

UNIVERSIDADE ESTADUAL DA PARAÍBA
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA – PRPGP
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E
CONSERVAÇÃO – PPGEC

ARQUITETURA DE COPAS DE ESPÉCIES DA
CAATINGA: UM REFLEXO DO ESTRESSE HÍDRICO NA
VEGETAÇÃO DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO

CAROLLINE BARROS CAVALCANTE

CAMPINA GRANDE – PB

2014

CAROLLINE BARROS CAVALCANTE

**ARQUITETURA DE COPAS DE ESPÉCIES DA CAATINGA: UM REFLEXO
DO ESTRESSE HÍDRICO NA VEGETAÇÃO DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO**

Dissertação apresentada à
Universidade Estadual da Paraíba,
como parte das exigências do
Programa de Pós-Graduação em
Ecologia e Conservação para
obtenção do Título de Mestre.

Orientadora: Prof^a Dr^a Dilma Maria de Melo Brito Trovão - Departamento de Biologia,
Universidade Estadual da Paraíba, Campina Grande.

Coorientador: Prof. Dr. Carlos Henrique Britto de Assis Prado - Universidade Federal de São
Carlos, São Carlos, São Paulo.

CAMPINA GRANDE

2014

É expressamente proibida a comercialização deste documento, tanto na forma impressa como eletrônica. Sua reprodução total ou parcial é permitida exclusivamente para fins acadêmicos e científicos, desde que na reprodução figure a identificação do autor, título, instituição e ano da dissertação.

C376a Cavalcante, Carolline Barros.

Arquitetura de copas de espécies da caatinga [manuscrito] : um reflexo do estresse hídrico na vegetação do Semiárido Brasileiro / Carolline Barros Cavalcante. - 2014.

45 p. : il.

Digitado.

Dissertação (Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação) - Universidade Estadual da Paraíba, Pró-Reitoria de Pós-Graduação, 2014.

"Orientação: Prof. Dr. Dilma Maria de Brito Melo Trovão, Departamento de Ciências Biológicas".

"Co-Orientação: Prof. Dr. Carlos Henrique Britto de Assis Prado, Departamento de Ciências Biológicas".

1. Composição arbórea. 2. Caatinga. 3. Florestas secas. I. Título.

21. ed. CDD 580

FOLHA DE APROVAÇÃO

CAROLLINE BARROS CAVALCANTE

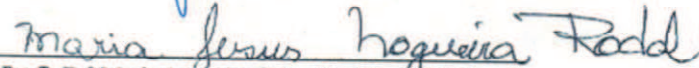
ARQUITETURA DE COPAS DE ESPÉCIES DA CAATINGA: UM REFLEXO DO
ESTRESSE HÍDRICO NA VEGETAÇÃO DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO

Dissertação apresentada à
Universidade Estadual da
Paraíba, como parte das
exigências do Programa de
Pós-Graduação em Ecologia
e Conservação para obtenção
do Título de Mestre.

Aprovada em 27 de fevereiro de 2014



Prof.ª Dr.ª Dilma Maria de Melo Brito Trovão – UEPB



Prof.ª Dr.ª Maria Jesus Nogueira Rodal – UFRPE



Prof. Dr. Sérgio de Faria Lopes – UEPB

CAMPINA GRANDE

2014

AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Estadual da Paraíba e à CAPES.

Agradeço à Professora Dilma e aos demais professores do programa, que direta ou indiretamente me deram subsídios para concluir este trabalho.

Agradeço aos meus companheiros de campo e de laboratório, em especial Marcos Jr. e Miscilene. A dedicação de vocês é linda de se ver, e sem vocês ainda estaria contando nós e conectores em campo.

Um muito obrigado ao Sr. Albérís e D. Socorro, pelo acolhimento carinhoso em sua casa para que pudéssemos realizar os campos.

Agradeço aos meus pais, Edson e Irany, por me darem oportunidades na vida, que me permitiram chegar a esse momento. Agradeço também por todo o amor e carinho dedicados.

Agradeço aos meus irmãos, Fellipe e Fernando, por ser a certeza de que nunca estarei só nesse mundo.

Ao meu namorado (Felipe), pelo companheirismo, pela paciência, pelo amor e por não me deixar desanimar.

Agradeço à família Fraga, em especial Badá e Kátia, que me receberam de braços abertos e amenizaram as saudades de casa.

Não posso deixar de agradecer as poucas e valiosas amizades que fiz no Mestrado: Adna, Livia, Rafa e Elori. Vocês tornaram as coisas mais leves.

E aos amigos da vida, sempre com palavras de incentivos e dispostos a me ouvir: Dani, Mylle, Beta, Thiago, Zé e Raone.

E por fim, desafiando as leis da física e das probabilidades: sobrevivi!

RESUMO

Carolline Barros Cavalcante. Arquitetura de copas de espécies da Caatinga: um reflexo do estresse hídrico no semiárido

A arquitetura copa é influenciada por fatores genéticos e ambientais, que são intermediados por hormônios vegetais. Para evitar o excesso de radiação e a perda de água por transpiração, as espécies de ambientes áridos como a Caatinga desenvolveram estratégias de sobrevivência. Na Caatinga, as espécies foram agrupadas de acordo com a sua fenologia foliar e espera-se que os diferentes padrões fenológicos estejam relacionados às características morfológicas da planta, inclusive de sua copa. Sendo assim, objetivo deste estudo foi caracterizar a arquitetura da copa de grupos com diferentes fenologias foliares da Caatinga e compreender as relações existentes. Foram representadas as copas nove espécies, sendo três perenifólias, três decíduas de 2-3 meses e três decíduas de 4-6 meses e para cada espécie foram analisados três indivíduos, totalizando 27. Para cada indivíduo foi contabilizado o número de conectores, nós regulares, nós finais e nós de emissão, além das distâncias entre os diferentes tipos de nós. Os resultados mostraram que entre os grupos analisados, as maiores médias para o número de nós e conectores foram apresentadas pelo grupo das decíduas de 2-3 meses, seguido pelo grupo das perenifólias e por fim, pelo grupo das decíduas de 4-6 meses. Para as distâncias, apenas a distância entre nós finais vizinhos diferiu entre os grupos, de modo que o grupo das perenifólias apresentou a menor média. As copas menos segmentadas das decíduas de 4-6 meses facilitam a distribuição de recursos por toda a planta de forma rápida, enquanto que copas mais segmentadas, como das decíduas de 2-3 meses evitam o autosombreamento das folhas ao longo dos ramos. Espécies perenifólias apresentaram complexidade de copa reduzida, com autosombreamento evitando a perda excessiva de água, evidenciando uma relação entre a fenologia foliar e a arquitetura da copa em espécies da Caatinga.

Palavras-Chave: Composição arbórea; decíduas; florestas secas; perenifólias.

ABSTRACT

Carolline Barros Cavalcante. Tree crowns architecture of Caatinga species: a reflection of the hydric stress in the semiarid lands.

The crown architecture is influenced by genetic and environmental factors, which are intermediated by plant hormones. In order to avoid radiation excess and water loss through transpiration, the species from arid lands such as Caatinga developed survival strategies. In Caatinga lands, the species were grouped according to their leaf phenology and it's expected that the different phenologic patterns be related to the morphologic characteristics of the plant, including its crown. In this case, this study aimed to characterize the crown architecture of groups having different leaf phenologies from Caatinga and understand the existing relations. Nine crown species were represented, being three evergreen, three 2- to 3-month deciduous and three 4- to 6-month, and for each species three individuals were analyzed, totaling up 27. For each individual, it was accounted the number of connectors, regular, final and emission nodes, besides the distances between the different kinds of nodes. The results showed that among the analyzed groups, the greatest averages to the number of nodes and connectors were found in the 2- to 3-month-old deciduous group, followed by the evergreen group, and finally the 4- to 6-month-old deciduous group. What concerns the distances, only the distance between the final adjoining nodes differed among the groups, in a way that the evergreen trees showed the lowest average. The less segmented deciduous canopies of 4-6 months facilitate the quick distribution of resources throughout the plant, while canopies more segmented, as 2-3 months avoid self-shading of leaves along the branches. Evergreen species showed complexity of canopy reduced with self-shading avoiding excessive water loss, indicating a relationship between leaf phenology and canopy architecture in species of the Caatinga.

Key-words: Tree composition; deciduous; dry forests; evergreen

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO	8
1.1	Arquitetura de copa	8
1.2	Estratégias ecológicas.....	9
1.3	Estresse Hídrico.....	11
1.4	Grupos funcionais.....	11
2	OBJETIVOS	13
2.1	Geral	13
2.2	Específicos	13
3	PERGUNTA	13
4	HIPÓTESE.....	13
5	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	14
	CAPÍTULO I	16
	ARQUITETURA DE COPAS DE ESPÉCIES DA CAATINGA: UM REFLEXO DO ESTRESSE HÍDRICO NA VEGETAÇÃO DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO	16
	ABSTRACT	7
1.	Introdução	18
2.2	<i>Desenho Amostral e coleta de dados</i>	20
2.3	<i>Seleção das espécies</i>	21
2.4	<i>Representação da copa</i>	22
2.5	<i>Análises estatísticas</i>	24
3.	Resultados	25
4.	Discussão	33
5.	Referências.....	37

1. INTRODUÇÃO

1.1 Arquitetura de copa

Durante a fase de desenvolvimento vegetativo, os meristemas axilares originam os ramos, que tem seu crescimento regulado por fatores hormonais, ambientais e genéticos (MCSTEEN, 2009). Dessa forma, o formato assumido pela copa é fruto das interações genéticas e ambientais envolvidas, que são mediadas por hormônios vegetais (ZHANG et al., 2009).

