

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS



LUCIANO PEREIRA

**RESISTÊNCIA À SECA EM PLÂNTULAS DE
ESPÉCIES ARBÓREAS DA FLORESTA ESTACIONAL
SEMIDECÍDUA**

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
LUCIANO PEREIRA

Aprovada pela Comissão Julgadora.

**Dissertação apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual de
Campinas para a obtenção do Título de
Mestre em Biologia Vegetal.**

Orientadora: Prof^ª. Dr^ª. Claudia Regina Baptista Haddad

Co-orientador: Prof. Dr. Fernando Roberto Martins

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

P414r	<p>Pereira, Luciano Resistência à seca em plântulas de espécies arbóreas da floresta estacional semidecídua / Luciano Pereira – Campinas, SP: [s.n.], 2011.</p> <p>Orientador: Claudia Regina Baptista Haddad. Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.</p> <p>1. Tolerância à dessecação. 2. Evitação à dessecação. 3. Troca gasosa. 4. Estação seca. 5. Estabelecimento. I. Haddad, Claudia Regina Baptista, 1956-. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.</p>
--------------	--

Título em inglês: Drought resistance in seedling tree species of semideciduous tropical forest.

Palavras-chave em inglês: Desiccation – Tolerance; Avoidance of desiccation; Gas Exchange; Dry season; Establishment.

Área de concentração: Biologia Vegetal.

Titulação: Mestre em Biologia Vegetal.

Banca examinadora: Claudia Regina Baptista Haddad, Rafael Silva Oliveira, Eduardo Arcoverde de Mattos.

Data da defesa: 17/06/2011.

Programa de Pós-Graduação: Biologia Vegetal.

Campinas, 17 de junho de 2011

BANCA EXAMINADORA

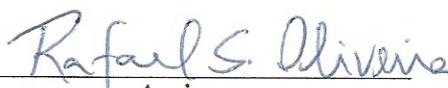
Prof^a. Dr^a. Claudia Regina Baptista Haddad (Orientadora)


Assinatura

Prof. Dr. Eduardo Arcoverde de Mattos


Assinatura

Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira


Assinatura

Prof. Dr. Prof. Dr. Victor José Mendes Cardoso

Assinatura

Prof. Dr. Eduardo Caruso Machado

Assinatura

Agradecimentos

À Prof^ª. Claudia Haddad, pela orientação, amizade, compreensão e acolhida, que me permitiram conciliar as atividades profissionais e de pesquisa. Desde os primeiros momentos no departamento de biologia vegetal, este trabalho não seria possível sem sua conhecida boa vontade.

Ao Prof. Fernando Martins, que verdadeiramente me iniciou na pesquisa científica, acolhendo-me desde a IC mesmo não tendo qualquer referência. Sou imensamente grato pela atenciosa e didática convivência.

Aos membros da pré-banca e banca, pelas valiosas sugestões: Dr. Eduardo Arcoverde de Mattos, Prof. Dr. Eduardo Caruso Machado, Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira e Prof. Dr. Roque Cielo Filho.

Ao Prof. Ivany Válio, por ter me ensinado e ajudado no cultivo de plântulas, além das sugestões e idéias que permearam nossas conversas. Sou grato por ter tido essa honra.

Aos companheiros de trabalho Dulce, Néia, Denise, Domingos e Carlos, que me incentivaram e demonstraram muita compreensão nos momentos que precisei, durante a elaboração deste trabalho.

Aos professores do DBV, especialmente aos da “fisiologia vegetal”, pela compreensão e paciência comigo: Paulo Mazzafera, Ladaslav Sodek, Marcelo Dornelas, Marlene Schiavinato, Jorge Vega e Marcos Salvador.

Ao Centro de Ecofisiologia e Biofísica do Instituto Agronômico de Campinas, em especial ao Dr. Eduardo Caruso Machado e Ms. Ricardo Machado, pela atenciosa ajuda nos experimentos com o IRGA e bomba de pressão, pelas valiosas dicas de análise, além de muitas outras sugestões sobre fisiologia do estresse.

Ao Prof. Rafael Silva Oliveira, pelas dicas durante a condução dos experimentos, elaboração do manuscrito e pelas “conversas de corredor” sempre muito agradáveis e instrutivas.

À Dra. Adáises Maciel, ou Ísis, que acompanhou todos os meus passos nesse e em outros trabalhos, corrigindo, discutindo e estimulando.

Aos amigos da “botânica”, especialmente ao Leandro Tavares e Arildo, pela ajuda em campo e instrutivas conversas. Também agradeço a amizade e ajuda dos amigos da ecofisiologia: Hugo, Cleiton, Aline, Diego e Gabriel.

Aos alunos da “fisiologia vegetal”, pela amizade que tornou tão agradável trabalhar e estudar no departamento: Isis, Rafa, Lucas, Lucas Cutri, Sara, Sarinha, Sarita, Carol, Carol Caramano, Dri, Xam, Igor, Juliana, Jullyana, Pedro, Lilian, Lívia, Luciana, Lu Menoli, Aisla, Milton, Adilson, Ueliton e Giba.

Aos meus pais Susi e Samyr, tão importantes em tudo.

Ao meu avô Aparecido e avó Irene, por ter me apoiado tanto nos estudos.

Aos meus irmãos Mauyr, Adrielly e Heber, que tanto admiro, sempre presentes.

À toda minha família, que em algum ou muitos momentos me ajudou a chegar até aqui.

À minha esposa Adriana: companheira, incentivadora, revisora, ajudante de campo ou simplesmente ouvinte... Muito obrigado por tudo.

ÍNDICE

Resumo.....	1
Abstract.....	3
Introdução Geral	5
Capítulo 1 – Estratégias de resistência à seca em plântulas de florestas tropicais.....	9
Resumo.....	10
Introdução.....	11
Seca em florestas tropicais	12
A ação da seca na estrutura e função de florestas tropicais	15
Estratégias de resistência à seca no estágio de plântula.....	16
Conclusões	26
Referências	27
Capítulo 2 – Resistência à seca em plântulas de espécies abundantes em uma Floresta	
Estacional Semidecídua.....	33
Resumo	34
Introdução	35
Material e Métodos	37
Resultados.....	42
Discussão.....	50
Conclusão.....	58
Referências.....	59
Considerações gerais finais.....	64

Resumo

Título: RESISTÊNCIA À SECA EM PLÂNTULAS DE ESPÉCIES ARBÓREAS DA FLORESTA TROPICAL ESTACIONAL SEMIDECÍDUA.

Apesar da alta pluviosidade nas florestas tropicais, há grande variação na disponibilidade hídrica para as plantas. Em escala local, essa disponibilidade pode variar dependendo da localização dos indivíduos em clareiras, sua posição no relevo e a composição do solo. Em escala regional, variações relacionadas ao volume e distribuição das chuvas, aliadas às alterações climáticas sazonais, podem também gerar diferentes condições de déficit hídrico, aumentando as taxas de mortalidade das espécies arbóreas mais sensíveis, em especial no estágio de plântula. Considerando o cenário mundial de mudanças climáticas, torna-se urgente a compreensão dos mecanismos que determinam a ecologia das comunidades das florestas tropicais, principalmente em relação aos padrões de chuvas e secas. Neste trabalho analisamos as diferentes estratégias de resistência à seca de plântulas de espécies arbóreas, com o objetivo de entender como diferentes espécies arbóreas respondem à variação da disponibilidade hídrica, de modo a conhecer como essa variação filtra as espécies e conseqüentemente contribui para organizar a comunidade florestal. No primeiro capítulo apresentamos as principais estratégias de resistência à seca e as possíveis abordagens teóricas, descritas na literatura, para plântulas de espécies arbóreas, demonstrando a importância dessas estratégias na distribuição, abundância e coexistência de espécies nas florestas tropicais. As diferenças entre as florestas tropicais úmidas e secas, pelo baixo compartilhamento de espécies e os diferentes graus de resistência à seca apresentados por espécies arbóreas, indicam uma clara diferenciação de nichos. Espécies mais resistentes à seca ocupam, com maior abundância, locais mais secos, quando comparadas às espécies mais sensíveis, tanto em escala local quanto regional. Estratégias de resistência à seca podem ser de dois tipos: de tolerância à dessecação e

de evitação à dessecação. No estágio de plântula, estratégias de tolerância parecem ser mais determinantes para a resistência à seca, principalmente a presença de caracteres que conferem tolerância a baixos potenciais hídricos, como resistência à cavitação. No segundo capítulo investigamos a hipótese de que há uma relação entre a abundância de algumas espécies em locais com diferentes intensidades de sombreamento e/ou sua posição na vertente (com provável gradiente hídrico) da Floresta Estacional Semidecídua e a presença de estratégias fisiológicas de trocas de gases relacionadas à resistência à seca. Avaliamos a troca de gases, dessecação e rebrota de plantas de duas espécies tardias (*Esenbeckia leiocarpa* e *Astronium graveolens*) e duas espécies pioneiras (*Croton floribundus* e *Aegiphila selowiana*) em um experimento de seca súbita em casa de vegetação. Encontramos maior resistência à seca nas espécies com maior abundância e de estágio sucessional tardio (*E. leiocarpa* e *A. graveolens*). A resistência à seca esteve associada às menores taxas de troca de gases, e as espécies com maior aproveitamento fotossintético exibiram menor resistência à seca. Essas espécies ocorrem mais abundantemente nos sítios de ocupação menos sombreados, reforçando a teoria de uma demanda conflitante para espécies que ou investem em resistência à seca ou na capacidade de aproveitamento de luz. A disponibilidade sazonal de água, assim como a diferença de luz entre as diferentes ecounidades, pode explicar a coexistência das espécies na floresta estacional.

Palavras-chave: tolerância à dessecação, evitação à dessecação, troca de gases, estação seca, seca súbita, estágio sucessional, “trade-off”, mata atlântica, estabelecimento, nicho, coexistência.

Abstract

Title: DROUGHT RESISTANCE IN SEEDLING TREE SPECIES OF SEMIDECIDUOUS TROPICAL FOREST

Abstract: The rainfall is high in tropical forests, but there is great variation in water availability to plants. On a local scale, this availability may vary depending on the location of individuals in gaps, their position in the landscape and soil composition. On a regional scale, variations related to the volume and distribution of rainfall, coupled with seasonal climatic changes, can also generate different water stress conditions, increasing the mortality rates of tree species most sensitive, especially at the seedling stage. Considering the global scenario of climatic changes, it is imperative to understand the mechanisms that determine the ecology of communities of tropical forests, especially in relation to patterns of rainfall and drought. We examined different strategies of drought resistance of seedlings of tree species, to determine the organization of the community and the contribution of water availability to the selection of species in these forests. The first chapter presents a review of the principal studies available on strategies for drought resistance in seedlings of tree species and the possible theoretical approaches, demonstrating the increasing importance of these studies for understanding the processes that determine the distribution, abundance and species coexistence in tropical forests. The differences between wet and dry tropical forests, in view of the low number of species in common and the different degrees of drought resistance presented by the tree species present, show a clear differentiation of niches. Species more resistant to drought present higher abundance in drier sites, compared to more sensitive species, at local and regional levels. Strategies for drought resistance may be of two kinds: desiccation tolerance and avoidance of desiccation. In the seedling stage tolerance strategies seem to be more

crucial for resistance to drought, especially the presence of characteristics that confer tolerance to low water potentials, as resistance to cavitation. In the second chapter we investigated the hypothesis that there is a relationship between the existence of abundant species only at certain sites of the semi-deciduous forest and the presence of physiological strategies of gas exchange related to drought resistance. We evaluated the gas exchange process and desiccation and regrowth of plants of four species (*Esenbeckia leiocarpa*, *Astronium graveolens*, *Croton floribundus* and *Aegiphila selowiana*), during a sudden drought experiment in a greenhouse. *E. leiocarpa*, *A. graveolens* are late-successional species and *C. floribundus* and *A. selowiana* are pioneers species. We found greater resistance to drought in the most abundant and late-successional species. The drought resistance was associated with lower rates of gas exchange. Species with higher photosynthetic efficiency showed lower resistance to drought. These species occur most abundantly on sites less shaded, reinforcing the theory of a trade off between investment in drought resistance and ability to use light. The seasonal availability of water, similarly to differences between light of different eco-units, can explain species coexistence in the tropical seasonal forest.

Keywords: desiccation tolerance, avoidance of desiccation, gas exchange, dry season, drought, sudden successional stage, trade-offs, atlantic forest, seedling establishment, niche, coexistence.

Introdução Geral

A baixa disponibilidade de água no ambiente afeta diferentemente as plantas, que podem apresentar diferentes adaptações fisiológicas a diferentes condições ambientais. A seca pode induzir a planta ao estresse se a disponibilidade de água não for suficiente para manter o estado termodinâmico adequado (Larcher 2003), que varia grandemente entre as espécies. A disponibilidade de água é um dos fatores determinantes da composição vegetal nos diferentes ecossistemas (Holdridge 1947), principalmente porque as plantas apresentam uma diversidade de adaptações ou não à condição de seca. A disponibilidade de água está relacionada não só com o seu conteúdo no solo, mas também com outras variáveis, como a evaporação, a salinização e o congelamento (Larcher 2003). Assim, são múltiplos os fatores que interagem e diferenciam os ambientes em relação à condição hídrica e podem possibilitar a diferenciação de nichos.

As florestas tropicais, apesar da alta precipitação característica desses ambientes, também estão sujeitas a uma grande variação de disponibilidade hídrica, tanto em escala regional quanto local (Walsh 1996). Em muitos casos, a distribuição das espécies está relacionada com a variação da disponibilidade hídrica (p. ex. Engelbrecht & Kursar 2003, Engelbrecht *et al.* 2005, Engelbrecht *et al.* 2007, Comita & Engelbrecht 2009, Kursar *et al.* 2009), permitindo a coocorrência de espécies ao longo do gradiente hídrico. Portanto, as diferentes respostas ecofisiológicas à seca, sem desconsiderarmos outros fatores como, por exemplo, a luz, podem ser importantes para entendermos a alta diversidade das florestas tropicais. Florestas tropicais com estação seca possuem alto endemismo de plantas lenhosas e alta diversidade beta, ou seja, grande variação na composição de espécies entre sítios separados (veja revisão em Pennington *et al.* 2009), o que indica alta adaptação das espécies a esses ambientes.

A maior parte das florestas tropicais sofreu grande devastação e fragmentação ao longo dos últimos séculos. Das vinte e cinco áreas prioritárias para conservação no mundo, ou *hotspots*, devido à grande riqueza de espécies e endemismos, quinze são florestas tropicais (Myers *et al.* 2000). No entanto, pouco sabemos sobre as razões dessa riqueza e tampouco como as ações humanas afetam a comunidade, ou mesmo as populações dessas espécies, principalmente diante de um cenário de mudanças climáticas globais.

