



Aspectos ecológicos, funcionais e anatômicos de três espécies lenhosas de cerrado

Laryssa Barbosa de Souza Reis¹, Sabrina do Couto de Miranda², Waira Saravia Machida³, Letícia de Almeida Gonçalves⁴, Plauto Simão de Carvalho⁵

¹ Graduanda em Agronomia, Universidade Estadual de Goiás, Palmeiras de Goiás, e-mail: laarybsr@gmail.com

² Doutora em Ecologia, Docente na Universidade Estadual de Goiás, Palmeiras de Goiás, e-mail: sabrina.couto@ueg.br

³ Doutoranda no Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da Universidade Federal do Goiás, Goiânia-GO, e-mail: w.smbio@gmail.com

⁴ Doutora em Fisiologia Vegetal, Docente na Universidade Federal de Goiás, Goiânia-GO, e-mail: leticiaicbufg@ufg.br

⁵ Doutor em Ecologia, Docente na Universidade Estadual de Goiás, Palmeiras de Goiás, e-mail: plauto.carvalho@ueg.br

Artigo recebido em 09/10/2022 e aceito em 09/03/2023

RESUMO

O cerrado é uma fitofisionomia do Cerrado estruturalmente semelhante a uma floresta, mas que apresenta espécies com características escleromórficas típicas das formações savânicas. Além de ser um ambiente interessante para se investigar espécies com elevada variabilidade intraespecífica, o cerrado ainda se destaca de outras fitofisionomias do bioma Cerrado em termos de sequestro de carbono aéreo. Objetivamos descrever e comparar aspectos ecológicos, funcionais e anatômicos de três espécies de cerrado, bem como, relacionar tais aspectos com a alocação de carbono na porção aérea da biomassa. Para isso selecionou-se espécies que se destacaram em termos de biomassa aérea lenhosa em uma área de cerrado em Palmeiras de Goiás, a saber: *Sclerolobium paniculatum* Vogel, *Tapirira guianensis* Aubl. e *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. Para cada espécie foram amostrados 10 indivíduos e destes coletados atributos funcionais referentes ao caule, folha e anatomia foliar. As características das três espécies analisadas neste estudo indicaram duas linhas de estratégias ecológicas: estratégias escleromórficas e florestais. As duas primeiras espécies mencionadas apresentaram atributos que podem favorecer a fixação de carbono na biomassa aérea, como valores mais altos de densidade média da madeira e diâmetro da base. *Xylopia aromatica* apresentou indivíduos com aspectos tipicamente escleromórficos, apresentando adaptações a sazonalidade, intensidade luminosa e proteção ao fogo.

Palavras-chave: Cerrado, Biomassa aérea, Atributos funcionais

Ecological, functional and anatomical aspects of three woody species of cerrado

ABSTRACT

The cerrado is a vegetation type of the Cerrado biome that is structurally similar to a forest, but with species with scleromorphic characteristics typical of savannah formations. In addition to being an interesting environment to investigate species with high intraspecific variability, the cerrado also stands out from other physiognomic forms of the Cerrado biome in terms of aerial carbon sequestration. We aimed to describe and compare ecological, functional and anatomical aspects of three cerrado species, as well as to relate these aspects with carbon allocation in the aerial portion of the biomass. For this, we selected species that stood out in the aerial woody biomass in an area of cerrado in Palmeiras de Goiás, namely: *Sclerolobium paniculatum* Vogel, *Tapirira guianensis* Aubl. and *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. For each species, 10 individuals were sampled and functional traits of the stem, leaf and leaf anatomy were collected. The characteristics of the three species analysed in this study indicated two lines of ecological strategies: scleromorphic and forest strategies. The first two mentioned species has traits that may facilitate carbon fixation in the aerial biomass, such as higher values of average wood density and diameter of the trunk base. *Xylopia aromatica*, presented individuals with typically scleromorphic aspects, showing adaptations to seasonality, light intensity and fire protection.

Key words: Cerrado, Aerial biomass, Functional traits

Introdução

Dentre as fitofisionomias florestais do Cerrado, o cerrado estruturalmente se assemelha a uma floresta, mas floristicamente compartilha espécies lenhosas com o cerrado sentido restrito, i.e., espécies com características escleromórficas

(Ribeiro e Walter, 2008). Tais espécies podem ser consideradas generalistas por serem capazes de se estabelecer e persistir em distintos ambientes devido à sua variabilidade intraespecífica (Hoffmann et al., 2009; 2012). Porém, para entender a ecologia e as respostas das espécies ao

ambiente, é necessário que estejam disponíveis as informações básicas sobre as mesmas.

A falta de conhecimento sobre a taxonomia, composição de atributos funcionais (e.g., anatômicos, fisiológicos e morfológicos), genética e distribuição espacial é global, porém se acentua nas regiões tropicais (Cornwell et al., 2019). Diante desse problema, diversas bases de dados foram produzidas como, por exemplo, o *Plant Trait Database* (TRY) para atributos funcionais de plantas (Fraser, 2020), o *PlantGDB* com dados de genômica (Duvick et al., 2007), entre outros. No entanto, as espécies generalistas do Cerrado são pouco investigadas (Maracahipes et al., 2018), pois diversos estudos focam em espécies que são restritas a ambientes florestais ou savânicos (e.g., Hoffmann et al., 2005; Rossatto et al., 2009; Poorter et al., 2015; Bragion et al., 2019; Scalon et al., 2019). Assim, a descrição destas espécies em termos de atributos morfológicos e anatômicos é importante, pois tais informações nos permitem entender as estratégias ecológicas das espécies (Shen et al., 2019; Silva et al., 2021).

As espécies nativas do Cerrado apresentam grande diversidade de estratégias anatômicas que indicam adaptações à forte sazonalidade do regime de chuvas, alta intensidade luminosa e baixo teor nutricional dos solos (Bieras e Sajo, 2009). Uma das maneiras de prever o potencial de aclimatação das folhas é por seus aspectos em nível anatômico (Lambers et al., 2008; Evert, 2006; Smith e Keenan, 2020). A estrutura e organização da lâmina foliar afeta diversos processos, tais como o fluxo de água e gás carbônico através da folha (Lambers et al., 2008; Ferreira et al., 2015). O conhecimento da anatomia vegetal, além da importância taxonômica e filogenética, é essencial para o melhor entendimento da adaptação das plantas aos ambientes (Ferreira et al., 2015).

Dentre as espécies tipicamente encontradas em cerradão, este estudo focou em três árvores que se destacaram em termos florísticos, fitossociológicos e de estoque de biomassa no estrato aéreo da vegetação de cerradão em Goiás. Estas espécies são: *Sclerolobium paniculatum* Vogel (sinonímia *Tachigali vulgaris* L.F. Gomes da Silva & H.C. Lima) (Fabaceae); *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae) e *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. (Annonaceae).

Sclerolobium paniculatum, popularmente conhecido como carvoeiro, é uma espécie amplamente distribuída em florestas e savanas da transição Cerrado-Amazônia (Ratter et al., 2003). Em áreas de cerradão é normalmente associado a solos distróficos, de baixa fertilidade e bem

drenados (Ratter et al., 2003; Ribeiro e Walter, 2008). De acordo com Ferreira et al. (2017), *Tachigali subvelutina* (basiônimo: *Sclerolobium paniculatum* var. *subvelutinum* Benth.) é uma das 15 espécies indicadoras da fitofisionomia de cerradão.

Tapirira guianensis, conhecida popularmente como pau-pombo, ocorre em quase todas as formações florestais do Brasil, difundida principalmente em Cerrado e sítios disjuntos de savanas na Amazônia (Ratter et al., 2003; Souza e Lorenzi, 2005). *Xylopia aromatica*, conhecida como pimenta-de-macaco, é uma espécie nativa do Brasil e amplamente distribuída nas fitofisionomias do Cerrado onde figurou dentre as 38 espécies encontradas em 50% ou mais das áreas de cerrado *lato sensu* analisadas por Ratter et al. (2003). Segundo Ferreira et al. (2017), *X. aromatica* é uma espécie indicadora da fitofisionomia de cerradão.

O cerradão ainda se destaca de outras fitofisionomias do bioma Cerrado em termos de sequestro de carbono aéreo (Lopes e Miola, 2010; Teodoro, 2014). Há consenso mundial sobre o papel relevante das formações florestais no ciclo global de carbono (IPCC, 2006) e muito tem se estudado a relação da biomassa área da vegetação com atributos estruturais, funcionais ou taxonômicos em ambientes tropicais (e.g., Morandi et al., 2020; Villa et al., 2020; Zimbres et al., 2020). Considerações acerca da biodiversidade e atributos da vegetação podem expandir o potencial de projetos que se baseiam no sequestro de carbono na mitigação das mudanças climáticas (Díaz et al., 2009; Poorter et al., 2015).

Neste contexto, este trabalho tem por objetivo descrever e comparar aspectos ecológicos, funcionais e anatômicos de três espécies de cerradão, *S. paniculatum*, *T. guianensis* e *X. aromatica*, bem como, relacionar tais aspectos com a alocação de carbono na porção aérea da biomassa. A descrição ecológica foi realizada por meio da avaliação da estrutura populacional das três espécies lenhosas. Apesar das diferenças estruturais, as três espécies são generalistas e possíveis competidoras. Assim, as diferenças nos atributos funcionais permitem a diferenciação das espécies (Hipótese 1). Por ser uma espécie de ampla distribuição, a *T. guianensis* possui atributos funcionais que permitem sua persistência em diferentes ambientes, se assemelhando às outras duas espécies lenhosas (Hipótese 2). Por fim, a descrição da anatomia foi realizada por meio das características das folhas/folíolos das espécies. Diante as mudanças ambientais globais que estão

afetando negativamente a biodiversidade, a descrição funcional e anatômica das espécies tropicais é fundamental para realizar previsões sobre as respostas das comunidades às novas condições ambientais (Schleunig et al., 2020). A descrição funcional das espécies permite futuras comparações das diferentes estratégias ecológicas e as possíveis relações com o funcionamento do ecossistema (Rosenfield e Muller, 2020).