A arquitetura da copa de uma planta relaciona-se com diversos processos fisiológicos, como o transporte de água, fotossíntese, respiração, interceptação luminosa e tanto a assimilação quanto alocação de carbono (SOUZA et al. 2011). É na copa da árvore onde ocorre a produção e exposição das estruturas autotróficas (como as folhas) e heterotróficas (como as flores e frutos), além do transporte da seiva bruta e elaborada, através do xilema e floema (SOUZA et al., 2011), em um sistema vascular formado por uma única rede, onde qualquer raiz parece estar conectada a qualquer ramo (CRUIZIAT; COCHARD; AMÉGLIO, 2002).

A arquitetura da copa exerce um papel fundamental na busca do equilíbrio entre captar a luz necessária para a realização da fotossíntese e evitar o superaquecimento das folhas e uma excessiva perda de água para o ambiente. A inclinação do ramo e a quantidade de irradiação recebida ao longo dele exercem influência na arquitetura da copa, bem como na alocação de carbono entre as estruturas heterotróficas e autotróficas da planta (SOUZA et al. 2009). No entanto, mesmo plantas submetidas às mesmas condições de luminosidade podem apresentar variadas formas de arranjo estrutural da sua arquitetura (FALSTER; WESTOBY, 2003).

Desse modo, a relação entre as partes heterotróficas e autotróficas das plantas deve variar significativamente entre os grupos com diferentes fenologias foliares (SOUZA et al., 2009). Analisar as relações hídricas de uma planta sob a perspectiva da arquitetura da copa permite identificar os processos endógenos e, assim, separá-los do que seria a expressão de uma plasticidade fenotípica às pressões ambientais (BARTHÉLÉMY; CARAGLIO, 2007). A partir do estudo da arquitetura da copa das árvores, é possível ter uma compreensão do padrão de crescimento, ramificação e áreas prioritárias para alocação de carbono.

A análise da arquitetura da copa de uma planta deve consistir numa abordagem global, dinâmica e que contemple vários níveis e desde que surgiram, há cerca de 40 anos, os estudos de arquitetura são um avanço em relação às pesquisas que buscavam compreender a morfologia da planta (BARTHÉLÉMY; CARAGLIO, 2007).

Alguns estudos já realizados sob essa perspectiva buscaram compreender o padrão de crescimento das plantas, a partir da observação dos padrões de emissão de folhas, ângulo de inclinação dos ramos e crescimento das raízes (HONDA; FISHER, 1978; FISHER; HONDA, 1979; KIKUZAWA et al., 1996).

Através da decomposição da copa de um indivíduo em componentes básicos é possível descrever o seu tipo biológico/sua forma, sua localização/orientação no espaço e o modo como esses componentes estão relacionados entre si (GODIM, 2000). Em estudo realizado por Souza et al. (2011) foi proposto um novo método de análise da arquitetura da copa, onde a mesma é decomposta em uma rede de nós e conectores.

1.2 Estratégias ecológicas

Em virtude da diversidade de ambientes existentes, bem como das variações climáticas e eventuais distúrbios, como queimadas e secas, as espécies precisaram desenvolver mecanismos para resistir e se ajustar às novas condições. Esses ajustes se dão em vários níveis do organismo, indo desde a morfologia e fenologia e até mesmo na bioquímica do indivíduo, influenciando no balanço entre os benefícios da fotossíntese e os custos da transpiração (GIVINISH, 1984), a fim de otimizar a aquisição de carbono (WRIGHT; REICH; WESTOBY, 2001).

Espécies estabelecidas em um determinado ambiente apresentam características e estratégias que estão associadas ao ambiente em questão (FALSTER; WESTOBY, 2003). Em regiões tropicais e subtropicais com estações secas, são comuns as florestas decíduas sazonais e savanas (GIVNISH, 2002).

Como forma de evitar a perda excessiva de água para a atmosfera através da transpiração, muitas espécies desenvolveram estratégias como o fechamento dos estômatos ou ainda a caducifolia durante a estação seca (BUCCI et al., 2008). Nas plantas, a seca é um estresse multidimensional, que atrasa o seu desenvolvimento em função da inibição do crescimento

por conta da deficiência hídrica que afeta não apenas a sua morfologia, mas também seus processos fisiológicos, como a fotossíntese e a respiração (BLUM, 1996).

Na caatinga, a sazonalidade marcante e as altas temperaturas, geram um estresse hídrico nos indivíduos vegetais, que para se estabelecer neste ambiente tiveram de se adaptar à baixa umidade, altas temperaturas e chuvas concentradas em poucos meses do ano. Nessa vegetação, grande parte das espécies apresenta fenologia foliar caducifólia por pelo menos dois meses ao ano, sendo que algumas chegam a ficar seis meses do ano sem suas folhas, enquanto que outras conseguem manter suas folhas por todo o ano (BARBOSA; BARBOSA; LIMA, 2003).

Para a Caatinga, foram descritos até o momento, três comportamentos distintos quanto à fenologia foliar de suas espécies vegetais. O primeiro grupo é o das espécies perenifólias, que mantém suas folhas durante todo o ano, o segundo grupo é o das decíduas de dois a três meses e por último o grupo das decíduas de quatro a seis meses, (BARBOSA, BARBOSA; LIMA, 2003).

Classificação semelhante foi encontrada para o Cerrado, onde as espécies também foram classificadas em três grupos quanto à fenologia foliar: Sempre-verdes, decíduas e semidecíduas. O primeiro grupo mantém sua copa com folhas durante todo o ano, já o segundo grupo perde todas as suas folhas por alguns meses e o terceiro grupo perde apenas parte de suas folhas (SOUZA et al., 2011).

Embora haja distinção entre as classificações apresentadas para a Caatinga e para o Cerrado no que diz respeito às perenifólias e sempre verdes, ambas as classificações se referem às espécies que tem como estratégia a permanência de suas folhas durante todo o ano. Já o mesmo não pode ser dito acerca das outras classificações, onde as decíduas da Caatinga apresentam comportamento diferente ao do cerrado e que, enquanto na Caatinga o que varia é a duração do período no qual as espécies ficam sem folhas, no cerrado, a variação é quanto à perda total ou parcial das folhas (DAMASCOS 2008).

No que diz respeito ao custo de energia para a aquisição de recursos, as perenifólias tem mais vantagem, já que ao manterem suas folhas, não precisam investir na reposição das mesmas e além disso tais espécies estão aptas a realizar fotossíntese durante todo o ano, já que não perdem todas as folhas ao mesmo tempo (GIVNISH, 2002). Já as decíduas e semidecíduas, apesar de terem seu potencial fotossintético reduzido pela perda parcial ou total das

folhas, essa perda é compensada por uma maior taxa fotossintética por área foliar dessas espécies em relação às primeiras. (GIVNISH, 2002).

No cerrado, em estudo realizado por Souza et al. (2011), foram encontrados padrões de ramificação entre os grupos com distintas fenologias foliares. Sendo a Caatinga, assim como o cerrado, composta tanto por espécies que mantêm suas folhas por todo o ano, como por espécies que apresentam deciduidade foliar, espera-se que também existam padrões na arquitetura dos grupos.

1.3 Estresse Hídrico

Em regiões onde a disponibilidade hídrica é um fator limitante, como em regiões áridas, a baixa precipitação, altas temperaturas e baixa umidade do ar criam uma situação de estresse hídrico, onde as plantas sofrem redução em sua taxa de crescimento e produtividade (PASSIOURA, 1996). A vegetação da Caatinga evoluiu sob a influência determinante do estresse hídrico, de forma que foram selecionadas as espécies que estavam mais aptas a sobreviver e alcançar o sucesso reprodutivo (FONSECA, 1991).

Para reduzir os danos causados pela seca, as espécies vegetais precisaram adaptar tanto a sua morfologia quanto seus processos fisiológicos (VAZ, 2011) e assim resistir a longos períodos de escassez hídrica.

Em muitas espécies, a evapotranspiração é controlada através do fechamento dos estômatos nos horários mais quentes do dia, a fim de evitar o déficit hídrico (SILVA et al., 2004) e em consequência disso, há uma redução na entrada de CO₂, havendo uma redução na taxa fotossintética e por fim, tem o seu crescimento reduzido (EHLERINGER; MILLER, 1975). Estas plantas possuem a capacidade de, ao se encontrarem em situações de stress, reduzir a taxa de seus processos fisiológicos, como crescimento e fotossíntese (LAMBERS; PONS; CHAPIN-III, 2008).

É comum encontrar em áreas de Caatinga, espécies vegetais com combinações de características fisiológicas e/ou morfológicas que permitem o seu estabelecimento, resistindo aos períodos de seca (SILVA et al., 2004).

1.4 Grupos funcionais

A grande quantidade de espécies vegetais existentes nos ecossistemas torna pouco viável o estudo de cada uma delas individualmente. Pensando nisso, pesquisas começaram a agrupar as espécies de acordo com suas características ou recursos em comum, formando grupos funcionais (MÉDAIL; ROCHE; TATONI; 1998).

Como característica tem-se qualquer atributo morfológico, fisiológico ou fenológico, que seja mensurável ao nível de organismo (VIOLLE, et al., 2007).

Os estudos de grupos funcionais buscam uma nova forma de organização que extrapole as limitações das descrições taxonômicas e que sejam capazes de gerar um conhecimento ao nível de comunidade e não apenas sobre espécies individualmente (PILLAR; SOSINSKI, 2003). Para tanto, são consideradas parâmetros mensuráveis qualquer característica morfológica, fisiológica ou fenológicas que tenha impacto direto ou indireto no fitness¹ (ACKERLY et al., 2000).

Desse modo, as espécies de um mesmo grupo devem ser mais semelhantes entre si do que com espécies de grupos diferentes (CIANCIARUSO; SILVA; BATALHA, 2009) e independente da filogenia, devem se assemelhar em suas respostas ao ambiente ou em outras características (PILLAR; SOSINSKI, 2003). O conjunto de respostas de uma espécie ao ambiente são as suas características ecofisiológicas. As adaptações presentes nas espécies podem ser utilizadas para agrupá-las funcionalmente quanto às suas estratégias de sobrevivência, como é o caso das diferentes fenologias foliares apresentadas por espécies vegetais da Caatinga.