Com as mudanças climáticas em curso, possivelmente ocorrerá o aumento do volume de chuvas nos trópicos e também a intensificação de eventos climáticos extremos, como períodos de seca (IPCC 2007). Diante desse cenário, poderão ocorrer intensas mudanças na composição de espécies das florestas tropicais. Considerando que a maior quantidade de chuvas pode favorecer espécies mais sensíveis à seca, pode ocorrer a extinção local de espécies mais resistentes. O contrário também é possível, já que a intensificação de períodos de seca, mesmo curtos, pode aumentar a taxa de mortalidade das espécies mais sensíveis à falta de água, interrompendo o desenvolvimento da planta em alguma fase do ciclo de vida. No entanto, em razão dos poucos dados disponíveis sobre as estratégias de resistência à seca das espécies das florestas tropicais, pouco podemos inferir sobre um ou outro modelo.

Analisamos neste trabalho as diferentes estratégias de resistência à seca, tendo em vista a importância de conhecer como se organiza a comunidade e considerando a disponibilidade hídrica como um dos principais fatores ambientais que selecionam as espécies das florestas tropicais. Ao mesmo tempo em que esse conhecimento possibilita o entendimento da distribuição e riqueza de espécies, também fornece ferramentas para futuros modelos que poderão prever o futuro dessas florestas e fundamentar a restauração das áreas já degradadas e fragmentadas.

O presente trabalho está organizado em dois capítulos. No primeiro, apresentamos as principais estratégias de resistência à seca descritas na literatura para plântulas de espécies arbóreas, demonstrando a sua importância para a distribuição, abundância e coexistência de espécies nas florestas tropicais. No segundo capítulo, investigamos a hipótese de que a ocupação de locais diferentes na vertente por espécies arbóreas abundantes em um fragmento da Floresta Estacional Semidecídua, no município de Campinas, estado de São Paulo, decorre de diferentes respostas ecofisiológicas de suas plântulas às variações de água no espaço da comunidade.

Referências

- Comita, L.S. & Engelbrecht, B.M. (2009) Seasonal and spatial variation in water availability drive habitat associations in a tropical forest. *Ecology*, **90**, 2755-2765.
- Engelbrecht, B.M. & Kursar, T.A. (2003) Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia*, **136**, 383-393.
- Engelbrecht, B.M., Kursar, T.A. & Tyree, M.T. (2005) Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees*, **19**, 312-321.
- Engelbrecht, B.M., Comita, L.S., Condit, R., Kursar, T.A., Tyree, M.T., Turner, B.L. & Hubbell, S.P. (2007) Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, **447**, 80-82.
- Holdridge, L.R. (1947) Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science*, **105**, 367–368.

- IPCC 2007. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. In: Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change, S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt, M. Tignor, & H.L. Miller (eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Kursar, T.A., Engelbrecht, B.M., Burke, A., Tyree, M.T., El Omari, B. & Giraldo, J.P. (2009) Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. *Functional Ecology*, **23**, 93-102.
- Larcher, W. (2003) Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups. 4 ed. Springer-Verlag, Berlin.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B, & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**: 853-858.
- Pennington, R.T., Lavin, M. & Oliveira-Filho, A. (2009) Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**, 437-457.
- Walsh, R.P.D. (1996) Climate. *The Tropical Rain Forest an Ecological Study* (ed. P.W. Richards), 2nd ed, pp. 159–205. Cambridge University Press, Cambridge.

CAPÍTULO 1

Considerações sobre a seca e seus efeitos em florestas tropicais: possíveis abordagens teóricas e principais estratégias de resistência em plântulas de espécies arbóreas

Luciano Pereira^{1,2}, Fernando R. Martins¹ e Claudia R. B. Haddad¹

¹ Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Caixa postal 6109, Campinas 13083-862, SP, Brasil.

² Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas, Caixa postal 6109, Campinas 13083-862, SP, Brasil.

Resumo

Apesar da alta pluviosidade nas florestas tropicais, há grande variação na disponibilidade hídrica para as plantas. A presença de clareiras, posição no relevo e composição do solo são algumas das características que afetam a disponibilidade de água. Em escala regional, variações relacionadas ao volume e distribuição das chuvas, aliadas também às alterações climáticas sazonais, podem também gerar diferentes condições de déficit hídrico, aumentando as taxas de mortalidade das espécies arbóreas mais sensíveis, em especial no estágio de plântula. Florestas tropicais úmidas e secas apresentam baixo compartilhamento de espécies, o que indica uma clara diferenciação de nichos. Plântulas de espécies arbóreas apresentam diferentes graus de resistência à seca e podem alterar suas taxas de crescimento e sobrevivência de forma mais ou menos intensa sob déficit hídrico. Espécies mais resistentes à seca são mais abundantes em locais mais secos que espécies sensíveis, tanto em escala local quanto regional. Nosso objetivo foi apresentar as principais estratégias de resistência à seca, descritas na literatura, para plântulas de espécies arbóreas e as possíveis abordagens teóricas, demonstrando a importância dessas estratégias na distribuição, abundância e coexistência de espécies nas florestas tropicais. Estratégias de resistências à seca podem ser de dois tipos: de tolerância à dessecação e de evitação da dessecação. A tolerância à dessecação envolve principalmente adaptações de ordem fisiológica, que permitem a sobrevivência das células em baixo conteúdo de água. A evitação da dessecação envolve principalmente presença de caracteres que conferem maior acesso à água e/ou reduzem as perdas de água. No estágio de plântula, estratégias de tolerância parecem ser mais determinantes para a resistência à seca, principalmente os caracteres que conferem tolerância a baixos potenciais hídricos, como resistência à cavitação. É possível explicar resultados de diversos trabalhos, no modelo de Smith-Huston, pela teoria da demanda conflitante entre resistência à seca e à sombra. Outros trabalhos, de uma forma mais geral, encaixam-se melhor no modelo C-S-R, que contrapõe a resistência a estresses à capacidade de aproveitamento da luz. Futuros detalhamentos das estratégias de resistência à seca poderão esclarecer quais as principais características ambientais que atuam na seleção das espécies e possibilitam sua coexistência.

Palavras-chave: tolerância à dessecação, evitação da dessecação, “trade-off”, estabelecimento, nicho, coexistência.

Introdução

Ainda que a distribuição de chuvas seja considerada, já há bastante tempo, como um fator determinante da composição vegetal do planeta (Holdridge 1947), somente nas últimas duas décadas é que as variações de disponibilidade hídrica têm recebido atenção dos pesquisadores como determinantes da distribuição e abundância de espécies vegetais em florestas tropicais. A pouca atenção dada à relação entre disponibilidade hídrica e distribuição e abundância de espécies talvez seja decorrente da impressão de que não ocorreria déficit hídrico nas florestas tropicais devido ao grande volume de chuvas. No entanto, muitas espécies arbóreas mais sensíveis à seca são excluídas de determinados *habitats* da floresta tropical (Engelbrecht & Kursar 2003, Engelbrecht *et al.* 2005, Engelbrecht *et al.* 2007, Comita & Engelbrecht 2009, Kursar *et al.* 2009), indicando que a heterogeneidade de condições hídricas afeta fortemente a composição de espécies. Considerando que a falta de água impõe restrições de caráter seletivo, as espécies que ocorrem em sítios com deficiência hídrica devem apresentar estratégias adaptativas. Diferentes espécies podem apresentar diferentes estratégias ao longo das fases de seu ciclo de vida. Grime (2001) classificou como estratégias em fase imatura as referentes à fase do ciclo de vida de regeneração (p. ex. tamanho da semente, banco de sementes e de plântulas, propagação vegetativa, etc.) e como estratégias em fase estabelecida as referentes a fases posteriores. Essa diferenciação é importante, pois em cada fase as populações estão sujeitas a diferentes fatores seletivos e têm diferenças na capacidade de resposta. Conhecer essas diferentes estratégias pode ajudar a esclarecer a coexistência de espécies mediante suas adaptações a variações temporais e espaciais a que a floresta tropical está sujeita. Diferentes estratégias associadas às diferentes condições de disponibilidade hídrica podem permitir a coocorrência de espécies e, dessa forma, são fatores chave para o entendimento da riqueza das florestas tropicais.

A seca afeta principalmente o estágio de desenvolvimento inicial das espécies, pois esse estágio representa um período crítico no ciclo de vida do indivíduo, devido essencialmente ao pequeno desenvolvimento de seu sistema radicular (Condit *et al.* 1995, Poorter & Hayashida-Oliver 2000). Nesse período, as plantas apresentam maior taxa de mortalidade que nos demais estágios ontogenéticos (Alvarez-Buylla, 1992), com diferentes curvas de sobrevivência inicial, indicando diferentes estratégias de estabelecimento (Wright *et al.*, 2003). Nosso objetivo foi apresentar as principais estratégias de resistência à seca e as possíveis abordagens teóricas, descritas na literatura, para plântulas de espécies arbóreas, demonstrando a importância dessas estratégias na distribuição, abundância e coexistência de espécies nas florestas tropicais.

Seca em florestas tropicais

A precipitação anual em algumas florestas tropicais úmidas pode ultrapassar 10.000 mm, mas a maior parte dessas florestas recebe volumes menores que 2.500 mm (Walsh 1996). Porém, a alta precipitação anual não indica que há sempre um suprimento de água suficiente para evitar que as plantas desse ambiente sofram déficit hídrico. A distribuição das chuvas nas florestas tropicais é temporalmente variável, mesmo em locais com altos volumes anuais. Grande parte das chuvas ocorre em tempestades com volumes acima de 25 mm.h⁻¹ (Hudson 1971 *apud* Walsh 1996). Assim, a análise apenas do volume total anual pode não ser suficiente para distinguir ambientes quanto à disponibilidade de água ao longo do tempo.

Buscando identificar essas diferenças, Walsh (1992 *apud* Walsh 1996) propôs o índice de perumidade (PI) para classificar os ambientes. Considerou que meses muito úmidos (com precipitação acima de 200 mm) teriam PI = +2, meses úmidos (com precipitação entre

100 e 199 mm) receberiam $PI = +1$, meses secos (com precipitação entre 50 e 99 mm) teriam $PI = -1$ e meses muito secos (com precipitação abaixo de 50 mm) receberiam $PI = -2$. Com base na soma dos valores de PI para um ano normal nas regiões com temperatura média anual entre 20 e 29 °C, Walsh (1992 *apud* Walsh 1996) classificou as florestas tropicais como: super-úmida (quando a somatória dos PI s mensais apresentou valores de $PI \geq 20$), úmida (PI de 10 a 19,5), úmida sazonal (PI de 5 a 9,5) e úmida-seca (PI de -12 a 4,5). Mesmo em florestas super-úmidas, ocasionalmente podem ocorrer períodos curtos de seca, geralmente menores que dois meses. A frequência e a duração desses períodos aumentam proporcionalmente nos demais tipos de florestas, sendo máximas nas florestas úmida-secas.

Variações inter-anuais também ocorrem nas florestas tropicais devido aos efeitos de fenômenos climáticos globais, como o El Niño-Oscilação Sul (ENSO), que pode gerar anos anormalmente muito secos ou muito úmidos em diferentes regiões dos trópicos (Walsh 1996). Em anos de ocorrência severa de El Niño, há períodos prolongados de seca em algumas regiões, resultando em aumento da taxa de mortalidade das espécies em todos os estádios do ciclo de vida (Condit *et al.* 2004, Slik 2004). A ocorrência desse evento climático pode também afetar a composição de espécies nas florestas, ocasionando mortalidade diferencial em diferentes espécies e em indivíduos de diferentes classes de tamanho e em diferentes posições no relevo (Slik 2004).

Além das variações na distribuição anual de chuvas, todas as áreas tropicais e equatoriais sofrem variações diárias consideráveis de períodos secos e úmidos. Períodos curtos de ausência de precipitação também são geralmente acompanhados de alta radiação solar e alta demanda evaporativa do ar (Walsh 1996), o que pode aumentar o déficit hídrico. Apenas alguns dias de seca, ocorrendo mesmo durante a estação chuvosa, são suficientes para alterar as taxas de mortalidade de plântulas das espécies mais sensíveis (Engelbrecht *et al.* 2006).

As variações de disponibilidade hídrica decorrentes dos efeitos climáticos em escala regional podem afetar diferentemente as espécies em escala local. A heterogeneidade do relevo pode provocar armazenamento desigual de água no solo (Becker *et al.* 1988, Daws *et al.* 2002, Gibbons & Newbery 2003, Cielo Filho *et al.* 2007, Comita & Engelbrecht 2009), devido à composição e profundidade diferentes do solo, assim como proximidade ou não de fontes de água. Se considerarmos o mesmo clima em um determinado local, as plantas que estão em solo mais seco estariam sujeitas a um maior déficit hídrico em períodos de baixa precipitação.

A disponibilidade de água também pode diferir entre as ecounidades e entre sítios com diferentes aberturas do dossel. Clareiras podem ter conteúdo de água no solo semelhante (Veenendaal *et al.* 1996, Poorter & Hayashida-Oliver 2000), maior (Becker *et al.* 1988, Veenendaal *et al.* 1996, Ostertag 1998) ou menor (Ashton 1992, Turner *et al.* 1992) que o sub-bosque da floresta fechada. Uma maior densidade de raízes competindo por água pode diminuir a disponibilidade hídrica no sub-bosque, ao passo que a maior exposição ao Sol pode provocar menor conteúdo hídrico em clareiras. Por outro lado, uma menor densidade de raízes competindo por água pode implicar em maior conteúdo de água em clareiras (Ostertag 1998). Mesmo que o conteúdo de água em clareiras e sub-bosques seja semelhante, a maior exposição ao Sol nas clareiras pode reduzir rapidamente o potencial hídrico na superfície do solo, afetando a germinação de espécies sensíveis (Engelbrecht *et al.* 2006).

A ação da seca na estrutura e função de florestas tropicais

A produtividade das florestas está diretamente relacionada com a disponibilidade hídrica. Florestas tropicais mais secas têm menor complexidade estrutural e florística e plantas com menor estatura, quando comparadas às florestas mais úmidas e o compartilhamento de espécies entre florestas úmidas e secas também é baixo (Murphy & Lugo 1986). Tem sido demonstrado que a riqueza de espécies acompanha o volume de precipitação (Veenendaal & Swaine 1998; Bongers *et al.* 1999; Baltzer *et al.* 2008). Alguns trabalhos recentes também demonstraram uma clara relação negativa entre espécies mais sensíveis à seca e sua ocorrência em locais mais secos, em escala regional (Engelbrecht *et al.* 2007) e local (Engelbrecht & Kursar 2003, Engelbrecht *et al.* 2005, Engelbrecht *et al.* 2007, Comita & Engelbrecht 2009, Kursar *et al.* 2009). As diferenças estruturais e florísticas das florestas secas em relação às florestas úmidas indicam adaptação das espécies ao ambiente seco, possibilitando a resistência aos freqüentes períodos secos, a manutenção do crescimento e da sobrevivência e o aproveitamento dos recursos.