Material e métodos

Área de estudo e seleção de espécies

O estudo foi conduzido em um remanescente de cerradão localizado na Fazenda Buritis, município de Palmeiras de Goiás (16°51'23.89"S e 49°59'29.95"O). A área possui aproximadamente 52 hectares e altitude média de 571 m. De acordo com a classificação de Köppen-Geiger (1928), o clima da região é do tipo Aw (tropical úmido, com estação chuvosa no verão e seca no inverno). Os solos são classificados como Latossolo vermelho-escuro e Latossolo vermelho-amarelo.

A vegetação lenhosa tem sido estudada desde 2017 através do método de parcelas permanentes que foram aleatoriamente distribuídas (Felfili et al., 2005). Foram alocadas 10 parcelas de 20 x 50 m (1.000 m² cada), na qual todos os indivíduos lenhosos com diâmetro da base, maior ou igual, a 5 cm tiveram seus diâmetros da base (DB), diâmetro à altura do peito (DAP) e altura total mensurados. As famílias botânicas foram classificadas conforme o sistema do *Angiosperm Phylogeny Group IV* (Chase et al., 2016).

Após a caracterização da comunidade, as espécies estudadas foram selecionadas mediante a contribuição em biomassa aérea na comunidade. A biomassa aérea da vegetação lenhosa (BAVL) foi estimada por meio da equação proposta por Scolforo et al. (2008): $\text{Ln}(\text{Peso Seco}) = -11,3710317049 + 2,433521972 * \text{Ln}(\text{DAP}) + 0,8433902218 * \text{Ln}(\text{H})$, onde: Peso Seco (Mg); DAP= diâmetro à altura do peito (cm); H=altura (m). Considerou-se que 47% da biomassa é composta por carbono, de acordo com as diretrizes do Painel Intergovernamental para Mudanças Climáticas (IPCC, 2006). A BAVL da área de cerradão foi estimada em 43,55 Mg/ha com estoque de carbono estimado em 20,47 Mg/ha. A partir das análises dos dados de biomassa foram elencadas 11 espécies que se destacaram em termos de estoque de carbono aéreo. Dentre estas espécies, selecionou-se para este estudo: *S. paniculatum* Vogel (sinonímia *Tachigali vulgaris* L.F. Gomes

da Silva & H.C. Lima) (Fabaceae); *T. guianensis* Aubl. (Anacardiaceae) e *X. aromatica* (Lam.) Mart. (Annonaceae), que abrigaram, respectivamente: 10,1% (4,39 Mg/ha); 10,1% (4,38 Mg/ha); e 5,4% (2,33 Mg/ha) da BAVL total.

Atributos funcionais e anatômicos

As três espécies selecionadas foram descritas em termos funcionais morfológicos e anatômicos. Os atributos morfológicos mensurados foram obtidos das folhas e de características do caule das espécies, enquanto as características anatômicas foram obtidas apenas para as folhas.

Para cada uma das três espécies foram selecionados 10 indivíduos aleatoriamente e foram coletados ramos expostos ao sol. Destes ramos, 10 folhas sadias completamente expandidas de cada indivíduo foram usadas para a mensuração da espessura foliar (EF), área foliar (AF), área foliar específica (AFE), densidade foliar (DF) e conteúdo relativo de água da folha (CRAf) (Cornelissen et al., 2003). Para espécies de folhas compostas, coletou-se um folíolo por folha e, para efeito de análise, os folíolos foram considerados folhas, por serem funcionalmente similares (Rijkers et al., 2000). As amostras tiveram a espessura medida nas porções médias da lâmina foliar com micrômetro eletrônico digital (resolução 0 – 25mm), foram digitalizadas utilizando o scanner de mesa e colocadas a secar em estufa de circulação de ar a 60°C por 48 horas. A área foliar foi calculada com o software ImageJ (Schneider et al., 2012).

Em relação às características anatômicas das folhas, foram obtidas as informações disponíveis a partir de cortes transversais e de impressões da epiderme. Para os cortes transversais, as folhas amostradas foram fixadas em FAA 70 por 48 horas e depois armazenadas em etanol 70% (Johansen, 1940). Para as análises histológicas, secções de cortes transversais foram feitas à mão livre, clarificadas em solução de hipoclorito de sódio 12% e coradas em dupla coloração (proporção 4:1) com soluções azul de alcian 4% e fucsina básica 1%. As secções foram montadas entre lâmina e lamínula, após serem desidratadas em série etílica e montadas em verniz sintético.

Para as análises da epiderme foliar, em vista frontal, as lâminas foram montadas a partir de preparações histológicas obtidas pela técnica da modelagem em esmalte incolor da face abaxial das folhas/folíolos. A densidade estomática (DE) foi determinada em quatro amostras de folhas frescas, totalmente expandidas, para cinco indivíduos de cada espécie, totalizando 20 amostras por espécie e

quatro campos de observações aleatórias. As observações foram feitas com microscópio óptico, com aumento de 400x (ocular 10x/18mm e objetiva planacromática 40x/0.65 160/0.17), determinou-se a área do campo de visão (0,159 mm²), através da descrição técnica do diâmetro do campo de visão (0,45 mm) da objetiva.

Para os atributos de caule, coletou-se de cada indivíduo um segmento com aproximadamente 10 cm de um ramo terminal com diâmetro regular. Foi retirada toda a casca do segmento e mediu-se seu volume, peso saturado máximo e peso seco após secagem em estufa a 60°C. Assim, foi mensurado o conteúdo relativo de água da madeira (CRAm) e densidade da madeira (DM) (Cornelissen et al. 2003; Cavalcanti et al., 2009).

Para as medidas de espessura da casca (EC), densidade da casca (DC) e conteúdo relativo de água da casca (CRAc) o súber foi removido de uma área de 4 cm x 4 cm, com auxílio de um formão e canivete em três pontos aleatórios do caule, sempre a uma altura de 30 cm do solo (Scalon et al., 2019). Para obter o conteúdo relativo de água da casca (CRAc) as amostras de casca, assim como as do fuste foram saturadas e, posteriormente, secas em estufa a 60°C, sendo este atributo calculado pela diferença entre o peso saturado e peso seco dividido pelo peso saturado (Cavalcanti et al., 2009).

Análises estatísticas

Para avaliar se é possível diferenciar as espécies por meio dos atributos funcionais (hipótese 1), cada atributo funcional foi comparado por meio de modelos lineares generalizados (GLM). A família gaussiana foi utilizada nos modelos, porém quando os pressupostos da análise não eram cumpridos, foi utilizado a família Gama com o logaritmo como a função de ligação. Todas as premissas dos modelos foram avaliadas utilizando Q-Q plots e gráficos de dispersão entre o ajuste do modelo e os resíduos. Foram realizados um modelo para cada atributo funcional e as diferenças entre as espécies foram avaliadas por meio de análise *post hoc* de Tukey. Além disso, a variação intraespecífica de cada atributo foi calculada por meio do coeficiente de variação (CV). Apesar de a comparação intraespecífica ser realizada quando se comparam duas ou mais fitofisionomias (Silva et al., 2019), a descrição da variação intraespecífica dentro do cerradão estudado permite entender o grau de variação de cada atributo.

Para avaliar se o conjunto de atributos funcionais auxiliam na diferenciação das espécies (hipótese 2), uma análise de componentes principais (PCA) utilizando a matriz de similaridade entre as espécies e seus atributos foi realizada. Esta análise descritiva mostra como as espécies estão ordenadas no espaço funcional. Todas as análises foram realizadas no programa R (R Core Team, 2022), utilizando os pacotes “multcomp” (Hothorn et al., 2008), “vegan” (Oksanen et al., 2022) e “FactoMineR” (Lê et al., 2008).

Resultados e discussão

Estrutura do cerradão e atributos funcionais morfológicos

Na área de estudo a densidade de *S. paniculatum* foi calculada em 52 ind./ha, e estes indivíduos lenhosos foram considerados no cômputo da BAVL. O DAP variou de 5,0 a 40,8 cm e a maioria dos indivíduos (83%) se concentrou nas classes de diâmetro abaixo de 20 cm. Estas classes abrigaram cerca de 29% da biomassa aérea calculada para a espécie. Por outro lado, os indivíduos com maiores DAP (≥ 20 cm) representaram 17% e contribuíram com 71% da biomassa aérea (Figura 1). A altura total variou de 5,6 a 15,0 m e 67% dos indivíduos ocuparam as classes de altura entre 6,0 e 9,9 m. Estas classes abrigaram cerca de 16% da biomassa aérea calculada para a espécie. Os indivíduos com altura ≥ 10 m somaram cerca de 29% da densidade amostrada e representaram 83% da biomassa aérea (Figura 2).

Para *T. guianensis* o cômputo da biomassa aérea considerou 138 indivíduos lenhosos amostrados em 1ha, estes apresentaram diâmetro variando entre 5,0 e 41,5 cm, com a maior parte dos indivíduos (94%) com DAP < 20 cm (Figura 1). Estes abrigaram 51% da biomassa aérea calculada para a espécie. Por outro lado, os indivíduos com maiores valores de DAP (classes ≥ 20 cm) representaram cerca de 6% do total e abrigaram 49% da biomassa aérea. A altura total variou de 2,3 a 11,0 m. Do total, cerca de 83% dos indivíduos apresentaram altura entre 5,0 e 8,9 m e abrigaram cerca de 66% da biomassa aérea calculada para a espécie (Figura 2). Os indivíduos com altura ≥ 10 m representaram 5% da densidade e abrigaram 25% da biomassa aérea.

No cálculo da biomassa aérea de *X. aromatica* foram considerados 112 indivíduos lenhosos que apresentaram diâmetro entre 5,0 e 20,4 cm (Figura 1). A maioria dos indivíduos

(aprox. 92%) ocupou as primeiras classes de DAP, abaixo de 15 cm. Os indivíduos nestas classes abrigaram cerca de 70% da biomassa aérea calculada. Do total, apenas 1,8% dos indivíduos apresentaram diâmetro ≥ 20 cm e estes abrigaram 10% da biomassa aérea. A altura dos indivíduos lenhosos de *X. aromatica* variou de 5,3 a 11,5 m (Figura 2), com a maioria (91%) ocupando as classes de altura entre 6,0 e 9,9 m. Os indivíduos nestas classes abrigaram 80% da biomassa aérea calculada. Apenas 7% dos indivíduos apresentam altura ≥ 10 m abarcando 18% da biomassa aérea da espécie.