Analisar o padrão de crescimento e organização da copa de uma árvore, através do estudo da sua arquitetura, nos leva ao entendimento das restrições ambientais ao desenvolvimento, que são características dos diferentes grupos funcionais das árvores (SOUZA et al., 2011).

¹ Fitness: O fitness de uma espécie em determinado ambiente está relacionado à capacidade de uma amostra de indivíduos de crescer, reproduzir e sobreviver (VIOLLE et al., 2007).

2 OBJETIVOS

2.1 Geral

Caracterizar a arquitetura da copa de espécies com diferentes fenologias foliares e verificar se há um padrão de arquitetura entre os grupos estudados, a fim de compreender a influência da fenologia foliar na arquitetura da copa.

2.2 Específicos

- Representar graficamente por meio de uma rede composta de nós e conectores a arquitetura da copa de nove espécies vegetais da Caatinga;
- Verificar se há uma relação significativa entre os grupos com diferentes fenologias foliares (perenifólias, decíduas de 2-3 meses e decíduas de 4-6 meses) e o padrão de arquitetura da copa das espécies;

3 PERGUNTA

Há um padrão de arquitetura de copa entre as espécies de um grupo com a mesma fenologia foliar na Caatinga?

4 HIPÓTESE

Sendo a Caatinga uma vegetação adaptada ao clima semiárido, com espécies decíduas e perenes, assim como o Cerrado, espera-se que espécies decíduas apresentem uma arquitetura de copa menos ramificada que espécies perenifólias, conforme foi verificado no Cerrado.

5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACKERLY, D. D., DUDLEY, S. A., SULTAN, S. E., SCHIMITT, J., COLEMAN, J. S., LINDER, C. R., SANDQUIST, D. R., GEBER, M. A., EVANS, A. S., DAWSON, T. E., LECHOWICZ, M. J. The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. **Bioscience**, v. 50, n. 11, p. 979-995, 2000.
- BARBOSA, D. C. A., BARBOSA M. C. A.; LIMA L. C. M. Fenologia de espécies lenhosas da Caatinga. In: LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, JMC. **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife, Ed. Universitária, cap. 16, p. 657-693, 2003.
- BARTHÉLÉMY, D., CARAGLIO, Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. **Annals of Botany**, v.99, p.375-407, 2007.
- BLUM, A. Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. **Plant growth regulation**, v. 20, p. 20:35-148, 1996.
- BUCCI, S. J., SCHOLZ, F. G., GOLDSTEIN, G., MEINZER, F. C., FRANCO, A. C., ZHANG, Y., HAO, G. H 2008. Water relations and hydraulic architecture in Cerrado trees: adjustments to seasonal changes in water availability and evaporative demand. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 20, n.3, p. 233-245, 2008.
- CIANCIARUSO, M. V., SILVA, I. A., BATALHA, M. A. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a ecologia de comunidades. **Biota neotropica**, v. 9, n. 3, p. 93-103, 2009.
- CRUIZIAT, P.; COCHARD, H.; AMÉGLIO, T. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. **Annals of Forest Science**, v. 59, p. 723-752, 2002.
- EHLERINGER, J. R., MILLER, P. C. Water relations of selected plant species in the Alpine Tundra, Colorado. **Ecology**, v. 56, n. 2, p. 370-380, 1975.
- FALSTER, D. S.; WESTOBY, M. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? **New Phytologist**, Sydney, v. 158, p. 509-525, 2003.
- FISHER, J. B., HONDA, H. Branch geometry and effective leaf area: a study of *Terminalia*-branching pattern. 1. Theoretical trees. **American Journal of Botany**, Misakicho, v. 66, n. 6, p. 633-644, 1979.

- FONSECA, M. R. da, **Análise da vegetação arbustivo-arbórea da Caatinga hiperxerófila do Noroeste do Estado de Sergipe**. Campinas, 187p. Tese (Doutorado) Universidade Estadual de Campinas, 1991.
- GIVNISH, T. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. **Silva Fenica**, v. 36, n.3, p. 703-743, 2002.
- GIVNISH, T. J. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. E. Medina et al. (eds.) *Physiological ecology of plants of the wet tropics*, Dr W. Junk Publishers, The Hague, 1984.
- GODIM, C. Representing and encoding plant architecture: A review. **Annals of Forest Science**, Montpellier Cedex, v. 57, p.413-438, 2000.
- HONDA, H., FISHER, J. B. Tree branch angle: maximizing effective leaf area. **Science**, v. 199, p. 888-889, 1978.
- KIKUZAWA, K., KOYAMA, H., UMEKI, K., LECHOWICZ, M. J. Some evidence for an adaptive linkage between leaf phenology and shoot architecture in sapling trees. **Functional Ecology**, Hokkaido, v. 10, n.2, p. 252-257, 1996.
- LAMBERS, H., PONS, T. L., CHAPIN III, F. S. **Plant Physiological Ecology** —Segunda edição, 2008.
- MCSTEEN, P. Hormonal regulation of branching in grasses. **Plant Physiology**, v. 149, pp. 46–55, 2009.
- MÉDAIL, F., ROCHE, P., TATONI, T. Functional groups in phytoecology: an application to the study of isolated plant communities in Mediterranean France. **Acta oecologica**, v. 19, n. 3, p. 263-274, 1998.
- PASSIOURA, J. B. Drought and Drought tolerance. **Plant growth regulation**, v. 20, p. 79-83, 1996.
- PILLAR, V. de P., SOSINSKI JR, E.E. An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. **Journal of Vegetation Science**, Porto Alegre, v. 14, n. 3, p. 323-332, 2003.
- SILVA, E. C. da., NOGUEIRA, R. J. C., AZEVEDO-NETO, A. D., BRITO, J. Z. de CABRAL, E. L. Aspectos ecofisiológicos de dez espécies em uma área de Caatinga.

CAPÍTULO I

ARQUITETURA DE COPAS DE ESPÉCIES DA CAATINGA: UM REFLEXO DO ESTRESSE HÍDRICO NA VEGETAÇÃO DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO

Manuscrito sujeito às normas do Brazilian Journal of Botany

ARQUITETURA DE COPAS DE ESPÉCIES DA CAATINGA: UM REFLEXO DO ESTRESSE HÍDRICO NA VEGETAÇÃO DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO

CAROLLINE BARROS CAVALCANTE¹; DILMA MARIA DE BRITO MELO TROVÃO²;
CARLOS HENRIQUE BRITTO DE ASSIS PRADO³

¹ Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Estadual da Paraíba, Campina Grande, Paraíba, Brasil, carollibbarros@yahoo.com;

² Departamento de Biologia, Universidade Estadual da Paraíba, Campina Grande, Paraíba, Brasil, dilmatrovao@gmail.com;

³ Departamento de Botânica, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, São Paulo, Brasil, prado_chba@yahoo.com.br.

1. Introdução

A arquitetura da copa de uma planta é fundamental para a captura de luz e para a distribuição da mesma para cada unidade fotossintetizante da copa (Valladares & Niinemets 2007), exercendo influência sobre fluxo hídrico e até mesmo na assimilação e alocação de carbono (Souza et al. 2011) e o seu crescimento é influenciado pela interação entre fatores endógenos e exógenos ao indivíduo (Barthélémy & Caraglio 2007).

Em comunidades vegetais, é possível encontrar uma grande diversidade de formato de copas das árvores, o que demonstra que espécies submetidas às mesmas condições ambientais, apresentam diferentes estratégias (Falster & Westoby 2003). Estudos já realizados sob essa perspectiva buscaram compreender o padrão de crescimento das plantas, a partir da observação dos padrões de emissão e fenologia foliar, crescimento das raízes e ângulo de inclinação dos ramos (Honda & Fisher 1978, Fisher & Honda 1979, Kikuzawa et al. 1996).

A análise da arquitetura da copa das árvores permite uma compreensão acerca do padrão de crescimento, ramificação e áreas prioritárias para alocação de carbono (Souza et al. 2011) dando subsídios para o entendimento das estratégias adotadas não apenas para a sua sobrevivência, mas também para garantir a sua reprodução e assim a perpetuação da espécie.

Em ambientes onde a sazonalidade é acentuada, como é o caso do semiárido do nordeste brasileiro, adaptações morfológicas e/ou fisiológicas em indivíduos vegetais são fundamentais para que os organismos possam se ajustar e enfim resistir a períodos de secas (com altas temperaturas e baixa disponibilidade hídrica) (Dombroski et al.

2011). Nesse contexto, Bucci et al. (2008) destacam que para se ajustar a pouca disponibilidade hídrica, as plantas desenvolveram mecanismos tais como o fechamento dos estômatos ou, ainda, a caducifolia durante a seca.

A caducifolia, presente em algumas espécies, é uma estratégia que evita a perda excessiva de água durante o período da seca (Pimentel 2004, Bucci 2008), através da perda total ou parcial das folhas, em determinadas épocas do ano.

Segundo Fourcard (2008) as adaptações presentes nas espécies podem ser utilizadas para agrupá-las funcionalmente quanto às suas estratégias de sobrevivência, como é o caso das diferentes fenologias foliares apresentadas por espécies vegetais da Caatinga e, para Kikuzawa (2008), agrupar espécies de acordo com a sua fenologia foliar pode ser um caminho para compreender a relação entre essas diferentes estratégias e o padrão de ramificação.

Embora a arquitetura da copa das plantas já venha sendo objeto de estudo há cerca de 40 anos, apenas recentemente os estudos se voltaram para a quantidade de recursos investidos nas diferentes estruturas da copa (Fourcaud 2008).

Nesse cenário, o objetivo do presente estudo foi representar a arquitetura da copa de espécies com diferentes fenologias foliares e verificar se há um padrão de arquitetura entre os grupos estudados.