A produtividade das florestas está relacionada com a duração do período chuvoso, entre outros fatores. Além disso, a razão entre a biomassa de folhas perdidas por deciduidade e de folhas vivas decresce exponencialmente com o aumento da umidade do solo, o que reflete uma intensa resposta das espécies de florestas secas à disponibilidade hídrica (Lugo *et al.* 1978). Em florestas secas há uma maior proporção de biomassa de raiz, quando comparada à de florestas úmidas. O maior volume de raízes de plantas de floresta seca pode aumentar sua eficiência na obtenção da água escassa no solo. O dossel da floresta seca também se configura diferente do de florestas úmidas. A altura da copa das árvores da floresta seca é cerca de 50% menor e sua área basal, entre 30 e 75% menor que a de árvores de florestas úmidas (Murphy & Lugo 1986).

Estratégias de resistência à seca no estágio de plântula

Estratégias e demandas conflitantes (trade-offs) - Segundo Grime (2001), uma estratégia pode ser definida como uma associação de caracteres genéticos similares ou análogos que ocorrem amplamente entre as espécies ou populações, resultando em semelhanças na sua ecologia, ou seja, as populações ou espécies apresentam um conjunto de caracteres evolutivos dinamicamente co-adaptados. Conforme esse autor essa convergência adaptativa seria resultado da pressão dos seguintes fatores limitantes à sobrevivência das espécies: 1 - estresse causado pela restrição da produção fotossintética devida à escassez de algum recurso; 2 - perturbação devida à destruição parcial ou total da biomassa, causada, por exemplo, pela herbivoria ou fogo; 3 - combinação desses dois fatores. Três tipos de estratégias seriam possíveis para as plantas, resultando da combinação dos fatores ambientais que levariam ao estresse e/ou perturbação em diferentes intensidades, de acordo com cada ambiente: as estratégias voltadas à competição (C) entre espécies crescendo em ambiente com baixo estresse e baixa perturbação; estratégias apresentadas por plantas tolerantes a estresse (S) ocupando ambiente com alto estresse e baixa perturbação; e estratégias apresentadas por espécies ruderais (R) ocorrendo em ambiente com baixo estresse e alta perturbação. O desenvolvimento vegetal não seria possível em ambientes com alto estresse e alta perturbação. Esses tipos de estratégias constituem o modelo C-S-R (Grime 2001).

A especificidade das estratégias do modelo C-S-R prevê uma clara diferenciação de nichos ecológicos. Diferenças na disponibilidade hídrica em florestas tropicais, tanto em escala regional quanto local, levam a um gradiente ambiental complexo que possibilita a coexistência das espécies que apresentam diferentes estratégias. Espécies mais sensíveis à seca podem ser favorecidas em locais com maior disponibilidade hídrica decorrente de diferenças

no relevo, em clareiras quando apresentam maior quantidade de água, em sub-bosque devido à menor insolação, em proximidades de fontes de água, em solos cuja composição favoreça o armazenamento de água, etc. Esses *micro-habitats*, ao proporcionarem menores níveis de déficit hídrico, tendem a beneficiar espécies competidoras (C), conferindo-lhes relativa vantagem sobre as espécies tolerantes a estresse (S). Estas últimas, por sua vez, são mais favorecidas em *micro-habitats* mais secos por resistirem mais ao déficit hídrico causado tanto por curtos períodos de seca durante a estação chuvosa quanto por períodos mais longos e com estresse mais intenso durante a estação seca. Além do gradiente espacial, diferenças de condições hídricas podem decorrer da estacionalidade, com um ou mais períodos de seca ao longo do ano (Walsh 1996). Por exemplo, a maior disponibilidade de água na estação chuvosa pode beneficiar espécies mais sensíveis à seca.

A aplicação do modelo C-S-R às espécies arbóreas de florestas tropicais pode auxiliar o entendimento de uma possível demanda conflitante entre espécies demandantes de luz e umidade (competidoras) e espécies resistentes à seca e/ou ao sombreamento (tolerantes à estresse). Essas diferentes estratégias foram bem detalhadas no modelo de Smith & Huston (1989), que também considerou o estresse causado pelo sombreamento (Figura 1).

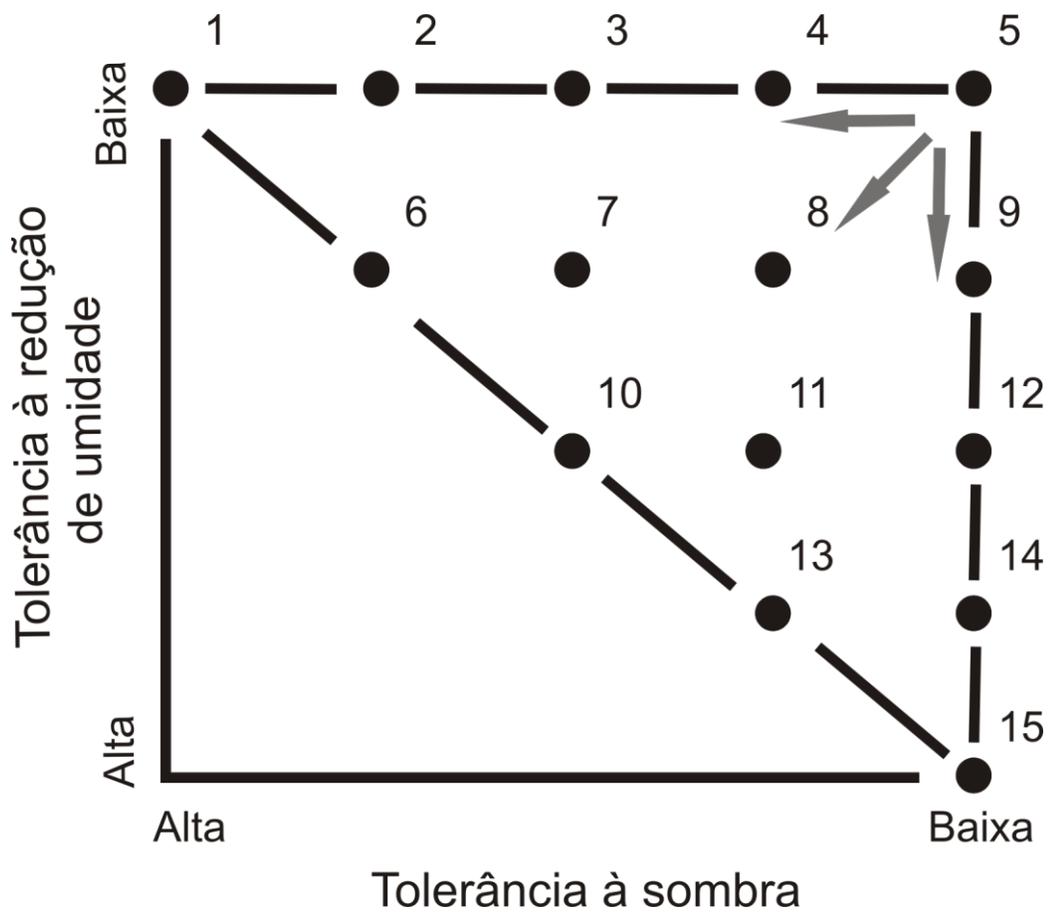


Figura 1 – Adaptação do modelo de Smith & Huston (1989) esquematizando 15 tipos funcionais obtidos por simulação computacional. Cada tipo funcional é definido pela taxa máxima de crescimento (setas indicam redução na taxa máxima de crescimento), tolerância à sombra e tolerância a baixos conteúdos de água.

O tipo funcional 1 agrupa espécies tolerantes à sombra e pouco resistentes à seca, apresentando baixa taxa de crescimento. A baixa tolerância à sombra e a alta resistência à seca, também com baixa taxa de crescimento, são características de espécies do tipo funcional 15. Altas taxas de crescimento só são apresentadas por espécies que são intolerantes ao sombreamento e à seca, identificadas pelo tipo funcional 5. Os tipos funcionais próximos ao limite de combinação de tolerâncias (tipos 1, 6, 10, 13 e 15) representam espécies com diferentes estratégias de tolerância a diferentes estresses (S). Espécies que apresentam características funcionais próximas ao tipo 5 são demandantes por luz e umidade (C). O modelo de Smith & Huston (1989) pode explicar os resultados de alguns trabalhos recentes que consideraram tanto o efeito da seca quanto do sombreamento. Poorter & Markesteijn (2008) encontraram em floresta úmida maior abundância relativa de espécies com características morfológicas na parte aérea indicativas de melhor aproveitamento de luz. Espécies com essas características foram menos abundantes em floresta seca. Também encontraram relação inversa entre o maior investimento em raiz e o volume de chuvas, o que pode indicar melhor aproveitamento da água no solo por espécies de floresta seca. Russo *et al.* (2010), encontraram maior resposta das espécies à disponibilidade diferencial de luz do que às variações nas condições edáficas e hídricas em uma floresta úmida.

Porém, Markesteijn & Poorter (2009) observaram que os caracteres que conferem resistência à seca ou ao sombreamento e as características das espécies demandantes de água ou luz variam independentemente. Assim, contrariamente ao previsto pelo modelo de Smith & Huston (1989), as espécies podem apresentar diferentes graus de resposta à seca e, de forma independente, à luz. Outros autores também não encontraram relação entre as respostas de diferentes espécies à luz e à água (Sack 2004, Engelbrecht *et al.* 2007), o que reforça a tese da independência entre as respostas a essas duas variáveis. Portanto, diferentes combinações dos

regimes de água e de luz representam um grande potencial de diferenciação de nichos. Nesse cenário é possível a existência de alguma espécie que apresente características de resistência à seca e também à sombra não prevista no modelo de Smith & Huston (1989). A estratégia dessa possível espécie seria explicada pelo modelo C-S-R (Grime 2001), que não faz distinção entre os tipos de estresses e contrapõe espécies tolerantes a estresses (S) a espécies voltadas à competição (C), como as que apresentam melhor aproveitamento da luz.

Seja considerando um cenário mais simples (com interdependência entre os caracteres de resistência à seca e à sombra) ou mais complexo (com independência entre esses caracteres), é certo que a diferenciação de nichos devida às variações de disponibilidade de água e luz deve ser mais bem investigada, já que a compreensão da relação entre elas é crucial para o entendimento da alta diversidade das florestas tropicais.

Respostas à seca - Alguns estudos compararam a resistência à seca entre plântulas de espécies que compõem diferentes florestas tropicais (Tyree *et al.* 2003, Engelbrecht & Kursar 2003, Engelbrecht *et al.* 2005, Engelbrecht *et al.* 2007, Poorter & Markesteijn 2008, Comita & Engelbrecht 2009, Kursar *et al.* 2009, Markesteijn & Poorter 2009), demonstrando que há um gradiente de respostas, caracterizando diferentes estratégias de resistência à seca. Essas diferentes estratégias podem explicar a abundância de algumas espécies, assim como a coocorrência de espécies ao longo do gradiente de disponibilidade hídrica. Engelbrecht & Kursar (2003) propuseram uma classificação de plântulas de espécies de florestas tropicais de acordo com diferentes respostas à seca (Tabela 1).

Tabela 1 – Estratégias de resistência à seca em plântulas de floresta tropical considerando seu efeito no crescimento e sobrevivência de plântulas de espécies arbóreas em floresta tropical.

Adaptado de Engelbrecht & Kursar (2003).

Efeito da seca sobre a sobrevivência *	Efeito da seca sobre o crescimento *	Características da Estratégia
Pequeno	Pequeno	Espécies bem adaptadas à seca. As adaptações podem incluir sistema radicular profundo (especialmente em relação à área foliar), baixa disfunção do xilema e ajustes osmóticos induzidos pela seca, de modo que a fotossíntese, a transpiração e a expansão celular continuam com taxas semelhantes sob condições úmidas e secas.
Pequeno	Grande	Plântulas dessas espécies perdem as folhas sob seca e a maioria delas, também em condições úmidas. A perda de folhas pode ser crucial para a manutenção de potenciais hídricos acima do letal em meristemas. Embora a queda de folhas tenha um impacto negativo sobre o crescimento, essa estratégia pode permitir a sobrevivência na seca e o sucesso do estabelecimento em <i>habitats</i> relativamente secos.
Grande	Médio (nas plântulas sobreviventes)	Investem na manutenção de níveis elevados de fotossíntese, transpiração e crescimento ao se aproximarem rapidamente de níveis letais de dessecação. Em muitos casos apresentam raízes pouco profundas. Essa estratégia pode ser bem sucedida em <i>habitats</i> em que as secas são geralmente brandas ou curtas, mas não em <i>habitats</i> com secas severas ou prolongadas.
Grande	Grande	Espécies sensíveis e sem estratégias de resistência à seca. Esse tipo de resposta não foi encontrado no estudo de Engelbrecht & Kursar (2003). Provavelmente esteja relacionada com ambientes permanentemente mais úmidos.

* O pequeno ou grande efeito sobre a sobrevivência ou crescimento é determinado pelas diferenças nas taxas de mortalidade e área foliar total em relação ao tratamento controle (irrigado).

Diferentes espécies podem apresentar diferentes caracteres morfológicos e fisiológicos que se combinam em mecanismos de resistência à seca. Esses mecanismos podem ser divididos em duas classes: evitação da dessecação e tolerância à dessecação. Mecanismos de evitação da dessecação têm caracteres que aumentam o acesso à água e reduzem perdas, diminuindo as reduções do potencial hídrico nas células, quando a planta está sob déficit hídrico: maior investimento no crescimento das raízes, fechamento precoce dos estômatos, baixa condutância cuticular, armazenamento de água nos órgãos da planta, deciduidade foliar e ajustes osmóticos (Tyree *et al.* 2003). Mecanismos de tolerância à dessecação envolvem caracteres fisiológicos que permitem a continuidade do transporte de água, das trocas gasosas ou sobrevivência das células sob potencial hídrico baixo, como, por exemplo, o aumento da resistência do xilema à embolia (Tyree *et al.* 2003).