As 11 espécies que se destacaram em termos de estoque de carbono aéreo na área, somaram cerca de 67% do total de BAVL estimado, e as três espécies aqui estudadas, contribuíram com 25% do total de biomassa aérea. Em termos de BAVL, *S. paniculatum* e *T. guianensis* apresentaram valores semelhantes, as espécies apresentam distintas estratégias de ocupação da área. A densidade de *T. guianensis* foi 2,7 vezes superior à de *S. paniculatum*. Contudo, *S. paniculatum* apresenta indivíduos mais altos, a maioria com altura entre 6,0 e 9,9 m, e 29% apresentaram altura acima de 10 m. Os indivíduos mais altos (≥ 10 m) e com maiores valores de DAP (≥ 20 cm) representaram, em média, cerca de 20% do total amostrado, e abrigaram em média cerca de 70% do estoque de biomassa na porção aérea da vegetação.

As espécies *T. guianensis* e *X. aromatica* foram amostradas na área com densidade acima de 100 ind./ha, mas o estoque de biomassa aérea associado à *T. guianensis* foi 1,9 vezes superior ao de *X. aromatica*. Tal fato pode estar relacionado a presença de mais indivíduos de *T. guianensis* nas maiores classes de diâmetro (≥ 20 cm). Estes representaram cerca de 6% do total, enquanto *X. aromatica* apenas 1,8% dos indivíduos que ocuparam as maiores classes de DAP. Por outro lado, com relação à altura as duas espécies possuem comportamento semelhante, em média cerca de 6% dos indivíduos possuem altura ≥ 10 m. A maioria dos indivíduos (cerca de 70%) apresentou altura entre 6,0 e 8,9 m, ou seja, menor limite superior em comparação com *S. paniculatum*. Assim, tem-se que os indivíduos de *X. aromatica* são tão altos quanto as demais espécies, porém mais finos, o que afetou os valores de biomassa calculados.

Em termos de estoque na biomassa aérea, os dados mostraram que os indivíduos de maior porte de *S. paniculatum* (DAP ≥ 20 cm e altura ≥ 10 m) são os mais representativos, contribuindo, em média, com cerca de 75% do total. No caso de *T. guianensis* e *X. aromatica*, os indivíduos com DAP < 20 cm e altura entre 7,0 e 9,9 m foram os mais representativos em termos de estoque de biomassa aérea, em média cerca de 58% e 81%, respectivamente.

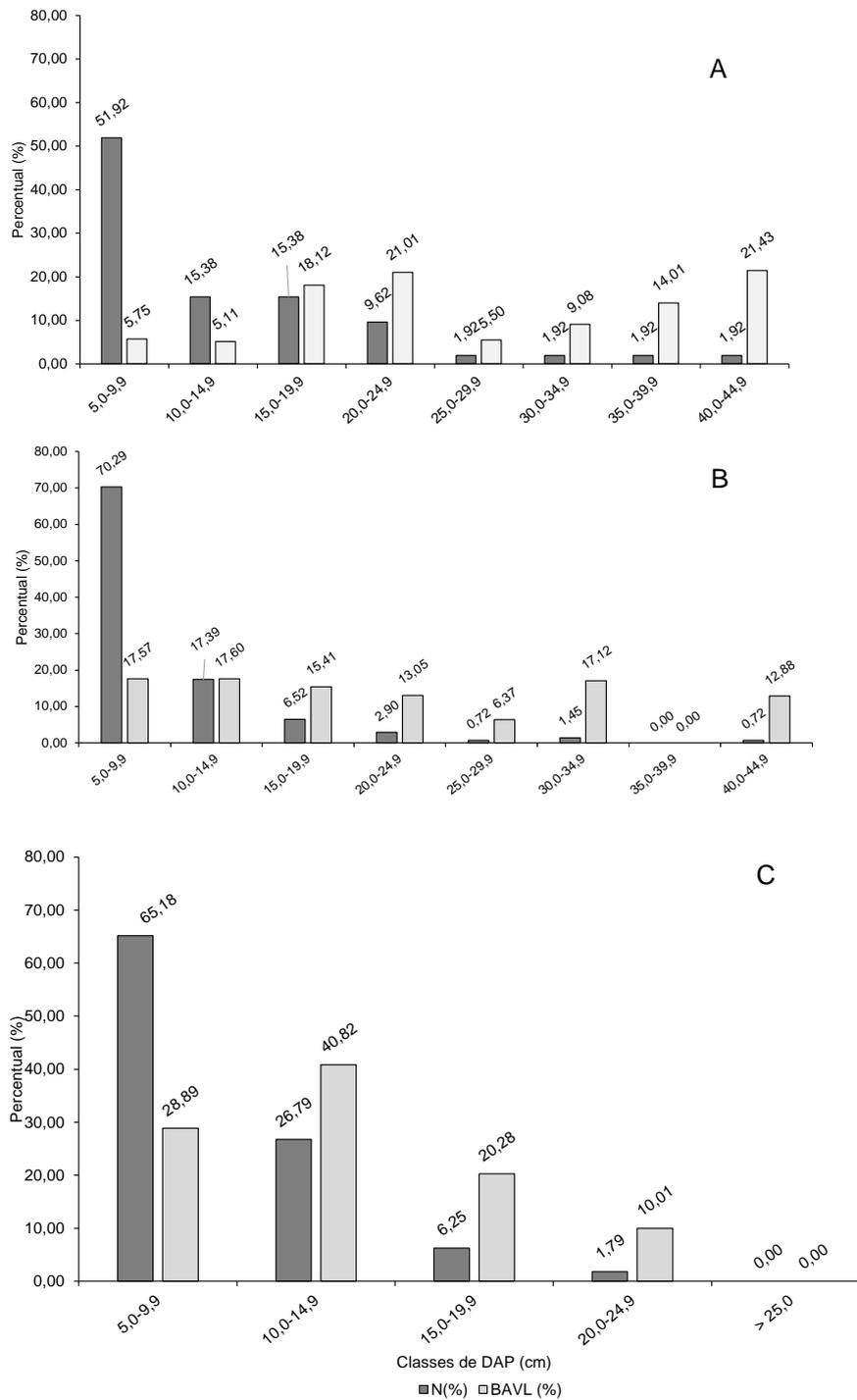


Figura 1. Distribuição percentual do número de indivíduos e biomassa aérea lenhosa por classes de diâmetro à altura do peito (DAP) para três espécies de cerradão. Onde: N=número de indivíduos; BAVL=biomassa aérea lenhosa; A= *S. paniculatum*; B= *T. guianensis*; C= *X. aromatica*.

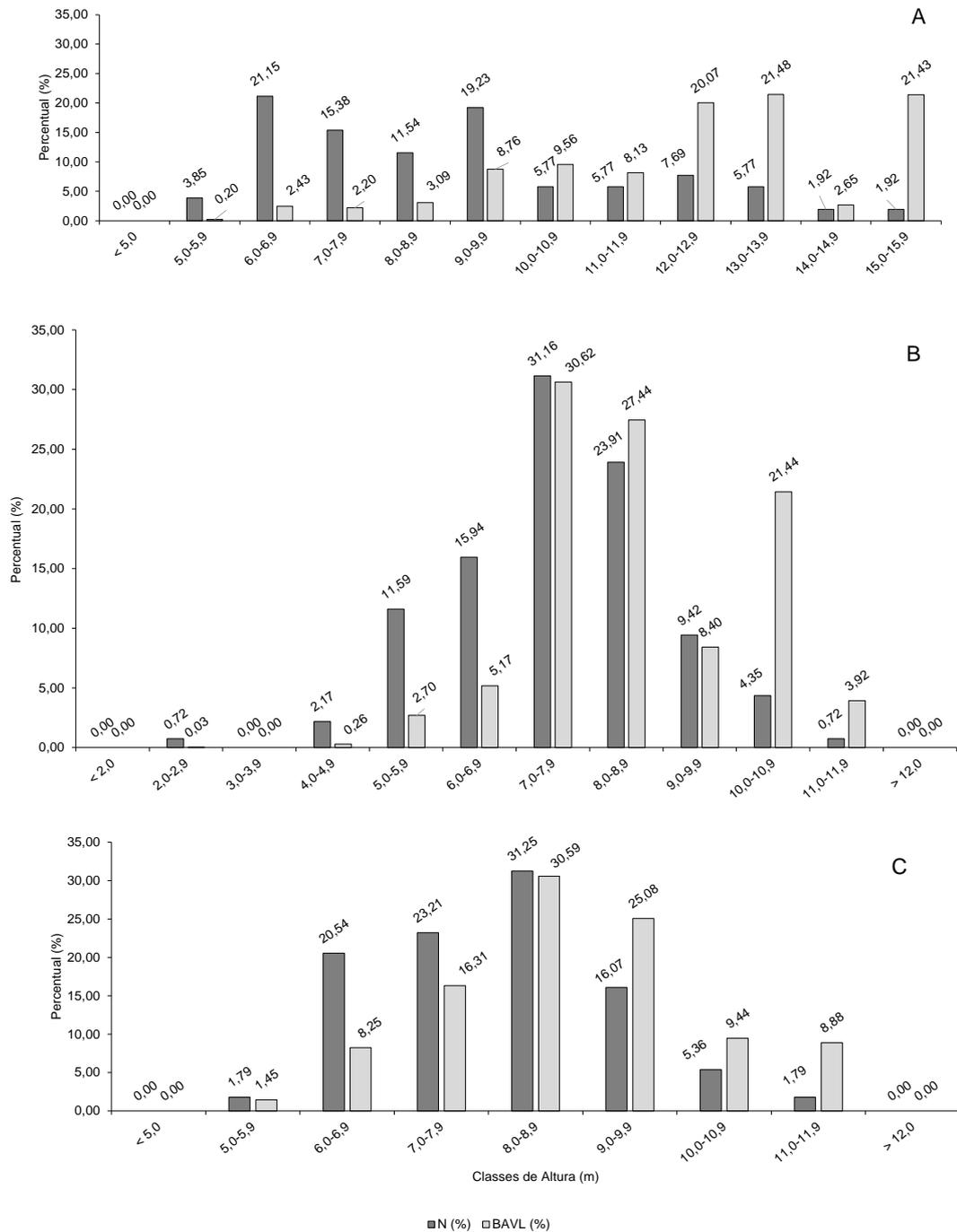


Figura 2. Distribuição percentual do número de indivíduos e biomassa aérea lenhosa por classes de altura para três espécies de cerradão. Onde: N=número de indivíduos; BAVL=biomassa aérea lenhosa; A= *S. paniculatum*; B= *T. guianensis*; C= *X. aromatica*.