2. Material e métodos

2.1 Área de estudo

A Caatinga está inserida no semiárido brasileiro, que tem o seu clima marcadamente sazonal com altos índices de radiação solar, altas médias de temperaturas anuais, baixas taxas de umidade e um elevado potencial de transpiração, somado a uma precipitação baixa e irregular, limitada a determinadas épocas do ano (PRADO, 2003).

O presente estudo foi realizado na microrregião do Cariri, no Estado da Paraíba, localizada no centro-sul do estado (Souza et al. 2009), no planalto da Borborema e apresenta uma área de 11.192 Km² e está composto por composto por 29 municípios (Alves 2009).

O clima do Cariri Paraibano é, segundo a classificação de Köppen, do tipo BSwH, sendo semiárido, muito quente, com estação chuvosa no verão e com precipitação anual inferior a 750mm (Embrapa, 2014). A temperatura média anual é de 26°C e a umidade relativa do ar não passa de 70% (Barbosa et al, 2007).

2.2 Desenho Amostral e coleta de dados

Nesse estudo, foram analisadas as copas de nove espécies de três grupos com distintas fenologias foliares (perenifólias, decíduas de 2-3 meses e decíduas de 4-6 meses) sendo três espécies para cada grupo e três indivíduos por espécie, totalizando 27 indivíduos (Figura 1).

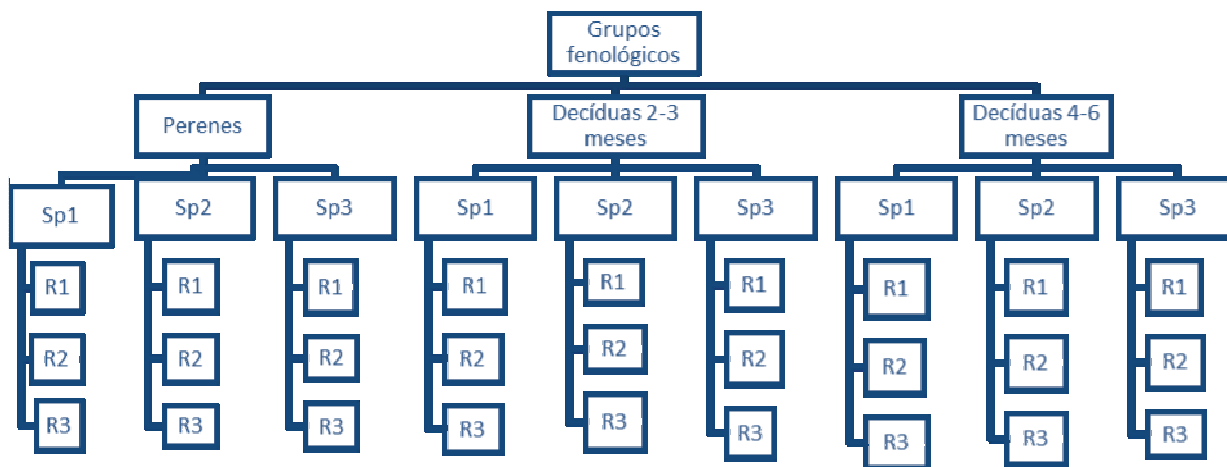


Figura 1. Desenho amostral

Para cada indivíduo foi aferido o diâmetro ao nível do solo (a fim de uniformizar a amostragem), com auxílio de um paquímetro e estimada a altura. Foram selecionados indivíduos jovens e com uma copa à qual houvesse o acesso a copa em sua totalidade, de modo a se proceder com a representação da mesma por completa.

2.3 Seleção das espécies

A partir da classificação feita por Barbosa et al. (2003) acerca da fenologia de espécies lenhosas da Caatinga, foram selecionadas três espécies de cada grupo fenológico: perenifólias (espécies que mantêm suas folhas durante todo o ano); decíduas de 2-3 meses (espécies que perdem suas folhas por um período de dois a três meses) e decíduas de 2-4 meses (espécies que perdem suas folhas por um período de quatro a seis meses).

Com base nessa classificação, a escolha das espécies se deu em função da disponibilidade de indivíduos que apresentaram diâmetro e altura semelhantes nas áreas de estudo. Dentre as espécies perenifólias, foram selecionadas foram selecionadas

Ziziphus joazeiro Mart., *Maytenus rigida* Mart. e *Cynophalla flexuosa* (L.) Presl; No grupo das decíduas de 2-3 meses, *Anadenanthera colubrina* (Vell) Brenan, *Schinopsis brasiliensis* Engl., e *Libidibia ferrea* (Mart.) L. P. Queiroz e, para o grupo das decíduas de 4-6 meses, as espécies *Piptadenia stipulacea* (Benth.) Ducke, *Croton sonderianus* Muell. Arg. e *Pseudobombax marginatum* (A.St.-Hil., Juss. & Cambess.) A. Robyns (Tabela 1).

Tabela 1. Média \pm da altura, diâmetro ao nível do solo (DNS) e classificação quanto a fenologia foliar dos indivíduos e espécies estudadas (três indivíduos por espécie)

	Altura (cm)	DNS(cm)	Fenologia Foliar
<i>Ziziphus joazeiro</i> Mart.	160 \pm 20	4,06 \pm 0.44	Perenifólias
<i>Maytenus rigida</i> Mart	206 \pm 21	5.6 \pm 0.75	Perenifólias
<i>Cynophalla flexuosa</i> (L.) Presl.	220 \pm 41	2.23 \pm 0.12	Perenifólias
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.)	316 \pm 44	4.8 \pm 0.96	Decíduas de 2-3 meses
<i>Libidibia ferrea</i> (Mart.) L. P. Queiroz	216 \pm 16	7.06 \pm 1.39	Decíduas de 2-3 meses
<i>Schinopsis brasiliensis</i> Engl.	263 \pm 63	3.46 \pm 0.44	Decíduas de 2-3meses
<i>Piptadenia stipulacea</i> (Benth.) Ducke	180 \pm 12	1.53 \pm 0.08	Decíduas de 4-6 meses
<i>Croton sonderianus</i> Muell. Arg.	266 \pm 0.16	3.52 \pm 0.22	Decíduas de 4-6 meses
<i>Pseudobombax marginatum</i> (A.St.-Hil. Juss. & Cambess.) A. Robyns	280 \pm 0.47	6.28 \pm 0.85	Decíduas de 4-6 meses

2.4 Representação da copa

Com a finalidade de representar graficamente as copas dos indivíduos estudados, cada região de ramificação da estrutura vegetativa foi considerada como um nó, enquanto que o tronco e os ramos que ligam os nós foram representados por conectores. Os nós foram diferenciados em quatro tipos, sendo o nó inicial (NI), o nó regular (NR), nó de emissão (NE), e o nó final (NF), seguindo o método proposto por Souza et al. (2011).

Conector (CO) é o ramo emitido por cada nó, de modo que é sempre precedido de um nó, e pode ou não originar um nó seguinte; nó inicial (NI) é o primeiro nó da planta, de modo que em cada planta exista apenas um nó inicial. A partir do nó inicial é emitido um ou mais conectores para os próximos nós da planta, que podem ser regulares, de emissão e até mesmo finais.

Cada nó regular (NR) recebe um conector e emite um ou dois conectores, sendo o tipo mais comum de nó nas plantas; o nó de emissão (NE) é aquele que dá origem a três ou mais conectores ou ramificações, sendo eles os responsáveis por dar uma maior complexidade à copa; já o nó final (NF), fica sempre localizado na extremidade de um ramo, delimitando o final da copa. O nó final pode ser ao mesmo tempo regular, quando emite um ou dois conectores finais, ou de emissão, quando emite três ou mais conectores;

Em cada rede formada, foram contabilizados os tipos de nós e conectores, bem como a relação conectores/total de nós. Ainda seguindo o método proposto do Souza et al. (2011), também foram estipuladas quatro distâncias (Fig. 1) a serem medidas em número de conectores:

- NF-NI: é a distância em conectores entre cada nó final e o inicial;

- NF-NF: soma do número de conectores entre dois nós finais vizinhos;
- NE-NI: distância em conectores entre cada nó de emissão para o nó inicial;
- NR-NE: essa distância é obtida através da contagem do número de conectores entre um nó regular e o nó de emissão mais próximo, ou seja, a distância mínima entre cada nó regular e um nó de emissão.

2.5 Análises estatísticas

A partir da representação gráfica dos indivíduos foram calculadas a média e o erro padrão (EP) do número total de nós regulares, nós finais, nós de emissão e conectores, bem como da distância entre nó inicial e nó final (NI-NF), nós finais vizinhos (NF-NF), nó inicial para o nó de emissão (NE-NI) e nó regular para o nó de emissão mais próximo (NR-NE). Para essas variáveis, foi feita uma análise de variância não paramétrica de Kruskal-Wallis, a fim de verificar diferenças significativas ($p < 0.05$) entre as espécies e entre os grupos fenológicos.

Para testar a relação entre a frequência relativa de cada tipo de nó com fenologia foliar, foi realizado um teste de qui-quadrado com o percentual médio de nós regulares, nós de emissão e nós finais em cada grupo.

3. Resultados

Para o número de nós regulares, as maiores médias foram apresentadas por *Anadenanthera colubrina* (898.33 ± 470.83) e *Schinopsis brasiliensis* (593.66 ± 125.94), ambas as espécies com deciduidade foliar de 2-3 meses. As menores médias foram apresentadas por *Cynophalla flexuosa* (17.33 ± 6.59) e *Pseudobombax marginatum* (53.33 ± 22.52). *Ziziphus joazeiro* e *Maytenus rigida*, ambas perenifólias, apresentaram valores intermediários (Tabela 2).

Entre os grupos, a maior média foi apresentada pelo grupo das decíduas de 2-3 meses (547.66 ± 177.66) e a menor média foi apresentada pelo grupo das decíduas de 4-6 meses (171.11 ± 41.70), de modo que o grupo das perenifólias apresentou valores intermediários (266.11 ± 95.86).