No estágio de plântula, a tolerância à dessecação parece ser mais importante no desempenho da espécie (Tyree *et al.* 2003, Kursar *et al.* 2009), dada a necessidade de respostas rápidas aos imprevisíveis episódios de seca e de enfrentamento de uma estação seca no primeiro ano do ciclo de vida. Nesses casos, não haveria tempo para o desenvolvimento de respostas de evitação como, por exemplo, o desenvolvimento de raízes profundas. Dessa forma, caracteres de tolerância à seca teriam sido selecionados, conferindo resistência durante o estágio de plântula. Em indivíduos jovens e adultos, caracteres que conferem evitação da dessecação, como raízes profundas, podem ser mais importantes para a sobrevivência (Padilla & Pugnaire 2007, Kursar *et al.* 2009). Embora não seja um caráter preponderante na capacidade de resistência à seca, o maior crescimento das raízes em plântulas pode favorecer a sobrevivência (Padilla & Pugnaire 2007, Markesteijn & Poorter 2009),

Caracteres que conferem tolerância à seca em plântulas de florestas tropicais ainda não são totalmente conhecidos, mas a resistência à cavitação tem sido apontada como um mecanismo chave, especialmente nos estádios ontogenéticos posteriores ao de plântula. A ocorrência de períodos secos e a alta demanda evaporativa do ar dos ambientes tropicais ampliam a possibilidade de formação de bolhas no xilema, o que interrompe o fluxo no vaso e pode reduzir as taxas fotossintéticas e, conseqüentemente, também de crescimento (Tyree & Sperry 1989). Segundo esses autores esse fenômeno está relacionado com a porosidade da parede celular que é maior quando a expansão celular é rápida e/ou há pouco investimento na construção da parede. Quanto maiores e mais numerosos os poros na parede celular, maior a difusão de ar para os vasos do xilema (Tyree & Sperry 1989). Uma conseqüência dessa relação é que a maior densidade do lenho, que indica maior investimento em parede celular, demanda altos custos metabólicos e pode diminuir as taxas de crescimento (Maherali *et al.* 2004). Espécies de crescimento rápido e, portanto, com menor densidade do lenho (Enquist *et al.* 1999) são mais susceptíveis à cavitação (Hacke *et al.* 2001). Portanto, estabelece-se uma demanda conflitante entre a habilidade competitiva e a eficiência hidráulica (Lopez *et al.* 2005).

Nos ambientes mais secos, espécies com maior resistência à cavitação tendem a ser selecionadas. Maherali *et al.* (2004) encontraram uma alta relação inversa entre a resistência à cavitação e a média anual de precipitação no local de ocorrência das plântulas. Nos locais com menor precipitação, o índice de resistência à cavitação das espécies tende a aumentar (Maherali *et al.* 2004). Plântulas de espécies de florestas tropicais secas possuem maior densidade de caule que as de florestas úmidas (Markesteyn & Poorter 2009), sendo, portanto, possivelmente mais resistentes à cavitação.

Embora não tenhamos encontrado trabalhos que detalhem as características celulares na composição da maior ou menor resistência à seca, relacionando com o desempenho de plântulas de espécies arbóreas sob seca, esses caracteres no nível celular podem ampliar a resistência a baixos potenciais hídricos, como, por exemplo, ajustes osmóticos e elasticidade da parede. As espécies apresentam diferentes graus de capacidade de acúmulo de solutos, que diminuem o potencial hídrico celular e facilitam a entrada de água para o interior da célula. Os solutos acumulados, como, por exemplo, o potássio, a glicose, o ácido málico, a prolina etc., variam de acordo com a espécie. No entanto, a síntese desses compostos demanda custos metabólicos e, no caso do acúmulo de íons e ácidos orgânicos, pode levar à redução da atividade de enzimas citoplasmáticas (Lambers *et al.* 2008, Kozłowski & Pallardy 2002). Por outro lado, a maior elasticidade da parede celular possibilita maior armazenamento de água na célula, mantendo a turgidez por mais tempo. Esse caráter é permanente e intrínseco à espécie, embora possam ocorrer mudanças na elasticidade da parede em situação de seca (Kozłowski & Pallardy 2002). Tanto os ajustes osmóticos quanto a elasticidade da parede conferem a capacidade de manter o turgor celular. No entanto, dependendo da situação, uma ou outra estratégia pode ser ecologicamente mais adequada. Por exemplo, se crescimento rápido é mais vantajoso em determinado ambiente, a maior elasticidade da parede celular possibilita a manutenção do turgor necessário para o crescimento, sem os possíveis efeitos negativos do acúmulo de íons, ainda que dessa forma ocorra maior perda de água (Kozłowski & Pallardy 2002). Por outro lado, a manutenção de baixo potencial osmótico pode permitir que folhas suportem alta demanda evaporativa do ar sem murchar, mobilizando água do solo (Lambers *et al.* 2008).

Ainda que estratégias de evitação da dessecação pareçam não desempenhar um papel determinante na resistência à seca no estágio de plântula, podem contribuir para a

sobrevivência de espécies de florestas tropicais. Markesteijn & Poorter (2009) observaram que em ambientes mais secos as espécies tendem a possuir maior massa de raiz em relação à parte aérea e a investir mais na profundidade da raiz do que em seu volume, o que pode permitir atingir a maior umidade do solo subsuperficial e evitar o solo superficial muito seco. Aqueles autores também observaram que o tamanho da folha, a área foliar total, a área foliar por unidade de massa da folha e da planta foram menores nas plântulas de floresta seca. Esses caracteres podem indicar menor superfície de perda de água naquele ambiente. É possível também que essas plantas invistam mais em parede celular nas folhas, o que pode aumentar seu potencial de turgor.

Dentre os caracteres de evitação da dessecação, a deciduidade foliar relaciona-se fortemente com a maior sobrevivência em condições de seca (Poorter & Markesteijn 2008). Espécies decíduas têm um alto conteúdo de água na raiz, o que pode indicar uma adaptação relacionada à maior sobrevivência em condições de seca (Poorter & Markesteijn 2008, Markesteijn & Poorter 2009). Espécies decíduas tendem a apresentar maior eficiência na captura de luz, ou seja, apresentam maior taxa fotossintética máxima. Essa maior eficiência na captura de luz pode implicar em maiores taxas de crescimento, conferindo vantagem em condições de maior umidade de solo ou durante a estação chuvosa (Antuñez *et al.* 2001, Markesteijn & Poorter 2009). Outro caráter fisiológico ligado à deciduidade foliar é a cavitação, que é menos freqüente nas espécies decíduas, pois a perda das folhas diminui a transpiração, e o potencial hídrico não atinge valores suficientemente negativos para causar cavitação.

Conclusões

A importância relativa dos caracteres que conferem maior resistência à seca nos diferentes estádios do ciclo de vida das espécies arbóreas tropicais carece ainda de elucidação.

Para algumas espécies da floresta tropical estacional, a resistência à cavitação parece ser um importante caráter de resistência à seca no estágio de plântula (Tyree *et al.* 2003, Kursar *et al.* 2009). Outros caracteres fisiológicos podem ser importantes nas estratégias de tolerância à dessecação, como, por exemplo, maior eficiência fotoquímica na fixação do carbono e ou uma resposta mais intensa e rápida dos estômatos diante das alterações ambientais, possivelmente conferindo maior eficiência no uso da água (Slot & Poorter 2007). Contudo, esses mecanismos ainda permanecem pouco esclarecidos.

Estratégias de evitação à dessecação, possibilitadas por características morfológicas de raízes e parte aérea, assim como pela deciduidade foliar, também parecem ter um papel importante na resistência de plântulas à seca (Poorter & Markesteijn 2008, Markesteijn & Poorter 2009). Os Autores desses estudos, no entanto, não avaliaram se alguma estratégia de tolerância estaria atuando conjuntamente, de forma a contribuir com a maior resistência à seca das espécies com essas características.

A disponibilidade hídrica é muito heterogênea, variando no tempo e no espaço, e as estratégias de resistência à seca em plântulas têm duração curta dentro do ciclo de vida da espécie, apesar de sua importância óbvia para a continuidade do ciclo. Por isso, é razoável inferir que essas estratégias também são importantes em outros momentos do ciclo de vida (Grime 2001). Estratégias subsequentes ao estágio de plântula, no estágio jovem ou adulto, também precisam ser melhor investigadas, já que a estratégia principal de resistência à seca pode mudar durante o desenvolvimento do indivíduo. A comparação de estratégias de resistência entre diferentes estágios poderia possibilitar a compreensão das principais variáveis ambientais que atuam na seleção das espécies num determinado ambiente.

Referências

- Alvarez-Buylla, E.R., Martinez-Ramos, M., (1992). Demography and Allometry of *Cecropia Obtusifolia*, a Neotropical Pioneer Tree - An Evaluation of the Climax-Pioneer Paradigm for Tropical Rain Forests. *The Journal of Ecology*, **80**: 275-290.
- Antuñez, I., Retamosa, E.C. & Villar, R. (2001) Relative growth rate in phylogenetically related deciduous and evergreen woody species. *Oecologia*, 128, 172–180.
- Ashton, P. M. S. (1992). Some measurements of the microclimate within a Sri Lankan tropical rain forest. *Agriculture and Forest Meteorology*, **59**:217–235.
- Baltzer, J.L., Davies, S.J., Bunyavejchewin, S. & Noor, N.S. (2008) The role of desiccation tolerance in determining tree species distributions along the Malay–Thai Peninsula. *Functional Ecology*, **22**, 221-231.
- Becker, P., Rabenold, P.E., Idol, J.R. & Smith, A.P. (1988) Water potential gradients for gaps and slopes in a panamanian tropical moist forest ' s dry season. *Journal of Tropical Ecology*, **4**, 173-184.
- Bongers, F., Poorter, L., Van Rompaey, R. & Parren, M. (1999) Distribution of twelve moist forest canopy tree species in Liberia and Cote d ' Ivoire: response curves to a climatic gradient. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 371-382.
- Cielo-Filho, R., Gneri, M.A. & Martins, F.R. (2007) Position on slope, disturbance, and tree species coexistence in a Seasonal Semideciduous Forest in SE Brazil. *Plant Ecology*, **190**, 189-203.
- Comita, L.S. & Engelbrecht, B.M. (2009) Seasonal and spatial variation in water availability drive habitat associations in a tropical forest. *Ecology*, **90**, 2755-2765.

- Condit, R., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. (1995) Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs*, **65**, 419-439.
- Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Perez, R., Lao, S., Angehr, G., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. (2004) Tropical forest dynamics across a rainfall gradient and the impact of an El Niño dry season. *Journal of Tropical Ecology*, **20**, 51-72.
- Daws, M.I., Mullins, C.E., Burslem, D.F., Paton, S.R. & Dalling, W. (2002) Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panamá. *Plant and Soil*, **238**, 79-90.
- Engelbrecht, B.M. & Kursar, T.A. (2003) Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia*, **136**, 383-393.
- Engelbrecht, B.M., Kursar, T.A. & Tyree, M.T. (2005) Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees*, **19**, 312-321.
- Engelbrecht, B.M., Dalling, J.W., Pearson, T.R., Wolf, R.L., Gálvez, D.A., Koehler, T., Tyree, M.T. & Kursar, T.A. (2006) Short dry spells in the wet season increase mortality of tropical pioneer seedlings. *Oecologia*, **148**, 258-269.
- Engelbrecht, B.M., Comita, L.S., Condit, R., Kursar, T.A., Tyree, M.T., Turner, B.L. & Hubbell, S.P. (2007) Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, **447**, 80-82.
- Enquist, B.J., West, G.B., Charnov, E.C. & Brown, J.H. (1999). Allometric scaling of productivity and life-history variation in vascular plants. *Nature*, **401**:907–911.

- Gibbons, A.J. & Newbery, D.M. (2003) Drought avoidance and the effect of local topography on trees in the understorey of bornean lowland rain forest. *Plant Ecology*, **164**, 1-18.
- Grime, J.P. (2001) *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties*, 2nd edn. John Wiley & Sons Ltd, Chichester.
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., Pockman, W.T., Davis, S.D. & Mc-Culloh, K.A. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, **126**: 457–461.
- Holdridge, L.R. (1947) Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science*, **105**, 367–368.
- Kozlowski, A.T.T. & Pallardy, S.G. (2002) Acclimation and Adaptive Responses of Woody Plants to Environmental Stresses. *Botanical Review*, **68**, 270-334.
- Kursar, T.A., Engelbrecht, B.M., Burke, A., Tyree, M.T., El Omari, B. & Giraldo, J.P. (2009) Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. *Functional Ecology*, **23**, 93-102.
- Lambers, H., Chapin, F.S. & Pons, T.L. (2008) *Plant physiological ecology*. Springer Science, New York.
- Lopez, O.R., Kursar, T.A., Cochard, H. & Tyree, M.T. (2005) Interspecific variation in xylem vulnerability to cavitation among tropical tree and shrub species. *Tree physiology*, **25**, 1553-1562.

- Lugo, A.E., Gonzalez-liboy, J.A., Cintron, B., Dugger, K., Lugo, A.E., Gonzalez-liboy, J.A., Cintron, B. & Dugger, K. (1978) Structure , Productivity , and Transpiration of a Subtropical Dry Forest in Puerto Rico. *Biotropica*, **10**, 278-291.
- Maherali, H., Pockman, W.T. & Jackson, R.B. (2004) Adaptive Variation in the Vulnerability of Woody Plants to Xylem Cavitation. *Ecology*, **85**, 2184-2199.
- 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.
- Murphy, P.G. & Lugo, a E. (1986) Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **17**, 67-88.
- Ostertag, R. (1998) Belowground effects of canopy gaps in a tropical wet forest. *Ecology*, **79**, 1294-1304.
- Padilla, F.M. & Pugnaire, F.I. (2007) Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Functional Ecology*, **21**, 489–495.
- Poorter, L. & Hayashida-Oliver, Y. (2000) Effects of seasonal drought on gap and understory seedlings in a Bolivian moist forest. *Journal of Tropical Ecology*, **16**, 481-498.
- Poorter, L. & Markestijn, L. (2008) Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica*, **40**, 321-331.
- Russo, S.E., Cannon, W.L., Elowsky, C., Tan, S. & Davies, S.J. (2010) Variation in leaf stomatal traits of 28 tree species in relation to gas exchange along an edaphic gradient in a Bornean rain forest. *American Journal of Botany*, **97**, 1109-1120.

- Sack, L. (2004) Responses of temperate woody seedlings to shade and drought: do trade-offs limit potential niche differentiation? *Oikos*, **107**, 110-127.
- Slik, J.W.F. (2004) El Niño droughts and their effects on tree species composition and diversity in tropical rain forests. *Oecologia*, **141**, 114-20.
- Slot, M. & Poorter, L. (2007) Diversity of tropical tree seedling responses to drought. *Biotropica*, **39**, 683-690.
- Smith, T. & Huston, M. (1989) A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio*, **83**, 49-69.
- Turner, I. M., Raich, J. W., Gong, W. K., Ong, J. E. & Whitmore, T. C. (1992). The dynamics of Pantei Acheh forest reserve: a synthesis of recent research. *Malayan Nature Journal*, 45:166–174.
- Tyree, M.T., Engelbrecht, B.M., Vargas, G. & Kursar, T.A. (2003) Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama . Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiology*, **132**, 1439-1447.
- Tyree, M.T. & Sperry, J.S. (1989). Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. **40**: 19-38.
- Veenendaal, A.E., Swaine, M.D., Agyeman, V.K., Blay, D. & Abebrese, I.K. (1996) Differences in Plant and Soil Water Relations in and Around a Forest Gap in West Africa during the Dry Season may Influence Seedling Establishment and Survival. *The Journal of Ecology*, **84**, 83-90.