Atributos funcionais

Na tabela 1 são apresentados os valores mínimos, máximos e médios obtidos para 11 atributos funcionais mensurados nas três espécies em estudo. De modo geral, os coeficientes de variação calculados para os valores médios ficaram abaixo de 22%, o que ressalta baixa variação nos atributos avaliados. As maiores variações foram encontradas para espessura da casca (*S.*

paniculatum CV=42%; *T. guianensis* CV=49% e *X. aromatica* CV=43%). Além disso, em *S. paniculatum* a densidade da casca apresentou 31% de variação e em *T. guianensis* a variação na área foliar foi de 44%. A variabilidade intraespecífica pode definir a distribuição e ocorrência das espécies, já que maior disponibilidade de recursos ou nichos favorece a variação intraespecífica, aumentando a complementaridade das espécies

(Benavides et al., 2019). Por outro lado, os locais com baixa disponibilidade de recursos ou condições estão relacionados a espécies com estratégias conservativas, diminuindo a variabilidade intraespecífica (He et al., 2021). A baixa variabilidade intraespecífica observada neste estudo está de acordo com as hipóteses anteriores, pois o solo do Cerrado é distrófico e, conseqüentemente, favorece a ocorrência de estratégias mais conservativas a nível intraespecífico.

Em geral, observamos diferenças interespecíficas em termos de atributos funcionais (Tabela 1). A *T. guianensis* foi a espécie mais semelhante às outras duas em termos funcionais, enquanto *S. paniculatum* e *X. aromatica* se assemelham estatisticamente em dois atributos foliares. Os modelos lineares mostraram não haver diferenças significativas entre as espécies para os valores de conteúdo relativo de água na folha e conteúdo relativo de água na casca. A espécie *S. paniculatum* apresentou valores médios significativamente maiores para área foliar e área foliar específica, diferenciando-se das outras espécies que não mostraram diferenças entre si. Com relação à espessura foliar, *X. aromatica* apresentou valor médio maior em comparação às outras espécies. Em termos de densidade foliar, média calculada para *T. guianensis* foi maior que a obtida para as demais espécies. A espécie *S. paniculatum* apresentou valor médio menor para densidade estomática em comparação às outras espécies.

Ao avaliar a similaridade funcional das espécies, foi observado que além das diferenças particulares entre os atributos, a ordenação das espécies sugere que o conjunto de atributos analisados permite diferenciá-las (Figura 3). A variação explicada pelos principais eixos foi baixa (PC1: 26,8% e PC2: 23,5%), mostrando que há outros componentes que explicam a variação entre as espécies, além daqueles mensurados.

A espécie *S. paniculatum* possui folhas compostas paripinadas com 6 a 14 folíolos (Silva Júnior, 2012). Os dados mostraram que a espécie possui altos valores de área foliar e área foliar específica, em comparação com as demais

espécies. Assim, o fato de a folha ser composta amplifica ainda mais tais aspectos, proporcionando uma maior área de exposição/captação de luz. Além disso, são folhas menos espessas e pouco densas o que pode favorecer a permanência da folha na planta, ressalta-se que se trata de uma árvore sempre-verde (Silva Júnior, 2012). A menor densidade estomática da espécie pode ser um reflexo das maiores áreas foliares (AF e AFE), bem como, pode estar associada a diminuição da evapotranspiração e economia de água.

Área foliar específica é positivamente associada à taxa potencial de crescimento relativo ou taxa fotossintética máxima baseada na massa (Cornelissen et al., 2003; Bai et al., 2020). Folhas com maior AFE, são associadas baixa densidade foliar, menor espessura do mesófilo e menor proporção de parênquima paliádico (Lambers et al., 2008; de Ávila Silva, et al., 2021). Ainda, valores mais baixos de AFE tendem a corresponder a investimentos relativamente altos em “defesas” foliares (particularmente estruturais) e longa vida útil das folhas (Cornelissen et al., 2003; Lambers et al., 2008).

A espécie *T. guianensis* possui folhas compostas, imparipinadas com até 11 folíolos, e é uma árvore semidecídua (Silva Júnior e Pereira, 2009). Dentre os atributos analisados suas folhas/folíolos se destacaram em termos de alta densidade foliar. A espécie *X. aromatica* possui folhas simples, alternas e dísticas, e é uma árvore sempre-verde (Silva Júnior, 2012). Os dados mostraram que suas folhas são mais espessas e possuem alta densidade estomática. No caso das duas espécies a alta densidade estomática obtida pode estar relacionada às menores áreas foliares (AF e AFE), pode se tratar de uma forma de compensação fisiológica. Além disto, a alta densidade estomática é associada a maiores investimentos em tecidos estruturais por área foliar, ambas estratégias são presentes em a espécies de ambientes xéricos, onde as folhas são em geral expostas à alta irradiação solar e 50% disponibilidade hídrica (Du, et al. 2021; Zhu, et al., 2023).

Tabela 1. Estatística descritiva e teste de Tukey dos atributos funcionais de três espécies de cerradão.

Espécies	<i>S. paniculatum</i>			<i>T. guianensis</i>			<i>X. aromatica</i>		
	Atributos	Mín.	Máx.	Média (CV%)	Mín.	Máx.	Média (CV%)	Mín.	Máx.
EF	0,23	0,38	0,26 ab (17,67)	0,21	0,29	0,25a (11,35)	0,27	0,34	0,30 b (8,50)
AF	2744,44	4861,08	4176,61a (14,69)	1475,28	4619,03	2465,21b (43,75)	2023,64	3028,44	2436,03 b (13,83)
AFE	8,87	14,86	11,05 a (15,61)	6,04	11,21	8,70 b (21,39)	6,84	9,44	8,10 b (9,52)
DF	0,29	0,42	0,38 a (11,42)	0,41	0,59	0,48 b (12,10)	0,36	0,49	0,42 a (11,20)
DE	235,85	327,04	261,64a (14,26)	342,77	441,82	383,02b (11,07)	402,52	454,40	433,02 b (4,47)
CRAf	49,03	64,45	57,98* (8,15)	50,06	61,55	57,12* (6,43)	50,84	65,51	57,06* (10,41)
CRAm	36,20	58,61	46,91a (15,38)	38,95	52,53	47,07a (9,76)	47,45	63,70	53,70 b (9,15)
DM	0,45	0,83	0,61a (21,76)	0,46	0,72	0,57a (13,45)	0,32	0,54	0,44 b (18,92)
EC	1,00	4,40	2,36 a (41,63)	1,66	6,51	2,84 a (48,58)	3,00	10,00	5,86 b (42,97)
CRAc	49,04	68,42	61,38* (9,93)	33,57	71,30	60,51* (21,41)	54,34	70,44	63,68* (9,16)
DC	0,31	0,77	0,46 a (30,90)	0,22	0,42	0,32b (21,81)	0,28	0,43	0,33 b (15,45)

Legenda: * Valores não significativos ($p \geq 0,05$). As letras distintas indicam valores significativos diferentes ($p < 0,05$) entre as espécies. EF=espessura foliar (mm); AF=área foliar (mm²); AFE=área foliar específica (mm²/mg); DF=densidade foliar (mg/mm³); DE= densidade estomática (estômatos/mm²); CRAf=conteúdo de água foliar (%); CRAm=conteúdo de água da madeira (%); DM=densidade da madeira (mg/mm³); EC=espessura da casca (mm); CRAc=conteúdo de água da casca (%); DC=densidade da casca (mg/mm³).

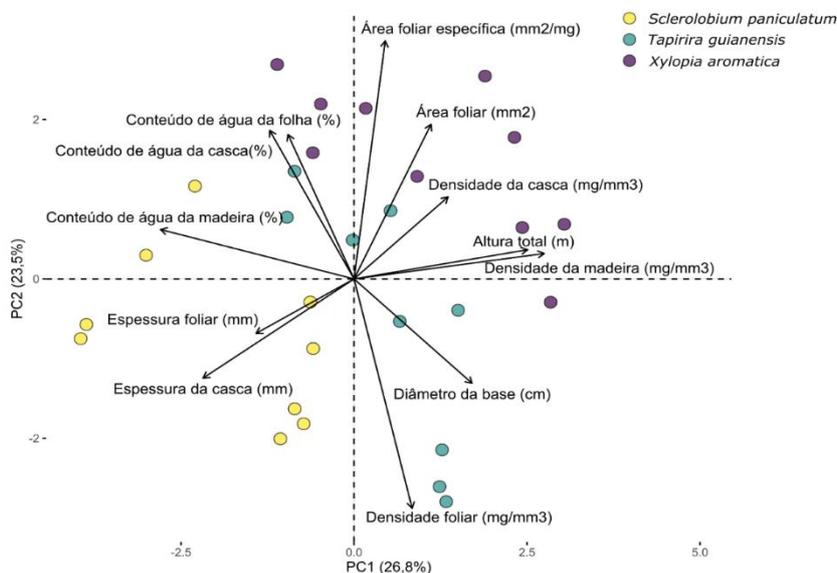


Figura 3. Análise de ordenação (PCA) das três espécies lenhosas com base nos atributos funcionais mensurados.