O grupo das espécies decíduas de 2-3 meses apresentou uma maior média de nós finais do que o grupo das decíduas de 4-6 meses, enquanto que o grupo das perenifólias apresentou uma média de número de nós finais intermediária aos dois grupos, não diferindo deles (Tabela 2).

Entre as espécies as médias de nós finais de *Maytenus rigida* (230 ± 96.58), *Anadenanthera colubrina* (260 ± 85.07), *Schinopsis brasiliensis* (273.66 ± 78.60), *Croton sonderianus* (105.66 ± 32.53) e *Libidibia ferrea* (65.66 ± 13.28) não diferiram entre si. *Pseudobombax marginatum* (28.33 ± 6.17) e *Cynophalla flexuosa* (9 ± 1.15) apresentaram menor média de nós finais em suas copas (Tabela 2).

Tabela 2. Média e erro padrão do número de conectores, nós regulares, nós finais, nó de emissão e relação entre conectores e nós da arquitetura da copa das espécies estudadas.

	Regular		Final		Emissão		Conectores		Conectores/ nós	
	Perenifólias									
<i>Z. joazeiro</i>	380.66 ± 201.84 ab	152.33 ± 78.86 ab	35.33 ± 23.91 abc	1165.66 ± 633.56 a	2.03 ± 0.02 b					
<i>M. rigida</i>	400.33 ± 151.64 ab	230 ± 96.58 a	151.33 ± 71.66 a	1742 ± 719.72 a	2.2 ± 0.02 a					
<i>C. flexuosa</i>	17.33 ± 6.59 c	9 ± 1.15 c	3.66 ± 2.18 c	63.33 ± 15.23 c	2.16 ± 0.01 ab					
Média ± SE	266.11 ± 95.86 AB	130.44 ± 48.40 AB	63.44 ± 31.30 A	990.33 ± 370.49 AB	2.13 ± 0.04 A					
Decíduas de 2-3 meses										
<i>A. colubrina</i>	898.33 ± 470.83 a	260 ± 85.07 a	76 ± 49.56 abc	2454.66 ± 1033.716 a	2.15 ± 0.07 b					
<i>C. ferrea</i>	151 ± 1.52 b	65.66 ± 13.28 a	30 ± 4.04 b	522.33 ± 63.75 b	2.09 ± 0.13 ab					
<i>S. brasiliensis</i>	593.66 ± 125.94 a	273.66 ± 78.60 a	99.33 ± 39.48 ab	1941.66 ± 447.4 a	2.01 ± 0.09 ab					
Média ± SE	547.66 ± 177.66 A	199.77 ± 47.54 A	68.44 ± 20.96 A	1639.55 ± 435.38 A	2.08 ± 0.05 A					
Decídua de 4-6 meses										
<i>P. stipulacea</i>	195 ± 47.69 b	79.33 ± 20.41 ab	12.33 ± 4.17 c	580 ± 143.16 b	2.02 ± 0.01 b					
<i>C. sonderianus</i>	265 ± 80.40 b	105.66 ± 32.53 a	59.66 ± 14.19 ab	918 ± 248.96 a	2.166 ± 0.06 ab					
<i>P. marginatum</i>	53.33 ± 22.52 c	28.33 ± 6.17 b	18 ± 3.00 b	218.66 ± 68.01 b	2.19 ± 0.02 a					
Média ± SE	171.11 ± 41.70 B	71.11 ± 15.96 B	30 ± 8.64 A	572.22 ± 132.10 B	2.12 ± 0.03 A					

As letras minúsculas indicam diferenças significativas ($P < 0.05$, Kruskal-Wallis) entre as espécies e as letras maiúsculas indicam as diferenças entre os grupos de fenologia foliar, para o número de nós regulares, nós de emissão, nós finais, número de conectores e relação conectores/nós, sendo três indivíduos por espécie.

Entre as espécies, *Maytenus rigida* apresentou a maior média de nós de emissão em sua copa (151.33 ± 71.66) enquanto que *Piptadenia stipulacea* (12.33 ± 4.17) e *Cynophalla flexuosa* (3.66 ± 2.18) apresentaram menores médias. Não houve diferença significativa entre as médias apresentadas por grupos com diferentes fenologias foliares para o número de nós de emissão (Tabela 2).

Para o número de conectores, *Anadenanthera colubrina*, *Schinopsis brasiliensis*, *Ziziphus joazeiro*, *Maytenus rigida* e *Croton sonderianus* foram as espécies que apresentaram as maiores médias, não diferindo entre si, sendo que *A. colubrina* e *S. brasiliensis* são espécies decíduas de 2-3 meses e *Z. joazeiro* e *M. rigida* são espécies perenifólias. A espécie com menor média de conectores foi *Cynophalla flexuosa*, também perenifólia.

Tanto *Piptadenia stipulacea*, e *Pseudobombax marginatum*, ambas decíduas de 4-6 meses, quanto *Libidibia ferrea*, apresentaram valores intermediários para média de conectores. Entre os grupos, o das decíduas de 2-3 meses apresentou maior média de conectores, seguido do grupo das perenifólias e por último, as decíduas de 4-6 meses.

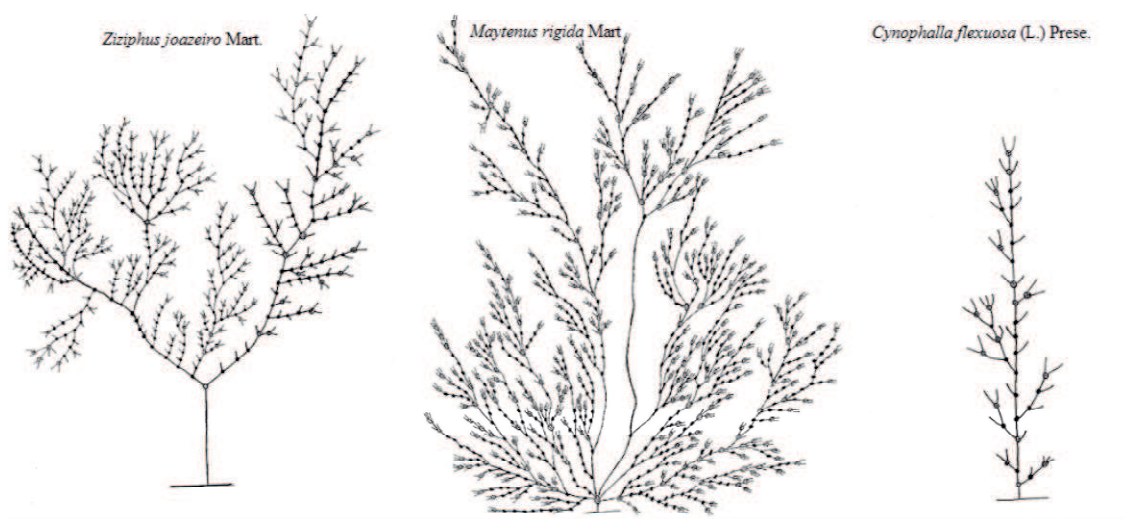


Figura 1. Representação gráfica da arquitetura da copa de espécies perenifólias estudadas.

A partir tanto observações em campo e das representações gráficas, bem como das análises realizadas, verificou-se que a espécie *Cynophalla flexuosa* apresenta arquitetura de copa menos ramificada do que as outras espécies, inclusive daquelas que também são perenifólias, exibindo sempre valores inferiores, tanto para os nós quanto para conectores (Fig. 1).

Para a relação conectores/nós, *Maytenus rigida* e *Pseudobombax marginatum* foram as espécies que apresentaram os maiores valores para esta relação (Tabela 2). Não houve diferença significativa entre os grupos para essa variável.

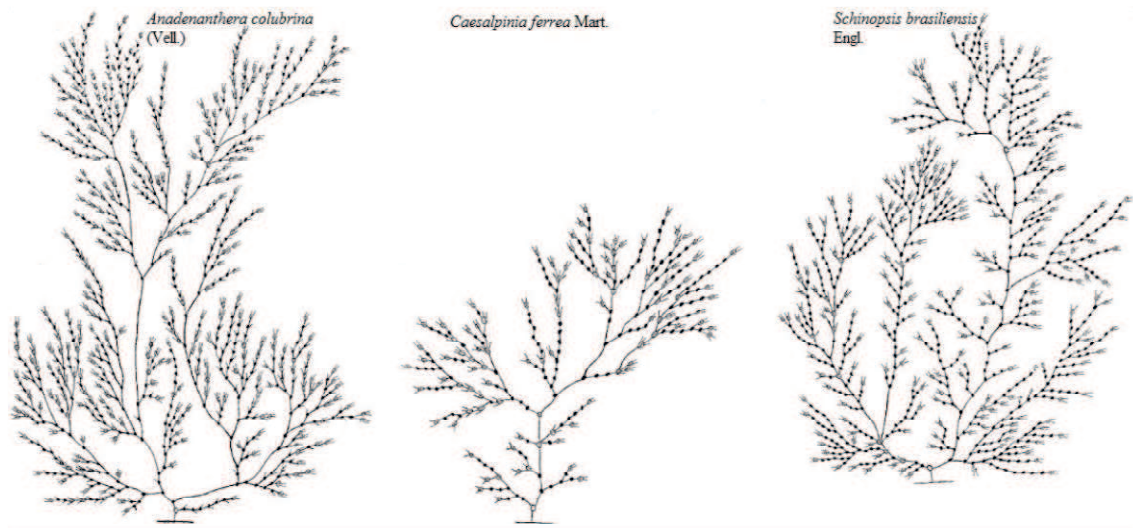


Figura 2. Representação gráfica da arquitetura de copa de espécies decíduas de 2-3 meses estudadas.

Tabela 3. Percentual médio (\pm SE) de nós regulares, finais, de emissão e relação conector/nó na copa de espécies vegetais da Catinga estudadas.