- Veenendaal, E.M. & Swaine, M.D. (1998) Limits to tree species distribution in lowland tropical rainforests. *Dynamics of tropical forest communities* (eds Newbery D.M., Prins H.H.T., Brown N.), pp 163-191. Thirty-seventh Symposium of the British Ecological Society. Blackwell, Oxford.
- Walsh, R.P.D. (1996) Climate. *The Tropical Rain Forest an Ecological Study* (ed. P.W. Richards), 2nd ed, pp. 159–205. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wright, S.J., Muller-Landau, H.C., Condit, R., Hubbell, S.P., 2003. Gap-Dependent Recruitment, Realized Vital Rates, and Size Distributions of Tropical Trees. *Ecology*, **84**: 3174-3185.

CAPÍTULO 2

Resistência à seca em plântulas de espécies abundantes em uma Floresta Estacional

Semidecídua

Luciano Pereira^{1,2}, Fernando R. Martins¹ e Cláudia R. B. Haddad¹

¹ Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Caixa postal 6109, Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP, 13083-970 Campinas, SP, Brasil.

² Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Caixa postal 6109, Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP, 13083-970 Campinas, SP, Brasil.

Resumo

A variação espacial e temporal da disponibilidade hídrica tem sido associada com a diferenciação de nichos entre as espécies de florestas tropicais. Testamos a hipótese de que há associação entre a predominância de espécies em locais com diferentes intensidades de sombreamento e/ou sua posição na vertente (com provável gradiente hídrico) da Floresta Estacional Semidecídua e estratégias fisiológicas de trocas de gases que permitem maior ou menor resistência à seca. Em um experimento de seca súbita em casa de vegetação, avaliamos a troca de gases, a resistência à seca e a rebrota de duas espécies tardias (*Esenbeckia leiocarpa* e *Astronium graveolens*) e duas pioneiras (*Croton floribundus* e *Aegiphila selowiana*), que são abundantes em um fragmento da Floresta Estacional Semidecídua no município de Campinas, estado de São Paulo. De maneira geral nas espécies tardias encontramos a maior resistência à seca, que esteve associada às menores taxas de troca de gases, tanto no tratamento irrigado quanto no tratamento controle. As espécies pioneiras tiveram o maior aproveitamento fotossintético e a menor resistência à seca (menor rebrota e maior perda de água), reforçando a proposta de uma demanda conflitante entre resistência à seca e capacidade de aproveitamento de luz. Tomadas isoladamente, estratégias de evitação (como redução da condutância estomática) ou de tolerância (como a manutenção do padrão de trocas gasosas) não conferiram maior nem menor retardo da dessecação e da sobrevivência. Contudo, as espécies não constituíram grupos delimitados, mostrando variação contínua dos processos de trocas gasosas, resistência à seca e capacidade de rebrota, indicando que as diferenças de desempenho entre as espécies são sutis à medida que a disponibilidade hídrica varia. O maior grau de resistência à seca esteve associado com a maior abundância em sítios mais secos da floresta (alto da vertente), ao passo que a maior capacidade fotossintética associou-se com a ocupação de sítios menos sombreados. Portanto, diferenças no grau de resistência à seca podem explicar a abundância e a distribuição de espécies em florestas tropicais estacionais.

Palavras-chave: troca de gases, estação seca, seca súbita, estágio sucessional, “trade-off”, mata atlântica.

Introdução

A abundância e a distribuição das espécies vegetais em florestas tropicais são resultado de diferenciação de nichos (Wright 2002) ou resultam da combinação fortuita de espécies ecologicamente equivalentes (Hubbel 2001)? Essa questão tem sido esclarecida com o incremento de trabalhos de campo e laboratório avaliando principalmente os efeitos dos fatores abióticos sobre o desempenho das espécies. Tem sido demonstrado que a distribuição das espécies acompanha o volume de precipitação (Veenendaal & Swaine 1998; Bongers *et al.* 1999; Baltzer *et al.* 2008) e pode ser influenciada por outros aspectos da sazonalidade e períodos esporádicos de seca. Esses fatores refletem-se na mortalidade e distribuição das espécies mais sensíveis, que são claramente excluídas de sítios mais secos (Gibbons & Newbery 2003, Engelbrecht & Kursar 2003, Engelbrecht *et al.* 2005, Engelbrecht *et al.* 2007, Comita & Engelbrecht 2009, Kursar *et al.* 2009).

O estágio de plântula representa um período crítico do ciclo de vida das espécies devido ao pouco desenvolvimento de seu sistema radicular (Condit *et al.* 1995, Poorter & Hayashida-Oliver 2000). Apenas alguns dias de seca são suficientes para alterar as taxas de mortalidade de plântulas das espécies mais sensíveis (Engelbrecht & Kursar 2003). Espécies resistentes à seca têm maior eficiência no uso de água, menores taxas de fotossíntese e de transpiração e menor condutância estomática do que espécies não resistentes (Lambers *et al.* 2008). As menores taxas de fotossíntese e de transpiração resultam do investimento em adaptações fisiológicas que permitam resistência à seca.

É possível classificar as espécies em grupos distintos de acordo com a resposta à pressão de fatores ambientais: ou são espécies mais tolerantes a estresses ou são melhores competidoras por recursos (Grime 2001). Dessa forma, pode haver, entre outras relações encontradas nas florestas tropicais, uma demanda conflitante (trade-off) entre a resistência à

seca e a eficiência no aproveitamento da luz (Smith & Huston 1989). O ambiente das florestas tropicais tem grande heterogeneidade de disponibilidade de recursos. Além disso, as florestas tropicais são constituídas por um mosaico de ecounidades em diferentes estádios de regeneração, com plantas em diferentes estádios de crescimento, que representam diferentes fases de abertura e preenchimento de clareiras. A dinâmica de clareiras modifica o regime de luz, favorecendo espécies com maior aproveitamento de luz no estágio inicial da clareira e espécies mais tolerantes à sombra no estágio final de preenchimento da clareira (Whitmore, 1989). Ao mesmo tempo, a maior radiação presente na clareira pode alterar a disponibilidade de água (Becker *et al.* 1988, Veenendaal *et al.* 1996, Ostertag 1998, Poorter & Hayashida-Oliver 2000, Engelbrecht *et al.* 2006). Além da dinâmica de clareiras naturais, as florestas estacionais semidecíduas sofrem também modificações estacionais, como a formação de clareiras de deciduidade e ocorrência periódica de falta de água na estação seca (Gandolfi *et al.* 2009). Segundo Gandolfi *et al.* (2009), a clareira de deciduidade afeta fortemente o regime de luz no sub-bosque, que varia não somente de acordo com as estações do ano e a perda de folhas na seca, mas também de acordo com a fenodinâmica característica de cada espécie de árvore presente no dossel, que pode perder folhas e formar clareiras de deciduidade em diferentes períodos do ano.

Estudando um fragmento da Floresta Estacional Semidecídua no município de Campinas, estado de São Paulo, Cielo-Filho *et al.* (2007) verificaram que a distribuição e abundância das espécies estava mais relacionada a características ambientais do que a eventos estocásticos, indicando uma maior influência da diferenciação de nichos na organização da comunidade. Esses autores consideraram a posição dos indivíduos no relevo e também sua posição em relação à altura do dossel [dentro do conceito de ecounidades (Oldeman 1990), a altura da maior árvore da parcela pode ser usada como indicativo de perturbação. Quando as

árvores são mais altas, isso indica que a parcela apresenta menor perturbação, enquanto que árvores menores indicam parcelas mais perturbadas ou em fase de construção]. *Esenbeckia leiocarpa*, a espécie de maior abundância, foi encontrada predominantemente nas posições mais elevadas na vertente, distante do leito de um ribeirão, ocorrendo em sítios ocupados por árvores maiores, conseqüentemente mais sombreados. Por outro lado, espécies de estádios iniciais de sucessão, como *Croton floribundus* e *Aegiphila sellowiana*, tiveram tendência oposta, ocorrendo predominantemente em sítios ocupados por árvores menores, conseqüentemente menos sombreados. *Astronium graveolens* apresentou abundância semelhante em todos os sítios. Essa distribuição diferencial pode ser devida a diferentes desempenhos ecofisiológicos em resposta ao ambiente heterogêneo da Floresta Estacional Semidecídua.

Nosso objetivo foi investigar a hipótese de que a ocupação preferencial de certos sítios por espécies arbóreas abundantes decorre de diferentes respostas ecofisiológicas de suas plântulas às variações de água no espaço da comunidade. Para tanto buscamos respostas para as perguntas: 1- Espécies abundantes em uma floresta estacional apresentam diferentes níveis de resistência à seca? 2- Espécies pioneiras ou tardias apresentam diferentes respostas de resistência à seca? 3- Essas respostas são explicadas pelo modelo de demanda conflitante entre a resistência à seca e a capacidade de aproveitamento de luz? 4-Há algum padrão de resposta fisiológica à seca apresentado por diferentes espécies?

Material e Métodos

Sítio de estudo - A Mata Ribeirão Cachoeira (46 55' W e 22 50' 13" S) tem 244,89 hectares e está localizada na Área de Proteção Ambiental de Campinas, município de Campinas, estado de São Paulo, no sudeste do Brasil (Santin, 1999). A altitude varia de 630 a 760 metros acima

do nível do mar. É um fragmento da Floresta Estacional Semidecídua (Velo, 1992), com dossel variando entre 15 e 25 m e árvores emergentes com mais de 30 m. O estande estudado localiza-se numa vertente, em que ocorre uma catena de solos: na porção inferior da vertente o solo é profundo e classificado como Argissolo Vermelho-Amarelo (Alfisol), mas na porção superior o solo é raso e classificado como Neossolo Litólico (Lythosol). O clima regional é Cwa de Köppen, com inverno seco não rigoroso e pluviosidade média anual de 1409 mm. O período chuvoso corresponde à primavera-verão e o período seco corresponde ao outono-inverno. A temperatura média anual é de 20,3 °C, a média do mês mais frio é de 17,4 °C e a do mês mais quente, 22,7 °C (Mello *et al.* 1994). Na estação seca são frequentes períodos de mais de 30 dias sem chuva, ao passo que na estação chuvosa episódios de mais de 10 dias sem chuva podem ocorrer (Assis & Vila Nova 1994).

Espécies e fenodinâmica – Considerando os resultados de Cielo-Filho *et al.* (2007) sobre a comunidade arbórea da Mata Ribeirão Cachoeira, escolhemos dentre as espécies mais abundantes as pertencentes a grupos sucessionais contrastantes (Tabela 1).

Tabela 1 – Espécies abundantes no fragmento de Floresta Estacional Semidecídua, com as respectivas famílias, grupos sucessionais, ordem de abundância e ocupação preferencial de determinados sítios no espaço da comunidade segundo Cielo-Filho *et al.* (2007).

Família	Espécies	Grupo Sucessional	Ordem de abundância	Sítio de ocupação
Rutaceae	<i>Esenbeckia leiocarpa</i> Engl.	Secundária	1 ^a	Dossel alto e parte superior da vertente
Anacardiaceae	<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	Secundária	3 ^a	Indiferente
Euphorbiaceae	<i>Croton floribundus</i> Spreng.	Pioneira	12 ^a	Dossel baixo
Lamiaceae	<i>Aegiphila sellowiana</i> Cham.	Pioneira	17 ^a	Dossel baixo

Esenbeckia leiocarpa e *Croton floribundus* têm sementes dispersas pela deiscência explosiva (dispersão balística) dos frutos do tipo cápsula, mas a dispersão da primeira ocorre no final da estação seca e da segunda, no início da estação chuvosa. *Astronium graveolens* tem diásporos secos dispersos por vento no início da estação chuvosa. *Aegiphila sellowiana* tem frutos carnosos dispersos por aves no início da estação seca. Em todas essas espécies, a dispersão ocorre numa época tal que permite que a plântula desfrute de toda a duração da estação chuvosa para seu estabelecimento. Não há estudos de *A. sellowiana*, e as demais espécies aparentemente não formam banco de sementes, estando presentes no solo enquanto houver dispersão (Grombone-Guaratini & Rodrigues 2002).

Experimento de seca súbita e rebrota – Plântulas compradas do viveiro Camará Mudas Florestais (Madaschi Périgo e Souza Ltda, Ibaté-SP) com cerca de 100 dias após a semeadura e mantidas sombreadas a cerca de 50% da radiação plena foram cultivadas na área experimental do Departamento de Biologia Vegetal da Universidade Estadual de Campinas. As mudas foram transplantadas para vasos de 1,5 L com areia, terra e composto orgânico na proporção de 1:1:1 e cultivadas sobre bancadas em casa de vegetação sob luz natural. Após 20 dias montamos um experimento para comparar o desempenho das espécies quando submetidas à seca. Trinta plantas por espécie tiveram a irrigação interrompida durante os meses de junho e julho de 2009. O tratamento controle foi composto de outras vinte plantas regadas sempre que necessário. A média das temperaturas máximas no período foi de 23 °C e a média das mínimas foi de 11 °C. Consideramos as trocas gasosas como um indicativo da resposta à seca (Slot & Poorter 2007) e diariamente medimos a resposta fotossintética em quatro plântulas por espécie. Efetuamos medidas pontuais de trocas de gases com sistema de fotossíntese portátil – IRGA (Li-6400, Licor, Inc. Lincoln - USA), com luz artificial acoplada, simulando radiação de 800 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, que é o valor próximo do ponto de saturação para todas as

espécies (dados não mostrados). Simultaneamente obtivemos os dados de assimilação de CO₂ (A - $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática (g - $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e transpiração (T - $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). O tempo mínimo de equilíbrio para cada medida foi entre 60 s e 180 s, ou até que a medida apresentasse um coeficiente de variação de 0,5 %. A concentração de CO₂ foi mantida a 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ e a temperatura das folhas foi semelhante a do ambiente. A eficiência do uso da água (EUA) foi obtida do resultado da divisão de A por T. Em cada espécie fizemos as medições de fotossíntese até quando algum indivíduo apresentou valores negativos. As medidas foram tomadas entre 8 e 9 horas da manhã.

Em três plantas de cada espécie determinamos o potencial hídrico antes do amanhecer (“predawn”), a cada medição durante a seca, em ambos os tratamentos. Cada planta foi utilizada uma única vez. Realizamos uma medição no início do experimento, outras no 7º e 16º dia após suspensão da rega e uma no final, quando a taxa fotossintética se aproximou de zero, ao 19º dia. Para medir o potencial hídrico, usamos uma bomba de pressão do tipo Scholander (PMS 1000, PMS Instrument, USA) e fizemos as medições antes do nascer do sol (“predawn”). Retiramos alíquotas do substrato que foram acondicionadas em sacos de papel. Essas alíquotas foram retiradas ao nível da metade da profundidade de cada vaso para medir o conteúdo relativo de água a partir da massa fresca menos a massa após secagem em estufa a 105 °C por 24 horas (Embrapa, 1997).