Com relação à densidade da madeira, *S. paniculatum* e *T. guianensis* apresentaram valores médios significativamente maiores em comparação à *X. aromatica* (Tabela 1). Por outro lado, o conteúdo relativo de água na madeira de *X. aromatica* foi estatisticamente maior em

comparação às outras espécies, que não se diferenciaram entre si.

A espécie *X. aromatica* pode ser considerada uma espécie com madeira de baixa densidade, apresentando valor médio abaixo de 0,550 mg/mm³ (Tabela 1), enquanto *T. guianensis*

e *S. paniculatum* são consideradas espécies com madeiras de média densidade, pois apresentaram valores médios entre 0,550 e 0,720 mg/mm³ (Coradin et al., 2010; Silveira et al., 2013). Em termos de espessura da casca, *X. aromatica* apresentou valores médios significativamente maiores em comparação às outras espécies. Suas cascas são duas vezes mais espessas do que as demais espécies. Por outro lado, *S. paniculatum* apresentou maiores valores médios de densidade da casca.

Casca espessa é um indicativo de adaptação das espécies a ambientes distróficos e xéricos como as savanas (Hoffmann et al., 2012). As espécies *S. paniculatum* e *T. guianensis*, apresentaram valores de espessura da casca em torno de 2,5 mm, assim suas cascas conferem baixa proteção dos tecidos vasculares contra o fogo, por exemplo. Para ter 50% de chance de evitar a morte de sua parte aérea devido a incêndios, o caule de uma árvore precisa de uma casca com no mínimo 5,9 mm em incêndios de baixa intensidade ou 9,1 mm em incêndios de alta intensidade (Hoffmann et al., 2012). Portanto, dentre as espécies comparadas *X. aromatica* possui maior probabilidade de sobrevivência após fogo. Porém, a resistência ao fogo depende de outros atributos do caule como a densidade da madeira, podendo aumentar a vulnerabilidade da espécie perante incêndios florestais (Nolan et al., 2020).

Em geral, a casca fina e madeira densa são características típicas de espécies florestais. Tais atributos promovem resistência a cavitação e os investimentos em densidade da madeira são estratégias de sustentação relacionada ao heliotropismo (Cavalcanti et al., 2009). Além disto, estas estratégias florestais desempenham um importante papel no armazenamento de carbono na parte aérea (Cornelissen et al., 2003).

Os atributos funcionais descritos podem explicar o desempenho ecológico de *S. paniculatum*. Segundo Farias et al. (2016), o seu rápido crescimento, elevada produção de serapilheira, alta capacidade de produção de biomassa e fixação de nitrogênio, a tornam uma boa escolha para programas de reflorestamento de áreas degradadas. A espécie ainda é indicada para plantios comerciais no Cerrado e região amazônica como alternativa para substituir as plantações de eucalipto, bem como para compor sistemas agroflorestais e projetos de reflorestamento onde os solos são um fator limitante para o estabelecimento das árvores (Souza et al., 2004; Farias et al., 2016).

Aspectos anatômicos

Sclerolobium paniculatum

A epiderme foliar de *S. paniculatum* é unisseriada, sendo coberta por uma cutícula espessa na região da nervura central (Figura 4-C e E). A organização do mesofilo é dorsiventral, o parênquima paliçádico é constituído por uma a duas camadas e as células do parênquima lacunoso formam duas a três camadas de tecido, com grandes espaços intercelulares. A nervura principal do folíolo de *S. paniculatum* é proeminente, sendo a face abaxial mais protuberante que a adaxial e levemente ondulada (Figura 4-A). O sistema vascular é totalmente circundado por uma bainha de esclerênquima espessa e lignificada, com deposição esporádica de cristais, acompanhando as fibras.

Os tricomas se distribuem por toda a lâmina foliar abaxial, mas se concentram, sobretudo, na nervura central (Figura 4-A). Destaca-se que os folíolos da espécie possuem poucos tricomas na face adaxial e intensa pilosidade na face abaxial. Segundo Rossatto (2011), os folíolos de *S. paniculatum* são hipostomáticos (estômatos localizados apenas na face abaxial), e a associação entre maior pilosidade na face abaxial e estômatos restritos a esta mesma face é uma estratégia anatômica interessante, uma vez que seus estômatos estariam expostos na face adaxial, sendo pouco protegidos pelos raros tricomas na superfície superior da lâmina foliar.

A presença de tricomas nas folhas pode levar a redução na perda de água pela transpiração, pois estas estruturas proporcionam um aumento da umidade do ar diretamente em contato com a superfície da folha, restringindo a perda de vapor de água dos estômatos para a atmosfera (Crang et al., 2018). Os tricomas também atuam na proteção contra a herbivoria e no aumento da refletância da radiação solar contribuindo na diminuição da temperatura da folha, evitando a saturação de enzimas (Evert, 2006; Raven et al., 2014; Lima 2021).

Xylopia aromatica

A epiderme adaxial das folhas de *X. aromatica* é unisseriada, em corte transversal, as células desta camada possuem aspectos achatados e são cobertas por uma espessa cutícula (Figura 5-C).

Após a epiderme há a presença de uma camada de hipoderme, com células bem desenvolvidas, em formato retangular (Figura 5-C). A hipoderme é uma estrutura relacionada com o armazenamento de água nos tecidos, contribui para restringir a transpiração e estresse hídrico,

além disto é um carácter taxonômico utilizado para diferenciar espécies dentro dos gêneros (Mascarenhas et al., 2020; Abe et al., 2021; Rashid et al., 2021). Sendo assim, devido aos seus aspectos funcionais, a hipoderme pode ser considerada um tecido contrastante e relativamente importante para plantas de ambientes áridos. Para *Xylopi* a existência da hipoderme, constituída por uma camada de células parenquimatosas e volumosas, é descrita para *X. aromatica* e *X. grandiflora* (Morretes e Ferri, 1959; Bieras e Sajo, 2009; Simioni et al., 2018), enquanto para *X. nitida* é descrito a presença de uma epiderme multisseriada, com uma última camada de células maiores e mais desenvolvidas em relação as demais, apenas semelhante a uma hipoderme (Almeida, 2008; Almeida et al., 2009).

O mesofilo das folhas de *X. aromatica* tem organização dorsiventral. Verifica-se três camadas de parênquima paliçádico e o parênquima lacunoso é constituído por três a quatro camadas células de diferentes tamanhos e espaços intercelulares (Figura 5-B e C). É comum a presença de glândulas secretoras e feixes vasculares laterais envolvidos por bainha esclerenquimática. A nervura central é levemente côncava na face adaxial e proeminente e ondulada na face abaxial (Figura 5-A). A presença de tecido esclerenquimático desenvolvido na nervura central é uma característica marcante em *X. aromatica*, o sistema vascular é totalmente circundado por uma bainha esclerenquimática fibrosa, o floema é disposto em um semi-arco descontínuo, separado por células esclerenquimáticas (Figura 5-A e E). Este tipo de esclerênquima fibroso é empregado, principalmente, na proteção do floema, e exerce como função secundária a sustentação estrutural das folhas (Crang et al., 2018; Rashid et al., 2021).

No caso das plantas do Cerrado, principalmente aquelas associadas às fitofisionomias savânicas que investem em espessura foliar, como *X. aromatica*, o esclerênquima fibroso seria uma estrutura relativamente significativa, pois proporcionaria a maior parte do suporte estrutural da folha. O aspecto piloso das folhas da espécie também é uma característica marcante para a espécie, os tricomas são dispostos no mesofilo e nervura central, nas duas faces das folhas, sua base lignificada é facilmente perceptível nas observações microscópicas em secção transversal (Figura 5-D).

Ao investigar a anatomia foliar de 30 espécies lenhosas de Cerrado, Bieras e Sajo, (2009) descreveram uma grande diversidade de estratégias anatômicas foliares, dentre as mais frequentes

estão folhas pilosas, estômatos limitados a superfície abaxial, parênquima paliçádico desenvolvido, células esclerificadas ao redor dos feixes vasculares e sistema vascular principal desenvolvido, todas estas se relacionam aos aspectos escleromórficos da vegetação, como forma de adaptação a sazonalidade. Para *X. aromatica* a expressão do escleromorfismo se relaciona com a proteção contra o fogo, perda de água por evaporação e dissipação do excesso de fótons de luz, o que pode conferir a esta espécie uma alta plasticidade adaptativa em ambientes savânicos. A espécie é amplamente distribuída no Cerrado, figurando entre as 38 espécies encontradas em 50% ou mais das áreas de cerrado *lato sensu* analisadas por Ratter et al. (2003). A anatomia foliar do gênero *Xylopi* muito contribui para a sobrevivência, estabelecimento e desenvolvimento das espécies do gênero nos ambientes savânicos, seus aspectos anatômicos conferem proteção às folhas dos vários fatores bióticos e abióticos que os indivíduos estão submetidos (De Almeida et al., 2009; Simioni et al., 2018). Desta maneira, conclui-se que o padrão dos caracteres foliares de *X. aromatica* remetem a estratégias tipicamente escleromórficas.

Tapirira guianensis

A epiderme foliar de *T. guianensis* é unisseriada, coberta por uma cutícula espessa na nervura central (Figura 6-D e E). A organização no mesofilo da espécie é dorsiventral, o parênquima paliçádico é biestratificado, enquanto o parênquima lacunoso possui de quatro a cinco estratos de células. Em relação às demais espécies analisadas neste estudo, o parênquima de *T. guianensis*, apresentou menos espaços intercelulares, de forma a ser mais compacto. Arranjos mais compactos dos tecidos parenquimáticos podem minimizar a perda de água, atenuar a luminosidade incidente e impedir que haja uma murcha rápida, sendo uma estratégia importante principalmente em folhas sem tricomas (Rotondi et al., 2003; Cavalcanti, 2017).