	Regulares (%)	Finais (%)	Emissão (%)
Perenifólias			
<i>Z. joazeiro</i>	67.03 \pm 0.81	27.43 \pm 0.59	5.54 \pm 1.03
<i>M. rigida</i>	52.64 \pm 2.28	28.51 \pm 1.19	18.84 \pm 1.94
<i>C. flexuosa</i>	55.03 \pm 7.45	34.18 \pm 7.92	10.79 \pm 4.38
Média	58.23 \pm 3.17	30.04 \pm 2.54	11.73 \pm 2.4
Decíduas de 2-3 meses			
<i>A. colubrina</i>	68.42 \pm 7.14	23.3 \pm 2.8	8.28 \pm 6.82
<i>L. ferrea</i>	61.72 \pm 4.09	26.15 \pm 3.75	12.13 \pm 1.34
<i>S. brasiliensis</i>	62.04 \pm 3.44	27.68 \pm 1.6	10.28 \pm 4.05
Média	64.06 \pm 2.8	25.71 \pm 1.57	10.23 \pm 2.39
Decíduas de 4-6 meses			
<i>P. stipulacea</i>	68.44 \pm 0.85	27.56 \pm 0.24	4 \pm 0.62
<i>C. sonderianus</i>	61.44 \pm 1.09	24.13 \pm 1.3	14.43 \pm 0.97
<i>P. marginatum</i>	48.59 \pm 9.04	30.74 \pm 4.08	20.68 \pm 4.97
Média	59.49 \pm 3.93	27.47 \pm 1.56	13.04 \pm 2.84

No que diz respeito à distância entre nós finais e o nó inicial, a maior média foi de *Schinopsis brasiliensis* (41.82 ± 11.47), do grupo das decíduas de 2-3 meses, no entanto, este valor não diferiu significativamente das médias apresentadas por *Ziziphus joazeiro*, *Maytenus rigida* (ambas perenifólias) e *Croton sonderianus* (decídua de 4-6 meses) (Tabela 4). Já a menor média, foi apresentada por *Cynophalla flexuosa* (5.89 ± 1.41) que, no entanto, não diferiu da média apresentada por *Pseudobombax marginatum* (8.62 ± 1.23). Entre os grupos não houve diferença significativa ($p > 0.05$) para a média de distância NF-NI.

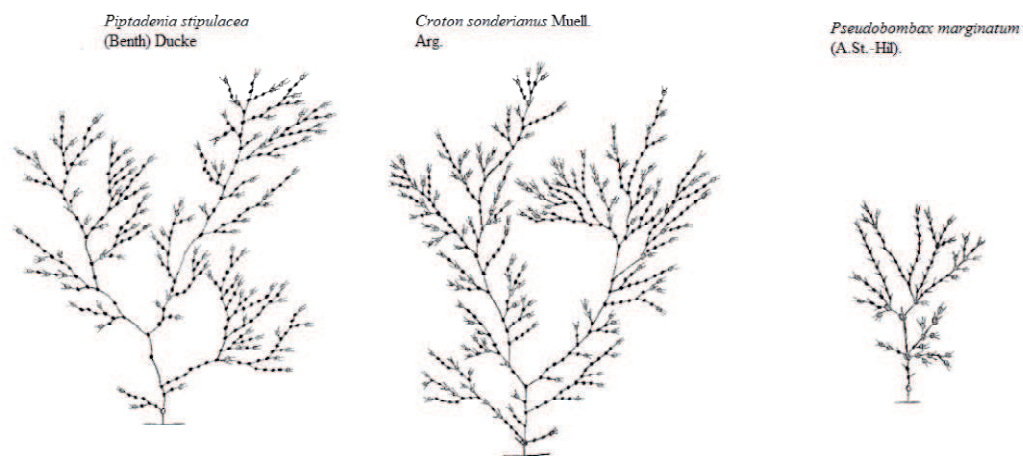


Figura 3. Representação gráfica da arquitetura de copa de espécies decíduas de 4-6 meses estudadas da Caatinga.

Piptadenia stipulacea e *Anadenanthera colubrina* apresentaram as maiores médias para a distância entre nós finais vizinhos (NF-NF). As duas menores médias foram apresentadas por *Ziziphus joazeiro* e *Maytenus rigida* (ambas perenifólias) (Tabela 4). Entre os grupos observou-se que o das perenifólias apresentou média menor (4.73 ± 0.12) que o grupo das decíduas de 2-3 meses (5.70 ± 0.45) e decíduas de 4-6 meses (7.36 ± 1.58) (Figura 3), sendo que os dois últimos não diferiram entre si ($p > 0.05$) para a distância NF-NF (Tabela 4).

Para a distância entre nós de emissão para o nó inicial (NE-NI), as maiores médias foram apresentadas por *Schinopsis brasiliensis* e *Croton sonderianus*, que diferiram significativamente de *Piptadenia stipulacea*, *Libidibia ferrea*, *Pseudobombax marginatum* e *Cynophalla flexuosa*. Entre os grupos, não houve diferença significativa ($p > 0.05$) para a distância NE-NI.

Maiores médias para distância NE-NI indicam uma menor proporção de nós de emissão na copa da árvore e, sendo os nós de emissão um elemento que contribui para uma maior complexidade da copa, pode-se a partir desses resultados inferir que espécies que apresentaram maiores médias para essa distância, devem apresentar uma copa menos complexa.

No que se refere à distância entre cada nó regular para o de emissão mais próximo (NR-NE), no grupo das perenifólias *Ziziphus joazeiro* diferiu das outras duas espécies apresentando a maior média do grupo (4.71 ± 0.75). Já no grupo das decíduas de 2-3 meses (Fig. 2), não houve diferença significativa entre as médias apresentadas pelas espécies. Entre as decíduas de 4-6 meses (Fig. 3), as três espécies apresentaram médias distintas entre si, de modo que *Piptadenia stipulacea* apresentou a maior média (5.21 ± 0.45), seguida por *Croton sonderianus* (3.29 ± 0.03) e *Pseudobombax marginatum* (2.43 ± 0.50).

Comparando a média de todas as espécies analisadas, *Anadenanthera colubrina* (7.64 ± 2.68) e *Piptadenia stipulacea* (5.21 ± 0.45) foram as espécies que apresentaram as maiores médias. Já as menores distâncias entre um nó regular para o nó de emissão mais próximo foram apresentadas por *Cynophalla flexuosa* e *Maytenus rigida* (Tabela 4).

Tabela 4. Valores médios (\pm SE) das distâncias em conectores entre os nós da copa de espécies lenhosas estudadas da Caatinga.

Espécie	Final-Inicial	Perenifólias		Emissão-Inicial	Regular-Emissão
		Final-Final			
Perenifólias					
<i>Z. joazeiro</i>	19.78 \pm 1.29 ab	4.69 \pm 0.17 b	17.46 \pm 2.71 ab	4.71 \pm 0.75 a	
<i>M. rigida</i>	17.07 \pm 3.35 ab	4.60 \pm 0.10 b	16.96 \pm 3.67 ab	2.25 \pm 0.19 b	
<i>C. flexuosa</i>	5.89 \pm 1.41 d	4.92 \pm 0.36 a	4.91 \pm 2.00 b	2.32 \pm 0.54 b	
Média	14.25 \pm 2.40 A	4.73 \pm 0.12 A	13.11 \pm 2.50 A	3.09 \pm 2.15 A	
Decíduas 2-3 meses					
<i>A. colubrina</i>	16.27 \pm 1.51 b	6.61 \pm 1.14 a	12.86 \pm 3.27 ab	7.64 \pm 2.68 a	
<i>C. ferea</i>	11.36 \pm 1.31 c	5.55 \pm 0.61 a	9.66 \pm 1.03 b	2.72 \pm 0.13 ab	
<i>S. brasiliensis</i>	41.82 \pm 11.47 a	4.95 \pm 0.34 a	39.31 \pm 11.30 a	4.27 \pm 1.33 ab	
Média	23.15 \pm 5.79 A	5.70 \pm 0.45 B	20.61 \pm 5.80 A	4.88 \pm 11.49 A	
Decíduas de 4-6 meses					
<i>P. stipulacea</i>	15.84 \pm 2.53 bc	11.57 \pm 3.95 a	12.73 \pm 2.99 b	5.21 \pm 0.45 a	
<i>C. sonderianus</i>	19.40 \pm 0.71 ab	5.14 \pm 0.17 a	18.53 \pm 1.34 a	3.29 \pm 0.03 ab	
<i>P. marginatum</i>	8.62 \pm 1.23 cd	5.36 \pm 1.07 a	6.00 \pm 0.42 b	2.43 \pm 0.50 ab	
Média	14.62 \pm 1.79 A	7.36 \pm 1.58 B	12.42 \pm 2.04 A	3.64 \pm 1.86 A	

As letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas ($P < 0.05$, Kruskal-Wallis) entre as espécies e as letras maiúsculas indicam as diferenças entre os grupos de fenologia foliar, para distâncias NF-NI, NF-NF, NE-NI e NR-NE, sendo três indivíduos por espécie.

4. Discussão

Copas com menor número de nós e conectores, facilitam a distribuição de recursos por toda planta de maneira mais rápida, permitindo o imediato fornecimento de água para as folhas ao término da estação seca (Souza et al. 2011). Já as copas mais segmentadas, com um maior número de nós e conectores, evita o autosombreamento das folhas ao longo dos ramos (Damascos et al. 2005).

No Cerrado, as redes mais segmentadas são típicas de espécies perenifólias (Souza et al. 2011), de modo que a permanência das folhas durante todo o ano permite um fluxo de massa suficiente para alcançar longas distâncias, distribuindo os recursos necessários para suprir as novas coortes de folhas que são produzidas continuamente durante o ano (Damascos 2006).