Registramos a data em que as plantas atingiram o estágio de murcha e começaram a apresentar sintomas indicativos de morte. De acordo com Engelbrecht & Kursar (2003), distinguimos visualmente cinco estádios de seca: (1) plântulas levemente murchas, (2) murchas, (3) severamente murchas, (4) próximas da morte e (5) mortas. Anotamos quando as plântulas atingiram o estágio próximo da morte (4), que é caracterizado por folhas mortas, distinguidas pela cor amarelada e textura quebradiça, mas com caule ainda vivo. Então,

regamos as plântulas nesse estágio com o objetivo de verificar se ocorreria rebrota, indicando resiliência à condição de seca. As plântulas que não rebrotaram foram consideradas mortas (estádio 5). Esse estágio foi confirmado no 67º dia do experimento, com a quebra do caule para verificar se não havia sinais, a olho nu, de tecidos vivos.

Análise de dados – A comparação dos parâmetros de troca de gases entre as espécies e entre os tratamentos foi obtida pelo teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis ($p < 0,05$). Não foi usado um teste paramétrico pois os dados não atendiam aos requisitos de homocedasticidade das variâncias e normalidade dos resíduos, conferidos pelos testes de Levene e Kolmogorov-Smirnov. Já para os dados de potencial hídrico foliar e conteúdo de água no substrato, que apresentaram homocedasticidade das variâncias e normalidade dos resíduos, comparamos os tratamentos pelo teste de ANOVA, seguida do teste de Tukey ($p < 0,05$). Para todos os testes utilizamos o software Statistica 8.0 (StatSoft, Inc. - USA).

Resultados

Estádios de seca e rebrota - As espécies atingiram o estágio próximo da morte (estádio 4) entre 25 e 31 dias após terem sido submetidas ao tratamento de seca súbita (Figura 1). Atingido esse estágio, as plântulas foram regadas e rebrotaram em 100% das repetições em *A. graveolens* (máximo de rebrotas no 47º dia) e *E. leiocarpa* (máximo de rebrotas no 67º dia). *Aegiphila sellowiana* rebrotou em 81% das repetições e *C. floribundus* em 54% (ambas com o máximo no 47º dia).

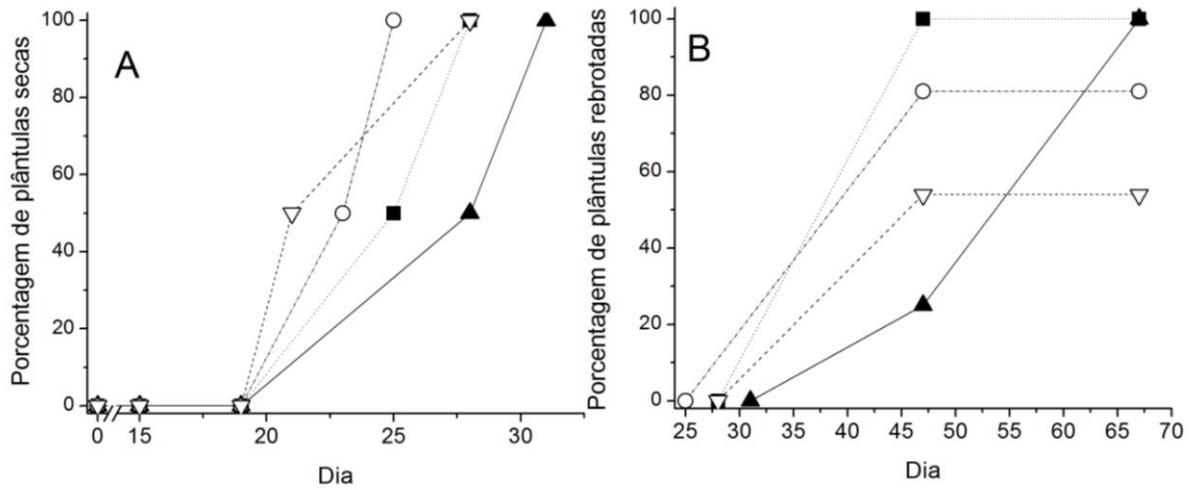


Figura 1 - Porcentagem de plântulas secas no estágio 4, próximo da morte, (A) e rebrotadas após irrigação (B). A rega foi suspensa no dia zero e ocorreu novamente quando plântulas atingiram estágio 4. Quadrado = *Astronium graveolens*, triângulo preenchido = *Esenbeckia leiocarpa*, círculo = *Aegiphila sellowiana* e triângulo invertido = *Croton floribundus*.

Trocas gasosas – As espécies constituíram três grupos quanto aos valores das taxas fotossintéticas no tratamento controle (Figura 2 - A): *Astronium graveolens* e *E. leiocarpa* apresentaram as taxas mais baixas e similares; *Croton floribundus* apresentou as taxas mais altas; e *Aegiphila sellowiana* mostrou taxas intermediárias. As plântulas sob seca apresentaram taxas de fotossíntese menores do que as do tratamento controle, exceto *A. sellowiana*, que não apresentou diferença entre os tratamentos. As maiores diferenças entre os tratamentos foram encontradas nas plântulas de *C. floribundus*. Além disso, *C. floribundus* atingiu mais rapidamente taxas de fotossíntese próximas de zero no tratamento de seca (16^o dia), ao passo que as demais espécies atingiram esse valor no 19^o dia (dados não mostrados). Assim, a condição de maior taxa fotossintética de *C. floribundus* não se manteve em situação de seca, e seu desempenho se igualou ao de *A. sellowiana*.

Quanto à eficiência do uso da água as espécies formaram dois grupos no tratamento controle: *E. leiocarpa* e *A. sellowiana* apresentaram os valores mais altos, ao passo que *A. graveolens* e *C. floribundus* apresentaram os valores mais baixos (Figura 2 - C). No tratamento de seca os dois grupos mantiveram-se, no entanto *A. graveolens* deixou de apresentar desempenho significativamente inferior aos de *E. leiocarpa* e *A. sellowiana*. Nenhuma espécie apresentou diferença significativa entre os tratamentos.

Esenbeckia leiocarpa mostrou os menores valores de condutância estomática, seguida de *A. graveolens* e *A. sellowiana* que apresentaram valores intermediários. *Croton floribundus* mostrou valores de condutância estomática significativamente maiores do que os apresentados pelas demais espécies no tratamento controle e do que os apresentados por *A. graveolens* e *E. leiocarpa* no tratamento de seca (Figura 2 - B). Sob seca a condutância estomática diminuiu em todas as espécies, exceto em *A. sellowiana*, que não apresentou diferença significativa entre os tratamentos.

As taxas transpiratórias diferiram significativamente entre as espécies em ambos os tratamentos: *C. floribundus* apresentou valores significativamente maiores do que os apresentados pelas demais espécies no tratamento controle, e do que os apresentados por *A. graveolens* e *E. leiocarpa* no tratamento de seca, (Figura 2 - D). Os valores das taxas transpiratórias diferiram entre os tratamentos em *A. graveolens* e *C. floribundus*, mas não diferiram em *E. leiocarpa* e *A. selowiana*.

A análise conjunta desses resultados mostrou que a eficiência do uso da água não variou do mesmo modo que as taxas fotossintética e transpiratória e a condutância estomática, ao passo que esses três últimos processos variaram de modo semelhante entre as espécies. Cada processo variou de modo independente dos demais, e não houve um único padrão de respostas para todas as espécies (Figura 2). *Astronium graveolens* apresentou valores relativamente baixos para as taxas de fotossíntese e transpiração, condutância estomática e eficiência de uso da água. Por outro lado, *Esenbeckia leiocarpa* apresentou os mais baixos valores para as taxas de fotossíntese e transpiração e condutância estomática, e a mais alta eficiência de uso da água. *Croton floribundus* apresentou os maiores valores para as taxas de fotossíntese e transpiração e condutância estomática, e menor eficiência de uso da água. As plantas de *A. selowiana* apresentaram taxas intermediárias de fotossíntese e transpiração, eficiência do uso da água relativamente alta e condutância estomática relativamente baixa.

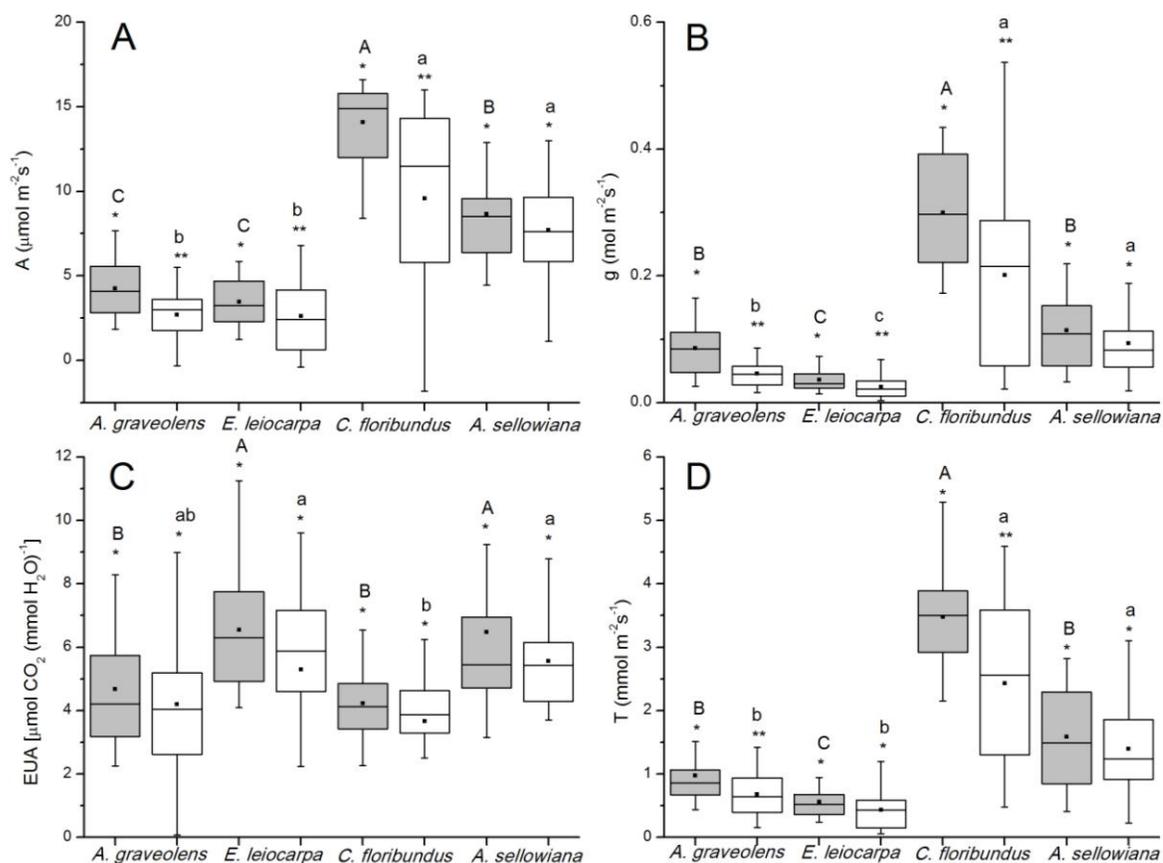


Figura 2 – Fotossíntese (A), condutância estomática (B), eficiência do uso da água (C) e transpiração (D) das espécies sob tratamento controle (caixa preenchida) e de seca (caixa vazada), agrupando todos os dias de medição com o IRGA. O ponto dentro da caixa indica a média, a linha horizontal dentro da caixa representa a mediana, a caixa contém os dois quartis centrais, e as barras verticais indicam o primeiro e o último quartil. * e ** indicam diferenças significativas entre o tratamento controle e o tratamento de seca na mesma espécie; letras maiúsculas comparam espécies no tratamento controle e letras minúsculas comparam espécies no tratamento de seca, pelo teste de Kruskal-Wallis ($p < 0,05$).

Potencial hídrico foliar – Não foi possível medir o potencial hídrico das folhas de *C. floribundus* no início do experimento, devido à formação de gotas nos pecíolos cortados, mas no 16^o dia encontramos valores para essa espécie semelhantes aos de *A. graveolens* e *A. sellowiana* (Figura 3). No tratamento de seca, apenas *E. leiocarpa* mostrou diminuição significativa do potencial hídrico, que atingiu $-1,86 \pm 0,32$ MPa no 19^o dia. Nas demais espécies, o potencial hídrico manteve-se não significativamente diferente de $-0,78 \pm 0,2$ MPa nesse mesmo dia (Figura 3).

Conteúdo volumétrico de água no substrato – A disponibilidade de água no substrato diminuiu drasticamente ao longo do tratamento de seca. O substrato de cultivo das plântulas de *C. floribundus* teve redução maior e mais rápida no conteúdo de água já no 7^o dia, indicando uma demanda maior por água que a das demais espécies (Figura 4).

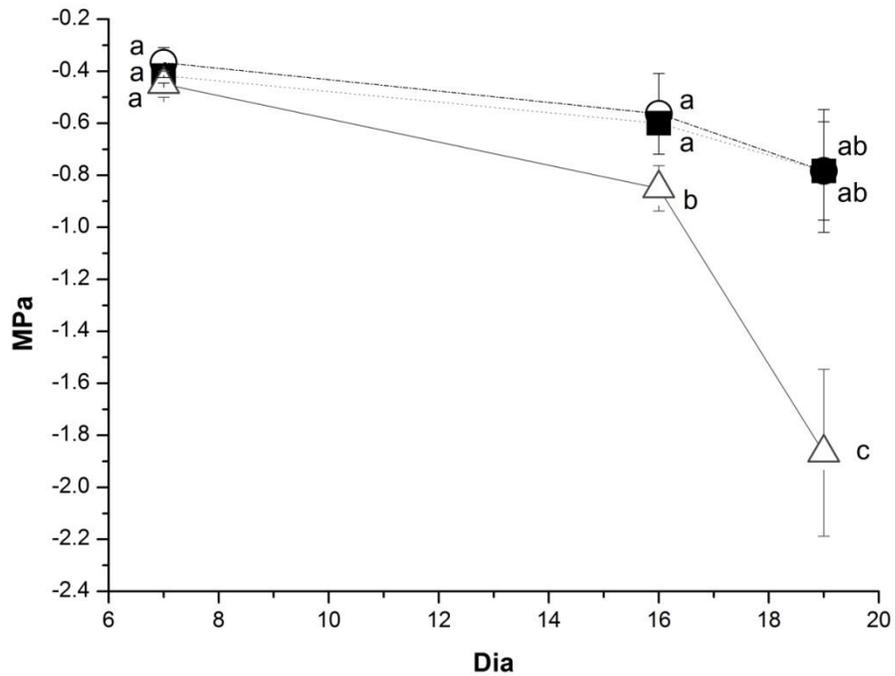


Figura 3 – Potencial hídrico foliar medido na madrugada (“predawn”) das espécies submetidas ao tratamento de seca súbita. Quadrado = *Astronium graveolens*, triângulo = *Esenbeckia leiocarpa* e círculo = *Aegiphila sellowiana*. Barras verticais indicam desvio padrão. Letras indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) pelo teste de Tukey.