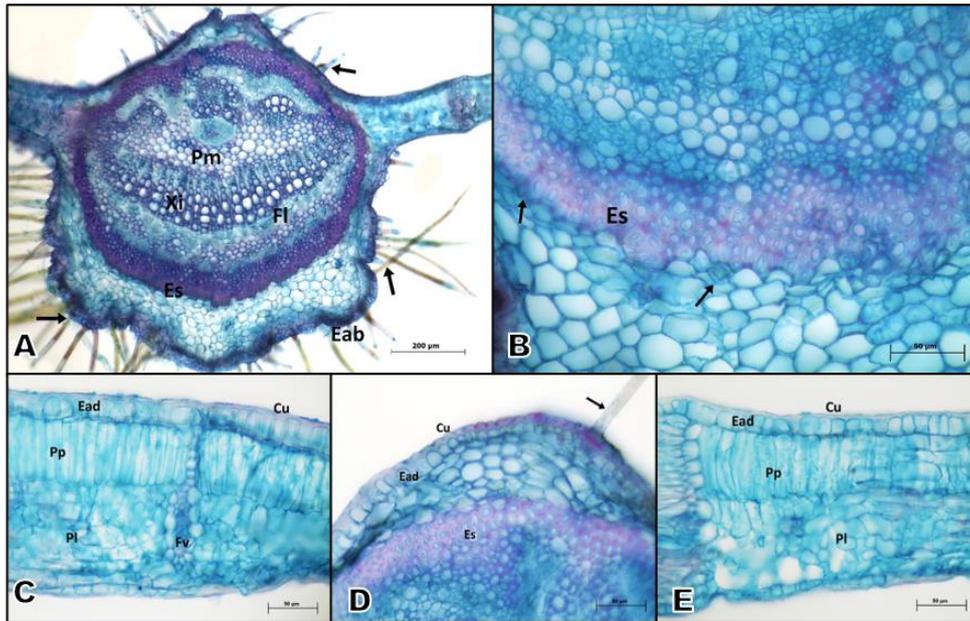


Figura 4. Fotomicrografias do corte transversal do folíolo de *Sclerolobium paniculatum*. Legenda: A: visão geral da nervura central evidenciando a ocorrência de tricomas; B e D: detalhe da nervura central; C e E: detalhe do mesofilo foliar. Cu: cutícula; Ead: epiderme adaxial; Es: esclerênquima; Fl: floema; Fv: feixe vascular; Pl: parênquima lacunoso; Pm: parênquima medular; Pp: parênquima paliçádico. Setas indicam tricomas em A e D e cristais em B.

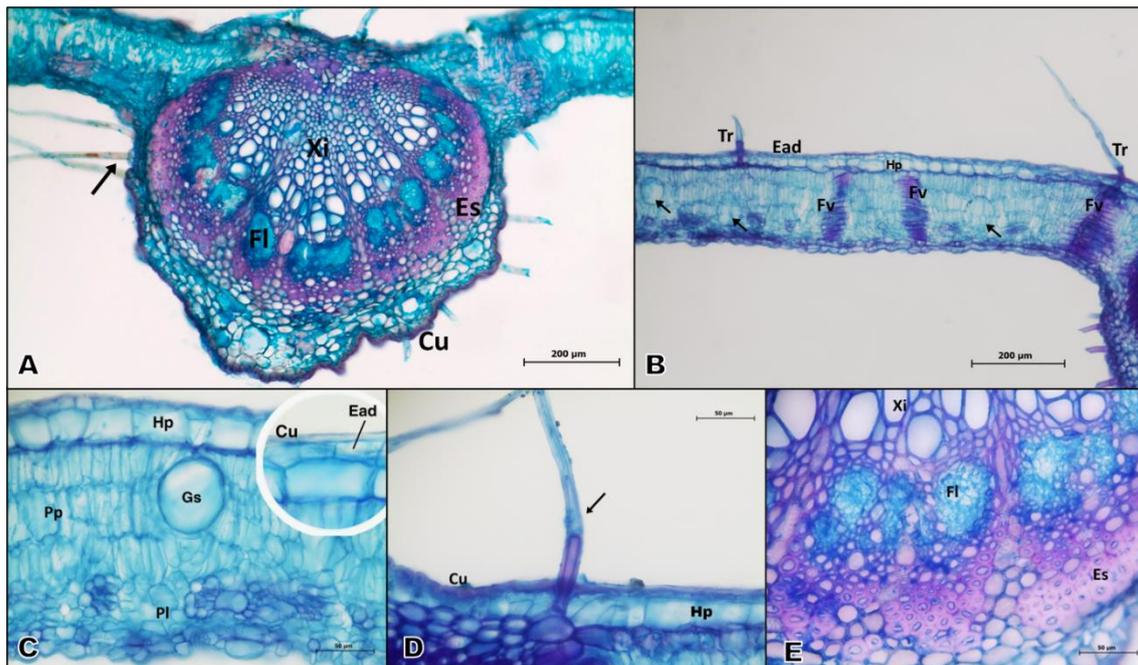


Figura 5. Fotomicrografias do corte transversal da folha de *Xylopia aromatica*. Legenda: A: visão geral da nervura central; B: visão geral do mesofilo foliar. C: mesofilo foliar com detalhe da cutícula, epiderme e hipoderme: Hp; D: detalhe do tricoma; E: detalhe da nervura central. Cu: cutícula; Ead: epiderme adaxial; Es: esclerênquima; Fl: floema; Fv: feixe vascular; Gs: glândula secretora; Pl: parênquima lacunoso; Pp: parênquima paliçádico; Tr: tricoma. Xi: xilema. Setas indicam tricomas em A e D e glândulas secretoras em B.

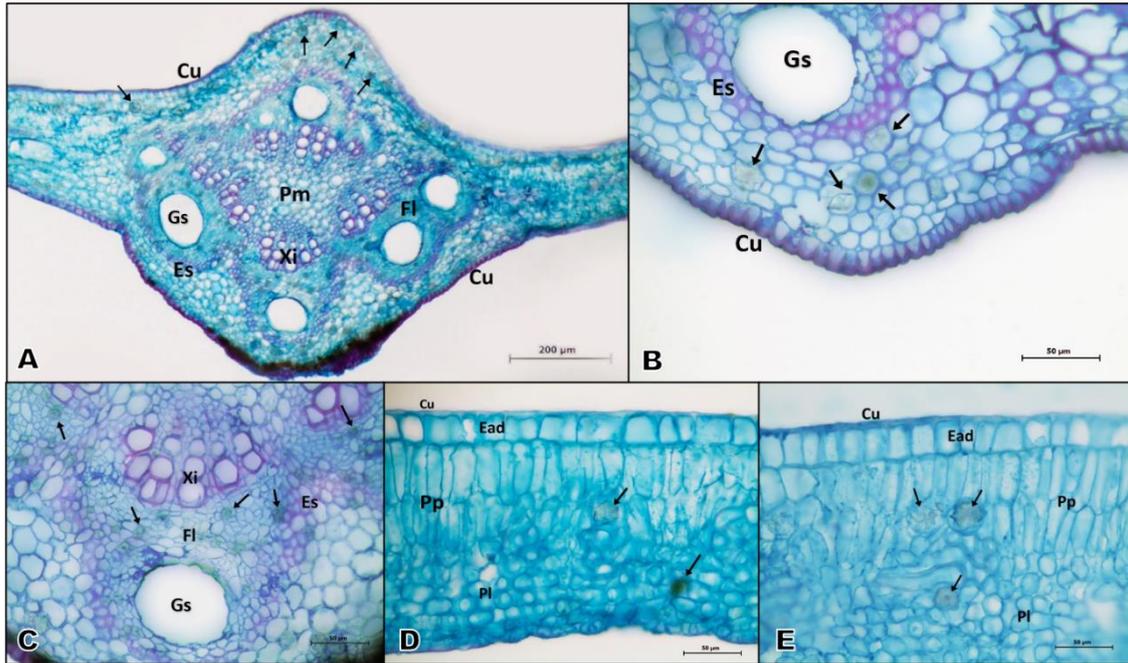


Figura 6. Fotomicrografias do corte transversal do folíolo de *Tapirira guianensis*. Legenda: A: visão geral da nervura central; B e C: detalhe nervura central; D e E: detalhe mesofilo. Cu: cutícula; Ead: epiderme adaxial; Es: esclerênquima; Fl: floema; Fv: feixe vascular; Pl: parênquima paliçádico; Pm: parênquima medular; Pp: parênquima lacunoso; Xi: xilema. Setas indicam cristais.

Numerosos cristais de oxalato de cálcio do tipo drusas ocorrem por todo o mesofilo e nervura central de *T. guianensis* (Figura 6-B), estes compostos parecem exercer um papel central em restringir a palatabilidade das folhas fazendo com que os animais as evitem (Raven et al., 2014; Crang et al., 2018). A ação destes cristais prismáticos é puramente mecânica, causando efeitos abrasivos sobre os apêndices bucais e mucosas dos insetos, em alguns casos particulares, onde há outra fonte de alimento, pode induzir preferência alimentar dos herbívoros, inclusive os mamíferos, devido a coceira e irritação dolorosa (Paiva, 2021).

A nervura central de *T. guianensis* é proeminente, o sistema vascular é circundado por uma bainha esclerenquimática descontínua, onde glândulas secretoras rodeadas por floema são dispostas (Figura 6-A). Verifica-se a deposição de cutícula nas células epidérmicas na região da nervura central e ocorrência de flanges epicuticulares (Figura 6-B). O investimento em espessamento de cutícula é uma característica comum às espécies lenhosas e, praticamente, ausentes quando se considera as ervas e subarbustos (Rossatto, 2011; Rossatto et al., 2015). Em ambientes savânicos, o espessamento da cutícula desempenha importantes papéis como evitar a perda de água por evaporação e dissipar o excesso de fótons, evitando que a folha atinja altas

temperaturas (Tomlinson et al., 2013; Crang et al., 2018).