Já na Caatinga foi observado, a partir deste estudo, que há uma tendência das decíduas de 2-3 meses apresentarem copas com maior número de nós e conectores, do que espécies perenifólias e decíduas 4-6 meses, de modo que as perenifólias tendem a apresentar valores intermediários entre as decíduas de 2-3 meses e decíduas de 4-6 meses (Tabela 2).

No cerrado, uma copa menos segmentada nas espécies com deciduidade foliar pode ser explicado pelo fato que, ao perderem suas folhas, parcial ou totalmente, essas espécies ficam com menor poder de sucção durante a estação seca (Damascos 2008). Nessas espécies, as novas folhas estão pré-formadas apenas esperando pela chuva, de modo que uma menor segmentação permite que a água e os nutrientes cheguem mais rapidamente às folhas, propiciando uma rápida expansão foliar (Souza et al. 2011).

Apesar dos indivíduos analisados em ambos os estudos apresentarem alturas semelhantes, a Caatinga apresentou maiores valores de número de conectores e nós, o que indica uma maior complexidade na estruturação da copa das suas árvores. Esta maior complexidade da copa é uma resposta ao estresse hídrico, desencadeado pelo baixo potencial hídrico no solo durante o período de estiagem (Trovão et al. 2007), posto que com a escassez de água no solo e na planta, o crescimento é interrompido e é retomado apenas ao final do período seco.

Embora apenas a distância entre nós finais vizinhos tenha diferido entre os diferentes grupos de espécies da Caatinga, pode ser observada uma tendência para que as médias das distâncias aumentem do grupo das perenifólias para o grupo das decíduas de 2-3 meses; o contrário do que ocorre entre os grupos do Cerrado (Souza et al. 2011), onde a tendência é a média das distâncias aumentar das decíduas para as perenifólias.

Uma rede formada por um maior número de nós e conectores pode indicar um maior investimento em ramos. A partir disso, pode-se inferir que as espécies decíduas de 2-3 meses ao investir uma maior quantidade de recursos no desenvolvimento dos ramos evitam o autosombreamento de suas folhas de modo a realizarem todo o seu potencial fotossintético compensando o período em que ficam sem suas folhas (Souza et al. 2009).

Em geral, o autosombreamento das folhas é mais comum em espécies perenifólias, de modo que essas espécies precisam alocar uma maior quantidade de recursos, principalmente de carbono, para o crescimento dos ramos e assim aumentar a captação de luminosidade por suas folhas (Santos 2012). No entanto, como foi observado, no excesso de radiação da Caatinga e a escassez de água, o autosombreamento pode atuar na proteção das folhas contra uma transpiração excessiva

durante o período da seca, o que pode explicar a tendência das perenifólias a apresentarem uma copa menos segmentada do que as decíduas de 2-3 meses.

Estratégia contrária pode ser observada em perenifólias e semidecíduas do Cerrado, as quais investem maior parte de seus recursos no crescimento dos ramos, a fim de evitar o autosombreamento de suas folhas (Souza et al. 2009).

No grupo das perenifólias, a espécie *Cynophalla flexuosa* apresentou um padrão de crescimento distinto das outras duas espécies perenifólias estudadas, apresentando uma copa com menos segmentação até do que as espécies decíduas de 4-6 meses. Apesar de ser uma espécie lenhosa, *C. flexuosa* apresenta hábito arbustivo-arbóreo, com produção biológica durante o período seco e um maior diâmetro do caule em indivíduos com maior altura (Lopes et al. 2009). O fato dessa espécie apresentar sempre uma menor quantidade de nós e conectores do que as outras espécies pode estar relacionado ao fato de que o comprimento do caule, apresenta-se como uma característica determinante no número de folhas e brotações (Silva et al. 2009).

A partir dos resultados encontrados, pode-se concluir que os grupos formados a partir das distintas deciduidades foliares apresentaram distintos padrões de crescimento e ramificação, de modo que as espécies decíduas de 2-3 meses demonstraram uma maior complexidade da arquitetura da copa em relação às espécies perenifólias e decíduas de 4-6 meses.

A copa das espécies perenifólias, mesmo mantendo suas folhas durante a escassez hídrica característica dos solos da Caatinga durante o período de estiagem, não investem no crescimento dos ramos para evitar o autosombreamento, posto que este autosombreamento das folhas protege contra a transpiração excessiva e o fenômeno da

fotoinibição característico de ambientes com altos níveis de radiância e o baixo poder de sucção das espécies decíduas de 4-6 meses impede uma maior segmentação se sua copa.

5. Referências

- Alves JJA. 2009. Caatinga do cariri paraibano. *Geonomos* 17 (1): 19-25.
- Barbosa DCA, Barbosa MCA, Lima LCM. 2003. Fenologia de espécies lenhosas da Caatinga. *In* *Ecologia e conservação da Caatinga* (IR Leal, M Tabarelli, JMC Silva, eds.). Universitária UFPE, Recife, p.657-693.
- Barbosa MRV, Lima IB, Lima JR, Cunha JP, Agra MF, Thomas WW. 2007. Vegetação e Flora no Cariri Paraibano. *Oecologia brasilienses* 11 (3): 313-322.
- Barthélémy D, Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* 99 : 375-407.
- Bucci SJ, Scholz FG, Godstein G, Meinzer FC, Franco AC, Zhang Y, Hao GH. 2008. Water relations and hydraulic architecture in Cerrado trees: adjustments to seasonal changes in water availability and evaporative demand. *Brazilian journal of plantphysiology* 20(3): 233-245.
- Carvalho PER. 2014. Clima. Disponível em: http://www.agencia.cnptia.embrapa.br/gestor/especies_arboreas_brasileiras/arvore/CON_T000fud0kxn802wyiv807nyi6swtriv7o.html Acessado em 12 de janeiro de 2014.
- Damascos MA, Prado CHBA, Ronquim CC. 2005. Bud composition, branching patterns and leaf phenology in cerrado woody species. *Annals of Botany*, 96 : 1075-1084.
- Damascos MA. 2006. Conteúdo das gemas, momento da brotação e padrão de produção de folhas em espécies lenhosas do cerrado. In: *Fisiologia vegetal: práticas em relações hídricas, fotossíntese e nutrição mineral* (Prado CHBA, Casali CA eds), Ed. Manole, Barueri. <http://fisiologia.vegetalmanole.com.br/textos%20corrigidos/rhcerrado.pdf>. Acessado em 28 de abril de 2013.

Dromboski JLD, Praxedes SC, Freitas RMO, Pontes FM. 2011. Water relations of Caatinga trees in the dry season. *South African Journal of Botany* 77: 430-434

Falster DS, Westoby M. 2003. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? *New Phytologist* 158 : 509-525.

Fisher JB, Honda H. 1979. Branch geometry and effective leaf area: a study of Terminalia-branching pattern. 1. Theoretical trees. *American Journal of Botany* 66(6): 633-644.

Fourcaud T, Zhang X, Stokes A, Lambers H, Korner C. 2008. Plant growth modeling and applications: the increasing importance of plant architecture in growth models. *Annals of Botany* 101 : 1053-1063.

Honda H, Fisher JB. 1978. Tree branch angle: maximizing effective leaf area. *Science* 199 : 888-889.

Kikuzawa K, Koyama H, Umeki K, Lechowicz MJ. 1996. Some evidence for an adaptive linkage between leaf phenology and shoot architecture in sapling trees. *Functional ecology* 10(2): 252-257.

Lopes WB, Silva MA, Andrade LA, Guim A, Silva DS. 2009. Caracterização de uma população de plantas de feijão bravo (*Capparis flexuosa* L.) no Cariri Paraibano. *Revista Caatinga* 22(2):125-131.

Nascimento SS, Alves JJA. 2008. Ecoclimatologia do Cariri Paraibano. *Revista Geográfica Acadêmica* 2(3) : 28-41.

Prado DE. 2003. As Caatingas da América do Sul. In: *Ecologia e Conservação da Caatinga*. LEAL IR, TABARELLI M, SILVA JM. (Ed). Recife Ed. Universitária da UFPE.

Pimentel C. 2004. A relação da planta com a água. Seropédica, RJ. Edur

Santos KM, Consolaro HN, Moreno MIC, Prado CHBA, Souza JP. 2012. Relationship between crown and available irradiance in two cerrado species with different leaf phenologies 35(4): 339-345.

Silva MA, Silva DS, Lopes WB, Andrade LA. 2009. Fatores que explicam o número de folhas em plantas de feijão bravo (*Capparis flexuosa* L.) no cariri paraibano. Revista Caatinga 22(2): 144-148.

Souza JP, Prado CHBA, Albino ALS, Damascos MA, Souza GM. 2011. Network analysis of tree crowns distinguishes functional groups of Cerrado species. Plant Ecology 212: 11-19.

Souza BI, Suertegaray DMA, Lima ERV. 2009. Desertificação e seus efeitos na vegetação e solos do cariri paraibano. Mercator - Revista de Geografia da UFC, 8(16): 218 – 232.

Souza JP, Prado CHBA, Albino ALS, Damascos MA. 2009. Shoot foliage relationships in deciduous, semideciduous, and evergreen cerrado tree species. Brazilian Society of Plant Physiology, 21(1): 75-86.

Trovão DMBM, Fernandes PD, Andrade L AA, Neto JD. 2007. Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental 11(3): 307-311.

Valladares F, Niinemets Ü. 2007. The architecture of plant crowns: From design rules to light capture and performance. In: Functional Plant ecology (Pugnair F, Valladares F. eds). CRC Press, Boca Raton, p.110-149.