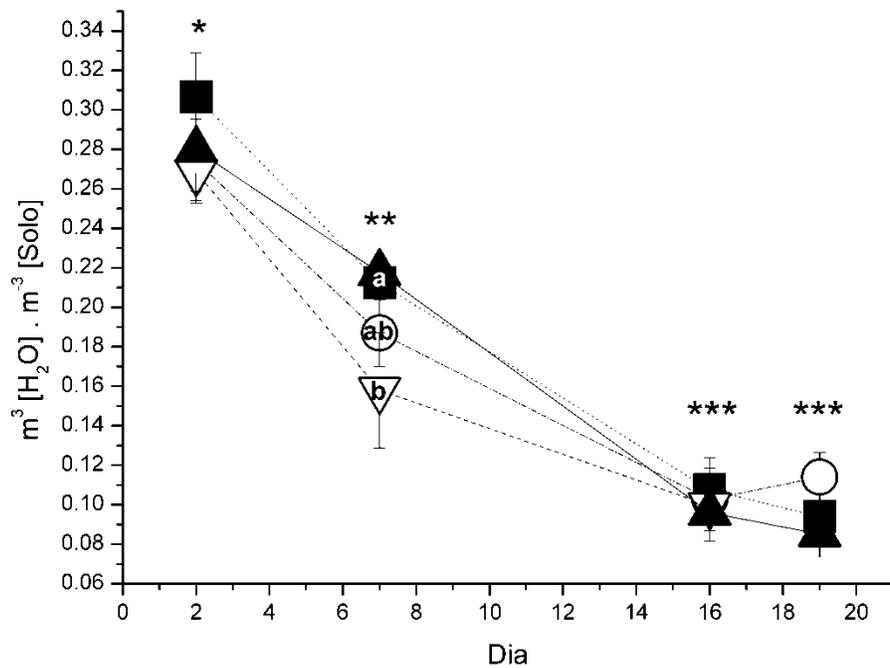


Figura 4 – Conteúdo volumétrico de água no substrato de cultivo das espécies submetidas ao tratamento de seca súbita. Quadrado = *Astronium graveolens*, triângulo preenchido = *Esenbeckia leiocarpa*, círculo = *Aegiphila sellowiana* e triângulo invertido = *Croton floribundus*. Barras verticais indicam desvio padrão. *, ** e *** indicam diferença significativa entre os dias do tratamento e letras indicam diferença significativa entre as espécies no 7º dia pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Discussão

Estratégias de resistência à seca – Considerando a ocorrência de um imprevisível episódio de seca, que pode ser suficiente para aumentar a mortalidade de plântulas de espécies sensíveis (Engelbrecht & Kursar 2003), pode não haver tempo suficiente para que ocorra crescimento de raízes, como parte de uma estratégia de evitação que possibilite maior acesso à água. Assim, respostas imediatas, como ajustes mais eficientes nas trocas gasosas, podem resultar em maior resistência das plantas num cenário como esse (Slot & Poorter 2007). As diferentes respostas de trocas gasosas entre as espécies podem ajudar a compreender o recrutamento diferencial, especialmente durante a ocorrência de períodos curtos de seca. Além disso, a compreensão desses mecanismos fisiológicos pode ajudar a esclarecer as razões de demandas conflitantes entre a resistência à seca e a capacidade de aproveitamento de luz que encontramos nas análises de desempenho das espécies.

No tratamento controle, *E. leiocarpa* e *A. graveolens* apresentaram características gerais de espécies resistentes à seca, como menores taxas de fotossíntese e transpiração e menor condutância estomática (Lambers *et al.* 2008), quando comparadas a *A. selowiana* e *C. floribundus*. No entanto, *A. graveolens* mostrou uma eficiência do uso da água semelhante à de *C. floribundus* e menor que as de *A. selowiana* e *E. leiocarpa*. Esses resultados demonstram que classificações generalistas e baseadas apenas em alguns aspectos podem não explicar a diversidade de respostas encontradas em espécies tropicais. A grande abundância dessas espécies na mata Ribeirão Cachoeira indica que as diferenças de resistência à seca entre espécies diferentes da Floresta Estacional Semidecídua não são tão evidentes como as observadas entre espécies de ambientes contrastantes. Assim, as diferenças de resistência à seca que encontramos podem se encaixar em uma escala de tolerância mais fina, formando um contínuo de respostas entre espécies diferentes. Por exemplo, no extremo mais resistente à

seca estaria *E. leiocarpa*, com as menores taxas de fotossíntese e transpiração, menor condutância estomática e a maior eficiência do uso da água. No extremo menos resistente à seca estaria *C. floribundus*, com as maiores taxas de fotossíntese e transpiração, maior condutância estomática e menor eficiência do uso da água. As taxas fotossintéticas e transpiratórias e a condutância estomática das plantas sob seca apresentaram maiores diferenças significativas em relação ao controle em *C. floribundus*, seguidas por *A. graveolens* e *E. leiocarpa*. É possível que as diferenças significativas relativamente pequenas observadas em *E. leiocarpa* possam ser explicadas pelo fato de as taxas apresentadas por essa espécie no tratamento controle já serem muito baixas, próximas de zero, havendo inclusive redução não significativa no tratamento de seca para a taxa de transpiração.

As reduções na transpiração e condutância estomática em resposta à seca são estratégias de evitação (Lambers *et al.* 2008) que podem conferir vantagem, dependendo da intensidade e duração da seca. Diferindo das demais espécies estudadas, plântulas de *A. sellowiana* mantiveram taxas semelhantes em ambos os tratamentos, o que pode, em parte, se configurar em estratégia de tolerância (Lambers *et al.* 2008). No entanto, apresentar ou não modificação nessas taxas parece não ter sido a característica que permitiu retardar a dessecação ou aumentar a sobrevivência, já que *C. floribundus* e *A. sellowiana*, mesmo com estratégias diferentes, apresentaram desempenhos similares.

Ainda que as espécies possam ser distinguidas por características diferentes nas trocas gasosas em condição não estressante (controle), é relevante conhecermos se esses padrões nas trocas gasosas podem ou não resultar num desempenho superior em condição de seca. As plantas irrigadas apresentaram três padrões diferentes de fotossíntese, mas as plântulas sob seca apresentaram apenas dois padrões distintos: de um lado, *E. leiocarpa* e *A. graveolens* apresentaram as menores taxas de fotossíntese; de outro lado, *A. sellowiana* e *C. floribundus*

apresentaram taxas maiores. Esses dois padrões indicam que uma possível vantagem conferida pelas maiores taxas fotossintéticas de *C. floribundus* em relação à *A. sellowiana* sob disponibilidade hídrica deixaria de existir em situação de seca, podendo levar à igualdade entre as duas espécies na competição por luz, já que, sob seca, a eficiência do uso de água foi menor em *C. floribundus*. No entanto, o padrão de resposta fisiológica pode ser diferente, dependendo da severidade da seca (Valladares & Sánchez-Gómez 2006, Slot & Poorter 2007), podendo alterar o desempenho relativo das espécies. Modelos poderão ser concebidos a partir do conhecimento de padrões de respostas fisiológicas avaliando a contribuição dos diferentes fatores ambientais sob estresse, já que as respostas podem não ser as mesmas de uma condição não estressante.

Além das características fisiológicas mencionadas acima, as espécies mais resistentes à seca (*A. graveolens* e *E. leiocarpa*) parecem investir numa forma de resistência no estágio de seca próximo da morte, mantendo vivos os tecidos fundamentais do caule e possibilitando a sua rebrota quando houver disponibilidade de água. Vieira (2008) encontrou grande dificuldade na identificação de plântulas no campo durante a estação seca devido à pequena quantidade de folhas que elas apresentavam. Essa observação pode indicar que manter o caule vivo com pouca ou nenhuma folha fazia parte da estratégia de resistência à seca de muitas espécies nesse estágio na Floresta Estacional Semidecídua. Como não temos dados para afirmar que a perda de folhas nas plantas avaliadas por Vieira (2008) tenha ocorrido devido ao déficit hídrico, sugerimos a necessidade de mais estudos para testar essa hipótese. Em uma floresta estacional no Panamá, Kursar *et al.* (2009) encontraram taxas médias de rebrota de 77% em 24 espécies, após a murcha severa (estádio 3 de seca), das quais oito espécies apresentaram 100% de rebrota, ou seja, estas últimas não apresentaram taxa de mortalidade. No entanto, quando as plantas passaram para o estágio próximo da morte (estádio 4), Kursar *et*

al. (2009) encontraram taxas de mortalidade também para essas espécies. Tyree *et al.* (2003), também estudando espécies da floresta estacional no Panamá, verificaram rebrota em 100% dos indivíduos em estágio 4 em apenas uma dentre cinco espécies estudadas. *Esenbeckia leiocarpa* e *A. graveolens* apresentaram maior resistência à seca que as espécies estudadas por Tyree *et al.* (2003) e Kursar *et al.* (2009), já que não apresentaram taxa de mortalidade no estágio 4. Por quanto tempo o caule das espécies que estudamos é capaz de se manter vivo e rebrotar? Futuros estudos poderão ajudar a identificar se essa forma de resistência é duradoura e se a planta resistiria ou não à duração da estação seca.

Abundância e resistência à seca - A maior abundância de *E. leiocarpa* e *A. graveolens* no fragmento Ribeirão Cachoeira coincide também com sua maior resistência à seca. Em trabalhos recentes tem sido demonstrada claramente a relação negativa das espécies sensíveis à seca e sua ocorrência em locais mais secos em escalas regional (Engelbrecht *et al.* 2007) e local (Engelbrecht & Kursar 2003, Engelbrecht *et al.* 2005, Engelbrecht *et al.* 2007, Comita & Engelbrecht 2009, Kursar *et al.* 2009). Esses autores demonstraram que o recrutamento das espécies resistentes à seca não é alterado pelo efeito da seca. Propomos que a manutenção das taxas de recrutamento de espécies resistentes à seca seja pelo menos parcialmente decorrente de sua capacidade de rebrotar logo que se reiniciam as chuvas na estação chuvosa. Aqueles autores também observaram que espécies sensíveis à seca tinham sua taxa de recrutamento diminuída, principalmente em anos (ou estações) mais secos. Este pode ser o caso de *A. sellowiana* e *C. floribundus*, que dessecação mais rapidamente e rebrotaram menos. A relação entre abundância e resistência à seca que encontramos sugere que a seca seja um agente seletivo importante na Floresta Estacional Semidecídua. Seriam as demais espécies

abundantes no fragmento também mais resistentes à seca, quando comparadas com as menos abundantes? Outros estudos comparativos podem ajudar a responder essa pergunta.

Estádio sucessional, posição na vertente e tolerância à seca - A sobrevivência à estação seca pode depender da localização da plântula em clareiras ou em sítios com maior disponibilidade de água e estar relacionada ao estágio sucessional da ecounidade em que a plântula ocorre. Conforme Poorter & Hayashida-Oliver (2000) espécies pioneiras geralmente têm bom desempenho fotossintético e rápido crescimento, portanto, podem beneficiar-se da maior disponibilidade de luz nas clareiras. Ainda que nas clareiras os conteúdos de água no solo até a profundidade de 20 cm possam ser semelhantes (Veenendaal *et al.* 1996, Poorter & Hayashida-Oliver 2000) ou maiores que os do sub-bosque (Becker *et al.* 1988, Veenendaal *et al.* 1996, Ostertag 1998), a maior exposição ao sol pode reduzir rapidamente o potencial hídrico na superfície do solo (Engelbrecht *et al.* 2006) e afetar a germinação de sementes de espécies sensíveis. Portanto, se a clareira é formada em período seco, espécies não pioneiras podem ter vantagem (Engelbrecht *et al.* 2006).

Aegiphila sellowiana e *C. floribundus* ocorrem preferencialmente em clareiras em fase de preenchimento (Cielo-Filho *et al.* 2007). Essas espécies pioneiras têm a vantagem de maior eficiência fotossintética, mas a desvantagem de maior sensibilidade à seca. As espécies investiriam em estratégias ou para resistir à seca ou para o aproveitamento de luz, caracterizando uma demanda conflitante para o aproveitamento de luz ou água (Smith & Huston 1989). Nas florestas úmidas, a luz seria o maior fator limitante para a abundância de espécies, como demonstraram Russo *et al.* (2010), que encontraram maior resposta das espécies à disponibilidade diferencial de luz do que às variações nas condições edáficas e hídricas. Já em florestas secas o fator mais limitante seria a água (Poorter & Markesteijn

2008). Contudo, Engelbrecht *et al.* (2007) não encontraram correlação entre demanda por luz e sensibilidade à seca em escala local e regional em florestas tropicais. Sack (2004) também não confirmou essa demanda conflitante para plântulas de floresta temperada. Dessa forma, a identificação dessa demanda conflitante pode não ser clara, já que outras variáveis temporais e espaciais também interferem na seleção das espécies. Assim, embora *A. sellowiana* e *C. floribundus* tenham apresentado resultados semelhantes de sensibilidade à seca e melhor aproveitamento de luz, confirmando uma demanda conflitante, futuras investigações poderão confirmar se sua dinâmica de estabelecimento, especialmente considerando a disponibilidade hídrica em clareiras na Floresta Estacional Semidecídua, confere ou não vantagem competitiva a essas espécies.

O modelo de demanda conflitante também pode explicar os resultados que encontramos para *E. leiocarpa*, que, ao contrário de *A. sellowiana* e *C. floribundus*, apresentou maior resistência à seca. De fato, Furtado (2005) verificou alta mortalidade de plântulas de *E. leiocarpa* com a diminuição da luz devido ao fechamento do dossel, o que caracteriza intolerância à sombra pelo menos no estágio de plântula. Assim, segundo esse modelo, *E. leiocarpa* teria, evolutivamente, investido em estratégias de resistência à seca em detrimento da capacidade de aproveitar a luz. Como consequência, quando as plântulas estão sombreadas, o balanço de carbono pode se tornar negativo, aumentando a mortalidade. Devido à variação da disponibilidade de água no solo, a posição no relevo tem sido considerada como um fator determinante da distribuição das espécies (Becker *et al.* 1988, Daws *et al.* 2002, Gibbons & Newbery 2003, Cielo Filho *et al.* 2007, Comita & Engelbrecht 2009). No fragmento Ribeirão Cachoeira, *E. leiocarpa* ocorre nas partes mais elevadas da vertente, com indivíduos adultos da espécie participando da formação de um dossel relativamente alto (Cielo-Filho *et al.* 2007). Segundo os autores, a disponibilidade hídrica seria maior na parte mais baixa da vertente, onde

há um riacho, diminuindo em direção ao topo da vertente, onde os solos são cada vez mais rasos. Dessa forma, *E. leiocarpa* ocuparia preferencialmente os sítios mais secos, uma vez que sua abundância é maior na parte mais elevada da vertente (Cielo-Filho *et al.* 2007). Comita & Engelbrecht (2009) verificaram diminuição das taxas de crescimento das espécies sensíveis durante a estação seca, dependendo da posição que ocupavam na vertente. Assim, a ocorrência de *E. leiocarpa* em sítios mais secos e mais sombreados na porção superior da vertente poderia ser explicada pelos resultados que encontramos, que mostraram que essa espécie tinha a maior resistência à seca, mas o pior aproveitamento de luz.

