substantial effort to isolate, and that supplies may be limited, authors should be aware that it is up to the referees and editors to decide if stated restrictions on availability are reasonable.

Conflict of interest

The *Journal of Experimental Botany* requires that each author reveal any financial interests or connections, direct or indirect, or other situations that might raise the question of bias in the work reported or the conclusions, implications, or opinions stated, including pertinent commercial or other sources of funding for the individual author(s) or for the associated department(s) or organization(s), personal relationships, or direct academic competition. When considering whether you should declare a conflicting interest or connection please consider the conflict of interest test: Is there any arrangement that would embarrass you or any of your co-authors if it was to emerge after publication and you had not declared it?

Vat information

Orders of offprints and copies from the UK will be subject to a 17.5% VAT charge. For orders from elsewhere in the EU you or your institution should account for VAT by way of a reverse charge. Please provide us with your or your institution's VAT number.

NIH funding statements

Details of all funding sources for the work in question should be given in a separate section entitled 'Funding'. This should appear before the 'Acknowledgements' section.

The following rules should be followed:

- The sentence should begin: 'This work was supported by ...'
- The full official funding agency name should be given, i.e. 'the National Cancer Institute at the

National Institutes of Health' or simply 'National Institutes of Health' not 'NCI' (one of the 27 subinstitutions) or 'NCI at NIH' (full RIN-approved list of UK funding agencies) [please make sure you change this blue link to <http://www.rin.ac.uk/files/List-of-major-UK-research-funders.pdf> as it is not working on many,

- many pages]
- Grant numbers should be complete and accurate and provided in brackets as follows: '[grant number ABX CDXXXXXX]'
- Multiple grant numbers should be separated by a comma as follows: '[grant numbers ABX CDXXXXXX, EFX GHXXXXXX]'
- Agencies should be separated by a semi-colon (plus 'and' before the last funding agency)
- Where individuals need to be specified for certain sources of funding the following text should be added after the relevant agency or grant number 'to [author initials]'

An example is given here: 'This work was supported by the National Institutes of Health [P50 CA098252 and CA118790 to R.B.S.R.] and the Alcohol & Education Research Council [HFY GR667789].