- no município de Cabaceiras, Paraíba, Brasil. **Iheringia, Série Botânica**, Porto Alegre, v.59, n.2, p. 201-205, 2004.
- SOUZA, J. P., PRADO, C. H. B. A., ALBINO, A. L. S., DAMASCOS, M. A., SOUZA, G. M. Network analysis of tree crowns distinguishes functional groups of Cerrado species. **Plant Ecology**, p. 11-19, 2011.
- SOUZA, J. P., PRADO, C. H. B. A., ALBINO, A. L. S., DAMASCOS, M. A. Shoot foliage relationships in deciduous, semideciduous, and evergreen Cerrado tree species. **Brazilian society of plant physiology**, v. 21, n. 1, p. 75-86, 2009b.
- TROVÃO, D. M. de B. M., FERNANDES, P. D., ANDRADE, L. A. de, NETO, J. D. Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 11, n.3, p. 307-3011, 2007.
- VAZ, M. C. **Diversidade de estratégias ecológicas de espécies de árvores dominantes de uma floresta de terra firme da Amazônia Central**—Dissertação de Mestrado—Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, 2011.
- VALLADARES, F., PUGNAIRE, F. Tradeoffs between irradiance capture and avoidance in semi-arid environments assessed with a crown architecture model. **Annals of Botany**, n. 83, p. 456-469, 1999.
- VIOLLE, C., NAVAS, M-L., VILE, D., KAZAKOU, E., FORTUNEL, C., HUMMEL, I., GARNIER, E. Let the concept of trait be functional. **Oikos**, v. 116, p. 882-892, 2007.
- WRIGHT, I. J., REICH, P. B., WESTOBY, M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. **Functional Ecology**, v. 15, p. 423-434, 2001.
- ZHANG, S.; LI, C.; CAO, J.; ZHANG, Y.; ZHANG, S. XIA, Y.; SUN, D.; SUN, Y. Altered Architecture and enhanced drought tolerance in rice via the down-regulation of indole-3-acetic acid by TLD1/OsGH3.13 activation. **Plant Physiology**, vol. 151, pp. 1889–1901, 2009.

Normas do periódico Brazilian Journal of Botany

NORMAS DE PUBLICAÇÃO

SCOPE

The Brazilian Journal Botany is a periodical published by the Sociedade Botânica de São Paulo – SBSP reporting the results of original botanical research written in **English**

PREPARATION OF MANUSCRIPTS

Submission of a manuscript implies: that the work described not been published before; that is not under consideration for publication in any other journal; that is publication has been approved by all of the co-authors, if any, as well as by the responsible authorities – tacitly or explicitly - at the institute where the work was carried out. The publisher will not be held legally responsible should there be any claims for compensation. Authors are responsible for all the information contained in their papers.

The complete manuscript (including figures and tables) must be sent to the Editor-in-Chief online (<http://submission.scielo.br/index.php/rbb/index>). All manuscripts are peer-reviewed, and their acceptance depends on the decision of the Editorial Board. Manuscripts should contain only information essential to understanding their content. Articles longer than 15 printed pages (approximately 30 typed pages, including figures and tables) may be published at the discretion of the Editorial Board, **although the author(s) will be charged for extra pages. The costs of color figures in the printed version, if approved by the Editorial Board, will also be charged to the author(s).** Colour art is free of charge for online publications. Scientific notes should represent original contributions to scientific research. Instructions for organizing scientific notes are the same as described for complete articles; they should not exceed 10 typed pages including up to three figures or tables. Review papers can be solicited by the Editorial Board.

Instructions to the Authors

The Brazilian Journal of Botany (BrazJBot) is a periodical published by the Sociedade Botânica de São Paulo (SBSP) reporting the results of original botanical research as complete articles or scientific notes in English. Either British English or American English spelling and terminology may be used, but must be consistent throughout the text.

Manuscripts should be double-spaced throughout, with consecutive page numbering. Use Word for Windows 2000 (or later versions), font Times New Roman, size 12. Place only one space between words and do not hyphenate them at the end of a line. Do not use tabulation (Tab key) except at the beginning of each paragraph. Do not use bold or underline (except in subtitles). Restrict italics to scientific names, descriptions or diagnosis of new taxa, the names and numbers of collectors, and for genetic or statistical symbols.

Manuscript format

First page - Title: concise and informative (in bold); authors' full names (**in capital letters**); affiliation, complete address, corresponding author and respective e-mail, all as footnotes; running title.

Second page - ABSTRACT (include title), Key words (up to 5, in alphabetical order without repeating any title words).

Text - Start a new page each according to the following sequence of items: **INTRODUCTION, MATERIAL AND METHODS, RESULTS, DISCUSSION,** and **REFERENCES**. Acknowledgements should be placed before the references.

First-level headings - capitalize the first letter, bold, not centered.

Second-level headings- italic, bold, same font as the first-level heading, followed by the text on the same line but separated by dash (-).

Do not use third-level headings.

Cite each figure and table in the text in numerical order.

Present references according to the following examples: Smith (1960) or (Smith 1960); Smith (1960, 1973); Smith (1960a, b); Smith & Gomez (1979) or (Smith & Gomez 1979); Smith et al. (1990) or (Smith et al. 1990); (Smith 1989, Liu & Barros 1993, Araujo et al. 1996, Sanches 1997).

In taxonomic papers, cite botanical material in detail in the following sequence: place and date of collection, collector's name and number, and herbarium abbreviation, according to the samples below: BRAZIL. Mato Grosso: Xavantina, s.d., *HS Irwin s.n.*(HB3689). São Paulo: Amparo, 23-XII-1942, *JR Kuhlmann & ER Menezes 290* (SP); Matão, BR 156, 8-VI-1961, *G Eiten et al. 2215* (SP, US).

All other papers should cite vouchers.

Authors of scientific names of vascular plants should be abbreviated according to IPNI (<http://www.ipni.org/ipni/plantnamesearchpage.do>).

Species author(s) name(s) should be included when first mentioned in the text; in the title only when essential. Abbreviations of original works on taxonomy must follow BPH.

References to unpublished results or submitted papers should appear as follows: (SE Sanchez, unpublished data).

Provide numbers and units as follows:

- Numbers up to nine should be written in full, except if followed by units, or if indicating tables or figures (Examples: 21 L, 20.32 mg, Table 1).
- Separate units from values by placing a space (except for percentages, or geographical degrees, minutes and seconds); use abbreviations whenever possible.
- For compound units, use exponentiation, not slash (Example: mg day⁻¹ instead of mg/day, µmol min⁻¹ instead of µmol/min).

Do not insert spaces to move to the next line if the unit does not fit into the same line. **Do not insert figures into the text file.**

References

Adopt the format used in the examples as follows:

Zar JH. 1999. Biostatistical analysis. 4th ed., Prentice Hall, Upper Saddle River.

Yen AC, Olmstead RG. 2000. Phylogenetic analysis of *Carex* (Cyperaceae): generic and subgeneric relationships based on chloroplast DNA. *In* Monocots: systematics and evolution (KL Wilson, DA Morrison, eds.). CSIRO Publishing, Collingwood, p.602-609.

Bentham G. 1862. Leguminosae. Dalbergiaceae. *In* Flora brasiliensis (CFP Martius, AG Eichler, eds.). F. Fleischer, Lipsiae, v.15, pars 1, p.1-349.

Döbereiner J. 1998. Função da fixação de nitrogênio em plantas não leguminosas e sua importância no ecossistema brasileiro. *In* Anais do IV Simpósio de Ecossistemas Brasileiros (S Watanabe, coord.). Aciesp, São Paulo, v.3, p.1-6.

Farrar JF, Pollock CJ, Gallagher JA. 2000. Sucrose and the integration of metabolism in vascular plants. *Plant Science* 154:1-11.

Punt W, Blackmore S, Nilsson S, Le Thomas A. 1999. Glossary of pollen and spore terminology. <http://www.biol.ruu.nl/~palaeo/glossary/glosint.htm> (accessed 2003 Apr 10).

Cite dissertations or theses **only in exceptional cases**, when the information provided is essential for a better understanding of the paper, and when the information has not been published as a scientific paper. In this case, use the format below:

Sano PT. 1999. Revisão de *Actinocephalus* (Koern.) Sano - Eriocaulaceae. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Do not cite meeting abstracts.

Tables

Use Word for Windows design resources and table formatting.

Avoid abbreviations (except for units).

Tables should be placed on separate pages, with their titles positioned above them, according to the example:

Table 1. Total flavonoids and total phenol production (% of dry mass) in leaves of *Pyrostegia venusta*.

Do not insert vertical lines; use horizontal lines only to stress the header and close the table.

Figures

Submit **a set of high-resolution original figures. Send digital images with a minimum of 300 dpi. Send the original file (in a CorelDraw, Photoshop, or similar format) as well as a .tif file of each digital image.** The space available for plates (photographs, drawings, charts, maps, or diagrams) is 23.0 × 17.5 cm at most, including when possible the space required for the legend. Any figure exceeding these dimensions will be resized. These should never be attached to MS Word or Power Point files. Charts or other figures may be reduced to fit into a single column (8.5 cm); therefore, be sure that the numbers or font sizes will remain visible even after reduction. The font type and size of both the legends and charts should be the same as used in the text. Charts and figures made using Excel spreadsheets must be accompanied by the file with the original sheet. Each plate must appear on a separate page. Type all figure legends together (numbered sequentially) on another page. Use bar scales to indicate size. Bar scales should be placed at the bottom of the page on the left hand side. The right hand side should contain the figure number. Avoid the use of letters that are used for internal legends. Failure to correctly follow these instructions concerning illustrations may result in poor quality figures in the printed version; in such cases, the Editorial Board can decide on their elimination or the rejection of manuscripts already accepted. Each figure should have a concise caption accurately describing what the figure depicts. Include the captions in the text file of the manuscript, not in the figure file.

Permission

Authors wishing to include figures, tables, or text passages that have already been published elsewhere are required to obtain permission from the copyright owner(s) for both printed and online formats, and to include evidence that such permission was granted when submitting their papers. Any material received without these qualifications will be assumed to be original.

Additional information

Details of manuscript organization can be found in the final pages of every journal issue. For further information, refer to the journal's latest issue. The authors will only be informed of the final acceptance of a paper after its approval by the Editorial Board, both in terms of scientific merit and graphic format. For further information please contact us: brazjbot@gmail.com