Estacionalidade e tolerância à seca – Ainda que a dispersão de sementes ocorra em período propício para a germinação, é possível que plântulas e jovens de espécies arbóreas da Floresta Estacional Semidecídua enfrentem episódios de seca durante a estação chuvosa (Assis & Vila Nova 1994). Um período de 10 dias secos – duração frequente de veranicos durante a estação chuvosa na área de ocorrência da Floresta Estacional Semidecídua – foi suficiente para alterar as taxas de sobrevivência das espécies mais sensíveis no estudo de Engelbrecht *et al.* (2006). Estudando o estrato herbáceo do mesmo fragmento do Ribeirão Cachoeira, Vieira (2008) verificou uma redução significativa da cobertura das plantas na estação seca e maior concentração da abundância das espécies, indicando uma mortalidade diferencial. No estudo de Vieira (2008), as quatro espécies que estudamos mantiveram valores semelhantes em ambas as estações. Com base nas observações de Vieira (2008) e no fato de todas as quatro espécies terem apresentado alguma porcentagem de rebrota após a seca, podemos concluir que todas elas são resistentes à seca, mas diferem entre si quanto aos graus de resistência.

Uso da água do substrato e potencial hídrico foliar – Croton floribundus e A. sellowiana foram as espécies que usaram mais a água no substrato. A partir do 16^o dia, o conteúdo de água no substrato foi semelhante para todas as espécies, indicando valores mínimos de água retida no substrato, possivelmente não disponível para o uso das plantas estudadas. O potencial hídrico foliar em “predawn” de algumas espécies pode indicar o potencial hídrico do solo, devido ao estabelecimento de um equilíbrio entre a planta e o solo, já que geralmente os estômatos fecham-se à noite (Richter 1997). Este parece ser o caso de *A. graveolens* e *A. sellowiana*, que apresentaram os mesmos valores de potencial hídrico foliar em “predawn”, assim como para *C. floribundus* no 16^o dia, já que os conteúdos de água no substrato foram semelhantes entre si. Por outro lado é possível que *E. leiocarpa* não tenha estabelecido o equilíbrio entre a planta e o solo, mantendo valores bem negativos do potencial hídrico. Esse desequilíbrio em “predawn” pode ser resultante da transpiração noturna e acúmulo de solutos nos tecidos (Donovan *et al.* 2003). Apesar de não ter sido nosso objetivo identificar os fatores que influenciam esse desequilíbrio, o acúmulo de solutos e o padrão de transpiração precisam ser mais bem investigados, já que têm importantes conseqüências no uso da água pela planta. A transpiração noturna pode representar relevante porcentagem do total diário transpirado (Bucci *et al.* 2004). Ainda permanece desconhecido se o desequilíbrio em “predawn” está associado a alguma função que confira vantagem no desempenho das plantas. Contudo, pode resultar em diminuição da perda de água de raízes hidratadas para o solo seco (Donovan *et al.* 2003, Caird *et al.* 2007) e aumentar a absorção de nutrientes (Sellin 1999).

Diferenciação de nichos ou equivalência ecológica das espécies? – Nossos dados corroboram recentes estudos que demonstraram diferenciação de nichos das espécies em resposta às variações de disponibilidade hídrica (Poorter & Hayashida-Oliver 2000, Engelbrecht & Kursar

2003, Tyree *et al.* 2003, Engelbrecht *et al.* 2005, Engelbrecht *et al.* 2007, Slot & Poorter 2007, Poorter & Markesteijn 2008, Comita & Engelbrecht 2009, Kursar *et al.* 2009). Também fornecem possíveis explicações para a ocorrência das espécies nos diferentes sítios da Mata Ribeirão Cachoeira (Cielo-Filho *et al.* 2007). Nas espécies estudadas encontramos um gradiente de diferenciação de respostas à seca e um gradiente de aproveitamento de luz associados com a ocupação dos diferentes sítios, sugerindo uma seleção de nichos por essas espécies. Isso contraria a teoria da aleatoriedade na composição das espécies, corroborando os dados obtidos por Cielo-Filho *et al.* (2007) para as mesmas espécies estudadas no presente trabalho, pelo menos em relação à disponibilidade de água e luz.

Conclusão

As espécies estudadas apresentam diferentes níveis de resistência à seca, formando um contínuo de respostas. Espécies tardias (*E. leiocarpa* e *A. graveolens*) sobreviveram mais à seca que as pioneiras (*C. floribundus* e *A. sellowiana*). No entanto, não houve coincidência nos padrões de trocas gasosas entre as espécies pioneiras nem entre as tardias, indicando que sob seca a diminuição das trocas gasosas por si só não é suficiente para possibilitar sobrevivência ou retardo da morte. A maior sobrevivência à seca das espécies tardias coincidiu com sua maior abundância na Mata Ribeirão Cachoeira, o que indica que a disponibilidade hídrica é um dos fatores determinantes da estrutura da comunidade arbórea. Nossos dados também indicam que as espécies estudadas se conformam ao modelo de demandas conflitantes entre a resistência à seca e o aproveitamento de luz. A ocupação preferencial de determinados sítios no espaço da comunidade por certas espécies e também os diferentes desempenhos fisiológicos dessas espécies corroboram a teoria da diferenciação de nichos e reforçam a

variação da disponibilidade hídrica como um dos fatores importantes na organização da comunidade arbórea da Floresta Estacional Semidecídua.

Referências

- Assis, F. Neto & Villa Nova, N.A. (1994) Modelagem da ocorrência e da quantidade de chuva em Piracicaba. *Scientia Agricola*, **51**, 172-182.
- Baltzer, J.L., Davies, S.J., Bunyavejchewin, S. & Noor, N.S. (2008) The role of desiccation tolerance in determining tree species distributions along the Malay–Thai Peninsula. *Functional Ecology*, **22**, 221-231.
- Becker, P., Rabenold, P.E., Idol, J.R. & Smith, A.P. (1988) Water potential gradients for gaps and slopes in a panamanian tropical moist forest ' s dry season. *Journal of Tropical Ecology*, **4**, 173-184.
- Bongers, F., Poorter, L., Van Rompaey, R. & Parren, M. (1999) Distribution of twelve moist forest canopy tree species in Liberia and Cote d ' Ivoire: response curves to a climatic gradient. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 371-382.
- Bucci, S.J., Scholz, F.G., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Hinojosa, J.A., Hoffmann, W.A. & Franco, A.C. (2004) Processes preventing nocturnal equilibration between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species. *Tree Physiology*, **24**, 1119-1127.
- Caird, M.A., Richards, J.H. & Donovan, L.A. (2007) Nighttime stomatal conductance and transpiration in C3 and C4 plants. *Plant Physiology*, **143**, 4-10.
- Cielo-Filho, R., Gneri, M.A. & Martins, F.R. (2007) Position on slope, disturbance, and tree species coexistence in a Seasonal Semideciduous Forest in SE Brazil. *Plant Ecology*, **190**, 189-203.

- Comita, L.S. & Engelbrecht, B.M. (2009) Seasonal and spatial variation in water availability drive habitat associations in a tropical forest. *Ecology*, **90**, 2755-2765.
- Condit, R., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. (1995) Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs*, **65**, 419-439.
- Daws, M.I., Mullins, C.E., Burslem, D.F., Paton, S.R. & Dalling, W. (2002) Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panamá. *Plant and Soil*, **238**, 79-90.
- Donovan, L.a., Richards, J.H. & Linton, M.J. (2003) Magnitude and mechanisms of disequilibrium between predawn plant and soil water potentials. *Ecology*, **84**, 463-470.
- Embrapa (1997). Centro de Pesquisas de Solos. Manual de métodos de análise de solos. 2 ed. Rio de Janeiro..
- Engelbrecht, B.M. & Kursar, T.A. (2003) Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia*, **136**, 383-393.
- Engelbrecht, B.M., Kursar, T.A. & Tyree, M.T. (2005) Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees*, **19**, 312-321.
- Engelbrecht, B.M., Dalling, J.W., Pearson, T.R., Wolf, R.L., Gálvez, D.A., Koehler, T., Tyree, M.T. & Kursar, T.A. (2006) Short dry spells in the wet season increase mortality of tropical pioneer seedlings. *Oecologia*, **148**, 258-269.
- Engelbrecht, B.M., Comita, L.S., Condit, R., Kursar, T.A., Tyree, M.T., Turner, B.L. & Hubbell, S.P. (2007) Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, **447**, 80-82.

- Furtado, A.G. (2005). Estrutura de Uma População de *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (Rutaceae) numa Floresta Estacional Semidecídua no Sudeste do Brasil. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas-SP.
- Gandolfi, S., Joly, C.A. & Leitão Filho, H.D. (2009) "Gaps of deciduousness": cyclical gaps in tropical forests. *Scientia Agricola*, **66**, 280-284.
- Gibbons, A.J., Newbery, D.M. & Ecology, S.P. (2003) Drought avoidance and the effect of local topography on trees in the understorey of bornean lowland rain forest. *Plant Ecology*, **164**, 1-18.
- Grime, J.P. (2001) *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties*, 2nd edn. John Wiley & Sons Ltd, Chichester.
- Grombone-Guaratini, M.T. & Rodrigues, R.R. (2002) Seed bank and seed rain in a seasonal semi-deciduous forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, **18**, 759-774.
- Hubbell, S.P. (2001) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Kursar, T.A., Engelbrecht, B.M., Burke, A., Tyree, M.T., El Omari, B. & Giraldo, J.P. (2009) Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. *Functional Ecology*, **23**, 93-102.
- Lambers, H., Chapin, F.S. & Pons, T.L. (2008) Plant physiological ecology. Springer Science, New York.
- Mello, M.H.A., Pedro Junior, M.J, Ortolani, A.A, & Alfonsi, R.R. (1994) Chuva e temperatura: cem anos de observações em Campinas. Boletim Técnico 154. Instituto Agrônômico de Campinas, Campinas SP.

- Oldeman, R.A.A. (1990) *Forests: elements of sylvology*. Springer-Verlag, Berlin.
- Ostertag, R. (1998) Belowground effects of canopy gaps in a tropical wet forest. *Ecology*, **79**, 1294-1304.
- Poorter, L. & Hayashida-Oliver, Y. (2000) Effects of seasonal drought on gap and understory seedlings in a Bolivian moist forest. *Journal of Tropical Ecology*, **16**, 481-498.
- Poorter, L. & Markesteijn, L. (2008) Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica*, **40**, 321-331.
- Richter, H. (1997) Water relations of plants in the field: some comments on the measurement of selected parameters. *Journal of Experimental Botany*, **48**, 1-7.
- Russo, S.E., Cannon, W.L., Elowsky, C., Tan, S. & Davies, S.J. (2010) Variation in leaf stomatal traits of 28 tree species in relation to gas exchange along an edaphic gradient in a Bornean rain forest. *American Journal of Botany*, **97**, 1109-1120.
- Sack, L. (2004) Responses of temperate woody seedlings to shade and drought: do trade-offs limit potential niche differentiation? *Oikos*, **107**, 110-127.
- Santin, D.A. 1999. A vegetação remanescente do município de Campinas SP: mapeamento, caracterização fisionômica e florística, visando à conservação. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas SP.
- Sellin, A. (1999) Does pre-dawn water potential reflects conditions of equilibrium in plant and soil water status? *Acta Oecologica*, **20**, 51-59.
- Slot, M. & Poorter, L. (2007) Diversity of tropical tree seedling responses to drought. *Biotropica*, **39**, 683-690.

- Smith, T. & Huston, M. (1989) A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio*, **83**, 49-69.
- Tyree, M.T., Engelbrecht, B.M., Vargas, G. & Kursar, T.A. (2003) Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama . Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiology*, **132**, 1439-1447.
- Valladares, F. & Sánchez-Gómez, D. (2006) Ecophysiological traits associated with drought in Mediterranean tree seedlings: individual responses versus interspecific trends in eleven species. *Plant Biology*, **8**, 688-697.
- Veenendaal, A.E., Swaine, M.D., Agyeman, V.K., Blay, D. & Abebrese, I.K. (1996) Differences in Plant and Soil Water Relations in and Around a Forest Gap in West Africa during the Dry Season may Influence Seedling Establishment and Survival. *The Journal of Ecology*, **84**, 83-90.
- Veenendaal, E.M. & Swaine, M.D. (1998) Limits to tree species distribution in lowland tropical rainforests. *Dynamics of tropical forest communities* (eds Newbery D.M., Prins H.H.T., Brown N.), pp 163-191. Thirty-seventh Symposium of the British Ecological Society. Blackwell, Oxford.
- Veloso, H.P. (1992). Sistema fitogeográfico. *Manual técnico da vegetação brasileira*, pp. 11-38. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro..
- Vieira, L.T. (2008). Padrões geográficos e estrutura de comunidade do estrato herbáceo da mata atlântica meridional. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas SP.
- Whitmore, T.C. (1989). Canopy gaps and two major groups of forest trees. *Ecology*, **70**, 536-538.

Wright, S.J. (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, **130**, 1-14.

Considerações gerais finais

Dentre as características de resistência à seca, a maior importância de estratégias de tolerância à seca, no estágio de plântula, por seus aspectos fisiológicos e morfológicos para tolerar baixos potenciais hídricos, pode revelar que esse investimento ecofisiológico é mais viável dentro da economia da planta. Assim, apontamos o estudo dessas características que conferem tolerância à seca como caminho para futuras pesquisas. Também para as espécies da mata Ribeirão Cachoeira, que apresentaram indícios de “trade-off” entre resistência à seca e aproveitamento de luz, sugerimos analisar conjuntamente a resposta das plântulas à luz e à seca.

Nas complexas relações ecológicas das florestas tropicais, a disponibilidade de água é um dos principais fatores na determinação da distribuição e abundância de espécies, tanto pelo efeito direto sobre o desenvolvimento vegetal, quanto pelo efeito indireto sobre outros recursos, como, por exemplo, aumentando a deciduidade do dossel e conseqüentemente alterando o padrão de luz no sub-bosque. Dessa forma, os estudos sobre respostas das plantas à seca são fundamentais para compreendermos a ecologia dessas florestas. Esse conhecimento nos possibilitará, entre outras coisas, compreendermos quais os efeitos das mudanças climáticas sobre as já devastadas e fragmentadas florestas, permitindo ações de preservação dessa rica biodiversidade.