Estratégias ecológicas e alocação de carbono

As características ecológicas, funcionais e anatômicas das três espécies analisadas possibilitaram identificar a presença de duas linhas de estratégias específicas: estratégias escleromórficas e florestais. *S. paniculatum* pode ser caracterizado como uma espécie que possui predomínio de estratégias florestais. Dentre as três espécies analisadas, *S. paniculatum* apresentou a menor densidade (< 100 ind/ha), contudo em sua população foi encontrado o maior percentual de indivíduos com DAP ≥ 20 cm (Figura 1) e maiores alturas (≥ 10 m) (Figura 2). Para *S. paniculatum* os indivíduos de maior porte, DAP ≥ 20 cm e altura ≥ 10 m, representaram, respectivamente, 17% e 29% da densidade da espécie e contribuíram com 71% e 83% da biomassa aérea lenhosa, respectivamente. O que ressalta a importância desses indivíduos em termos de alocação de carbono na biomassa aérea. Outros estudos destacam o aspecto florestal associado à *S. paniculatum* (Paiva et al., 2011; Farias et al., 2016) como altos valores médios de área foliar e área foliar específica, cascas finas, madeira com densidade intermediária, bem como, menor valor médio de densidade estomática, estes em comparação às outras duas espécies estudadas.

A espécie *X. aromatica* pode ser caracterizada pelo predomínio de estratégias escleromórficas. Na área de estudo sua densidade foi acima de 100 ind./ha com mais de 90% dos indivíduos com DAP abaixo de 15 cm (Figura 1) e ocupando as classes de altura entre 6,0 e 9,9 m (Figura 2). Tais indivíduos representaram cerca de 80% da biomassa aérea calculada, portanto são importantes em termos de estoque de carbono aéreo. O aspecto escleromórfico associado à *X. aromatica* foi ressaltado pelas folhas mais espessas e com alta densidade estomática, bem como, cascas mais espessas e madeira com menor densidade.

Por fim, *T. guianensis* apresentou características intermediárias em comparação às outras duas espécies. Trata-se de uma espécie generalista que ocorre tanto em formações florestais como savânicas no Cerrado (Ratter et al., 2003), com ocorrência também em outros biomas (Silva-Luz et al., 2022). Os indivíduos com maiores valores de DAP (≥ 20 cm) representaram apenas 6% do total e abrigaram 49% da biomassa aérea lenhosa (Figura 1). Cerca de 83% dos indivíduos apresentaram altura entre 5,0 e 8,9 m e abrigaram cerca de 66% da biomassa aérea lenhosa. Os atributos funcionais de *T. guianensis* como madeira mais densa e casca fina a caracterizam como uma espécie florestal, no entanto, atributos como maior densidade estomática e menor área foliar específica são típicos aspectos escleromórficos.

O desempenho ecológico das espécies se deve a uma combinação de diversas estratégias e elementos fisiológicos/estruturais das plantas, o que interfere na maneira como estas interagem no ecossistema. Quanto aos aspectos anatômicos, as espécies apresentaram vários caracteres escleromórficos, tais como, presença de tricomas e cutícula espessa. É comum, dentre as três espécies, a abundância de esclerênquima associado aos feixes vasculares. A anatomia foliar das espécies revelou importantes adaptações ao ambiente de cerrado que contribuem para a sobrevivência, estabelecimento e desenvolvimento das espécies.

Conclusão

As características ecológicas, funcionais e anatômicas das três espécies analisadas permitiu descrever a ecologia e importância das espécies no estoque de carbono em ambientes de cerrado. Em termos funcionais, não observamos variação intraespecífica acentuada, mas as diferenças interespecíficas permitem que as espécies sejam diferenciadas. A descrição anatômica das folhas permite que estudos futuros utilizem estes dados

que são considerados atributos de difícil acesso, já que não pode ser facilmente mensurado em campo. Neste estudo, observou-se indicativos da presença de duas linhas de estratégias ecológicas: estratégias escleromórficas e florestais. Alguns atributos desempenham papel importante no armazenamento de carbono na parte aérea, estes são encontrados, principalmente, em espécies com predomínio de estratégias florestais.

O remanescente de cerrado estudado se assemelha a uma floresta, contendo indivíduos com estratégias e características típicas de florestas, mas que coexistem com indivíduos com aspectos distintivamente escleromórficos. O mesmo ambiente ainda abriga espécies com características intermediárias, de modo a apresentarem traços bem definidos tanto de estratégias florestais quanto de escleromórficas, e isto podem levar a um comportamento generalista das espécies. Porém, é necessário ressaltar que os atributos funcionais analisados explicaram cerca de 50% da variação entre as espécies estudadas. Assim, faz-se necessário investigar e relacionar outros elementos, bióticos e abióticos, que podem auxiliar no entendimento das espécies, bem como, da comunidade de cerrado.

Agradecimentos

Ao CNPq pela concessão de bolsa de Iniciação Científica à primeira autora. A Universidade Estadual de Goiás pelo fomento da pesquisa via Edital UEG Pró-Projetos N. 005/2021. Ao proprietário da Fazenda Burity, por permitir a condução deste estudo.

Referências

- Abe, H., Miura, H., Motonaga, Y., 2021. Quantitative classification of *Camellia japonica* and *Camellia rusticana* (Theaceae) based on leaf and flower morphology. *Plant Diversity* 43(3), 216-224. DOI: 10.1016/j.pld.2020.12.009
- Almeida, E. F. D., 2008. Anatomia foliar e da madeira de espécies de *Xylopia* L. (Annonaceae). Dissertação (Mestrado). Belém, Universidade Federal Rural da Amazônia.
- Almeida, E. F. D., Potiguara, R. D. V., Macedo, E. G., Lins, A. D. A., 2009. Leaf anatomy of *Xylopia* L. (Annonaceae), occurring in Ecological Park of Gunma, Santa Bárbara, Pará State. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais* 4(2), 175-194.
- Bai, X. L., Zhang, Y. B., Liu, Q., Wang, Y. S. D., Yang, D., & Zhang, J. L. 2020. Leaf and stem traits are linked to liana growth rate in a

- subtropical cloud forest. *Forests* 11(10), 1120. DOI: 10.3390/f11101120
- Benavides, R., Valladares, F., Wirth, C., Müller, S., Scherer-Lorenzen, M., 2019. Intraspecific trait variability of trees is related to canopy species richness in European forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 36, 24-32. DOI: 10.1016/j.ppees.2018.12.002
- Bieras, A. C., Sajo, M. D. G., 2009. Leaf structure of the cerrado (Brazilian savanna) woody plants. *Trees* 23(3), 451-471.
- Bragion, E. D. F. A., Coelho, G. A. O., de Siqueira, F. F., Uriarte, M., van den Berg, E., 2019. Sharp differentiation on the performance of plant functional groups across natural edges. *Journal of Plant Ecology* 12(1), 186-198. DOI: 10.1093/jpe/rty009
- Cavalcanti, H. S., 2017. Caracterização anatômica e histoquímica foliar de *Desmanthus spp.* em sequeiro no semiárido paraibano. Dissertação (Mestrado). Areia, Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal da Paraíba.
- Cavalcanti, A. D. D. C., Vidotto, C., De Araújo, C. B., Polido, C. A., Ferreira, F. S., Delgado, M. N., Guerin, N., Luiz Júnior, O. J., Eisenlohr, P. V., Bedushi, T., Dantas, V. L., Cotarelli, V. M., 2009. Atributos funcionais em fisionomias do cerrado de Itirapina, São Paulo, Brasil. *Ecologia de Campo* II, 28-43.
- Chase, M. W., Christenhusz, M. J., Fay, M. F., Byng, J. W., Judd, W. S., Stevens, P. F., 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical journal of the Linnean Society* 181(1), 1-20. DOI: 10.1111/boj.12385
- Coradin, V. T. R., Camargos, J. A. A., Pastore, T. C. M., Christo, A. G., 2010. Madeiras comerciais do Brasil: chave interativa de identificação baseada em caracteres gerais e macroscópicos. Brasília, DF: Serviço Florestal Brasileiro, Laboratório de Produtos Florestais.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchman, N., Gurvich, D. E., Reich, P.B., Steege, H., Morgan, H.D., Van Der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G., Poorter, H., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany* 51(4), 335-380.
- Cornwell, W. K., Pearse, W. D., Dalrymple, R. L., Zanne, A. E., 2019. What we (don't) know about global plant diversity. *Ecography* 42(11), 1819-1831. DOI: doi.org/10.1111/ecog.04481
- Crang, R., Lyons-Sobaski, S., Wise, R., 2018. *Plant anatomy: a concept-based approach to the structure of seed plants*, 1 ed. Springer International Publishing, Cham.
- de Ávila Silva, L., Omena-Garcia, R. P., Condori-Apfata, J. A., Costa, P. M. D. A., Silva, N. M., DaMatta, F. M., ... & Nunes-Nesi, A. 2021. Specific leaf area is modulated by nitrogen via changes in primary metabolism and parenchymal thickness in pepper. *Planta* 253, 1-13. DOI: 10.1007/s00425-020-03519-7
- Díaz, S., Hector, A., Wardle, D. A., 2009. Biodiversity in forest carbon sequestration initiatives: not just a side benefit. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 1(1), 55-60. DOI: 10.1016/j.cosust.2009.08.001
- Duvick, J., Fu, A., Muppirala, U., Sabharwal, M., Wilkerson, M. D., Lawrence, C. J., Lushbough, C., Brendel, V., 2007. PlantGDB: a resource for comparative plant genomics. *Nucleic acids research* 36, D959-D965. DOI: 10.1093/nar/gkm1041
- Du, B., Zhu, Y., Kang, H., & Liu, C. 2021. Spatial variations in stomatal traits and their coordination with leaf traits in *Quercus variabilis* across Eastern Asia. *Science of the Total Environment* 789, 147757. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.147757
- Evert, R.F., 2006. *Esau's Plant Anatomy*, 3 ed. John Wiley & Sons, Hoboken.
- Farias, J. D., Marimon, B. S., Silva, L. D. C. R., Petter, F. A., Andrade, F. R., Morandi, P. S., Marimon-Junior, B. H., 2016. Survival and growth of native *Tachigali vulgaris* and exotic *Eucalyptus urophylla* × *Eucalyptus grandis* trees in degraded soils with biochar amendment in southern Amazonia. *Forest Ecology and Management* 368, 173-182.
- Farias, J. D., Marimon, B. S., Silva, L. D. C. R., Petter, F. A., Andrade, F. R., Morandi, P. S., Marimon-Junior, B. H., 2016. Survival and growth of native *Tachigali vulgaris* and exotic *Eucalyptus urophylla* × *Eucalyptus grandis* trees in degraded soils with biochar amendment in southern Amazonia. *Forest Ecology and Management* 368, 173-182. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.03.022
- Felfili, J.M., Carvalho, F.A., Haidar, R.F., 2005. Manual para o monitoramento de parcelas permanentes nos biomas Cerrado e Pantanal. Universidade de Brasília, Brasília.
- Ferreira, C. S., Carmo, W. S. D., Graciano-Ribeiro, D., Oliveira, J. M. F. D., Melo, R. B. D., Franco, A. C., 2015. Anatomia da lâmina foliar de onze espécies lenhosas dominantes nas savanas de

- Roraima. *Acta Amazonica* 45, 337-346. DOI: 10.1590/1809-4392201500363
- Ferreira, F. G., Machado, E. L. M., Silva-Neto, C. M., Silva Júnior, M. C., Medeiros, M. M., Gonzaga, A. P. D., Solórzano, A., Venturoli, F., Felfili Fagg, J. M., 2017. Diversity and indicator species in the Cerrado biome, Brazil. *Australian Journal of Crop Science* 11(8), 1042-1050.
- Flora e Funga do Brasil, 2013. Anacardiaceae in Flora e Funga do Brasil. Disponível: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB4408>>. Acesso: 14 out. 2022.
- Fraser, L. H., 2020. TRY—A plant trait database of databases. *Global change biology* 26(1), 189-190. DOI: 10.1111/gcb.14869
- He, D., Biswas, S. R., Xu, M. S., Yang, T. H., You, W. H., Yan, E. R., 2021. The importance of intraspecific trait variability in promoting functional niche dimensionality. *Ecography* 44(3), 380-390. DOI: 10.1111/ecog.05254
- Hoffmann, W. A., Geiger, E. L., Gotsch, S. G., Rossatto, D. R., Silva, L. C., Lau, O. L., 2012. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology letters* 15(7), 759-768. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2012.01789.x
- Hoffmann, W. A., Franco, A. C., Moreira, M. Z., Haridasan, M., 2005. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology* 19(6), 932-940. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2005.01045.x
- Hoffmann, W. A., Adasme, R., Haridasan, M., Carvalho, M. T., Geiger, E. L., Pereira, M. A. B., Gotsch, S. G., Franco, A. C., 2009. Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna-forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology* 90(5), 1326-1337. DOI: 10.1890/08-0741.1
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., 2008. Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal: Journal of Mathematical Methods in Biosciences* 50(3), 346-363. DOI: 10.1002/bimj.200810425
- IPCC. Intergovernmental Panel on Climate Change, 2006. Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories: agriculture, forestry and other land use. Japan: Institute for Global Environmental Strategies.
- Johansen, D. A., 1940. *Plant microtechnique*, 4 ed. McGraw-Hill Book Company, London.
- Köppen, W., Geiger, R., 1928. *Klimate der Erde*. Gotha: Verlag Justus Perthes.
- Lambers, H., Chapin III, F.S., Pons, T.L., 2008. *Plant Physiological Ecology*, 2 ed. Springer International Publishing, New York.
- Lê, S., Josse, J., Husson, F., 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software* 25(1), 1-18. DOI: 10.18637/jss.v025.i01
- Lima, R. F. D., 2021. Sistema subterrâneo e proteção das gemas aéreas de *Psidium grandifolium Mart.* Ex Dc. ocorrentes em área de Cerrado natural e Cerrado em regeneração. Tese (Doutorado). São Paulo, Universidade de São Paulo.
- Lopes, R. B., Miola, D. T. B., 2010. Sequestro de carbono em diferentes fitofisionomias do cerrado. *SYNTHESIS, Revista Digital FAPAM* 2(1), 127-143.
- Maracahipes, L., Carlucci, M. B., Lenza, E., Marimon, B. S., Marimon Jr, B. H., Guimaraes, F. A., Cianciaruso, M. V., 2018. How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter-and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 34, 17-25. DOI: 10.1016/j.ppees.2018.07.006
- Mascarenhas, A. A. S., Harley, A. M. G., Scatena, V. L., 2020. Leaf and scape anatomy of *Leiosthix Ruhland* (Eriocaulaceae) from a taxonomic and ecological perspective. *Flora* 262, 151518. DOI: 10.1016/j.flora.2019.151518
- Morandi, P. S., Marimon, B. S., Marimon-Junior, B. H., Ratter, J. A., Feldpausch, T. R., Colli, G. R., Phillips, O. L., 2020. Tree diversity and above-ground biomass in the South America Cerrado biome and their conservation implications. *Biodiversity and Conservation* 29, 1519-1536.
- Morretes, B., M. G. Ferri., 1959. Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do cerrado. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da USP - série Botânica* 16, 6-70.
- Nolan, R. H., Rahmani, S., Samson, S. A., Simpson-Southward, H. M., Boer, M. M., Bradstock, R. A., 2020. Bark attributes determine variation in fire resistance in resprouting tree species. *Forest Ecology and Management* 474, 118385. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118385
- Oksanen, J., Simpson, G., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'hara, R., Solymos, P., Stevens, M., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard,

- D., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Evangelista, H., Fitzjohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M., Lahti, L., Mcglinn, D., Ouellette, M., Ribeiro Cunha, E., Smith, T., Stier, A., Ter Braak, C., Weedon, J., 2013. Package 'vegan'. Community ecology package, version, 2(9), 1-295.
- Paiva, A. O., Rezende, A. V., Pereira, R. S., 2011. Estoque de carbono em cerrado sensu stricto do Distrito Federal. *Revista Árvore* 35, 527-538. DOI: 10.1590/S0100-67622011000300015
- Paiva, É. A. S., 2021. Do calcium oxalate crystals protect against herbivory? *The Science of Nature* 108(3), 24.
- Poorter, L., van der Sande, M. T., Thompson, J., Arets, E. J., Alarcón, A., Álvarez-Sánchez, J., Ascarrunz, N., Balvanera, P., Barajas-Guzmán, G., Boit, A ... Peña-Claros, M., 2015. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography* 24(11), 1314-1328. DOI: 10.1111/geb.12364
- Rashid, P., Shethi, K. J., Ahmed, A., 2020. Leaf anatomical adaptation of eighteen mangrove plant species from the Sundarbans in Bangladesh. *Bangladesh Journal of Botany* 49(4), 903-911. DOI: 10.3329/bjb.v49i4.52496
- Ratter, J. A., Bridgewater, S., Ribeiro, J. F., 2003. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh journal of botany* 60(1), 57-109. DOI: 10.1017/S0960428603000064
- Raven, P. H., Evert, R. F., Eichhorn, S. E., 2014. *Biologia Vegetal*. 8 ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- Ribeiro, J.F., Walter, B.M.T., 2008. As principais fitofisionomias do bioma cerrado. In: Sano, S.M., Almeida, S.P., Ribeiro, J.F. (Eds.). *Cerrado: ecologia e flora*. Embrapa, Brasília. pp. 151-212.
- Rijkers, T., Pons, T. L., Bongers, F., 2000. The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Functional Ecology* 14(1), 77-86. DOI: 10.1046/j.1365-2435.2000.00395.x
- Rosenfield, M. F., Müller, S. C., 2020. Plant traits rather than species richness explain ecological processes in subtropical forests. *Ecosystems* 23(1), 52-66.
- Rossatto, D. R., Hoffmann, W. A., Franco, A. C., 2009. Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest-savanna boundary. *Functional ecology* 23(4), 689-698. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2009.01568.
- Rossatto, D. R., Kolb, R. M., Franco, A. C., 2015. Leaf anatomy is associated with the type of growth form in Neotropical savanna plants. *Botany* 93(8), 507-518. DOI: 10.1139/cjb-2015-0001
- Rossatto, D. R. 2011. Grupos funcionais em plantas do cerrado sensu stricto: utilização de recursos hídricos, variabilidade e efeito filogenético em parâmetros estruturais e funcionais foliares. Tese (Doutorado). Brasília, Universidade de Brasília: Instituto de Ciências Biológicas.
- Rotondi, A., Rossi, F., Asunis, C., Cesaraccio, C., 2003. Leaf xeromorphic adaptations of some plants of a coastal Mediterranean macchia ecosystem. *Journal of Mediterranean Ecology* 4, 25-36.
- Scalon, M. C, Maia Chaves Bicalho Domingos, F., Jonatar Alves da Cruz, W., Marimon Júnior, B. H., Schwantes Marimon, B., Oliveras, I., 2020. Diversity of functional trade-offs enhances survival after fire in Neotropical savanna species. *Journal of Vegetation Science* 31(1), 139-150. DOI: 10.1111/jvs.12823
- Scolforo, J.R., Rufino, A.L., Mello, J.M., Oliveira, A.D., Silva, C.P.C., 2008. Equações para quantidade de carbono das fisionomias em Minas Gerais. in: Scolforo, J. R. S., Oliveira, A. D., Acerbi Júnior, F. W. (Eds.), *Inventário florestal de Minas Gerais: equações de volume, peso de matéria seca e carbono para diferentes fitofisionomias da flora nativa*. Universidade Federal de Lavras, Lavras, pp. 197-216.
- Schleuning, M., Neuschulz, E. L., Albrecht, J., Bender, I. M., Bowler, D. E., Dehling, D. M., Kissling, W. D., 2020. Trait-based assessments of climate-change impacts on interacting species. *Trends in Ecology & Evolution* 35(4), 319-328. DOI: 10.1016/j.tree.2019.12.010
- Shen, Y., Gilbert, G. S., Li, W., Fang, M., Lu, H., Yu, S., 2019. Linking aboveground traits to root traits and local environment: implications of the plant economics spectrum. *Frontiers in Plant Science* 10, 1412. DOI: 10.3389/fpls.2019.01412
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., Eliceiri, K. W., 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* 9(7), 671-675. DOI: 10.1038/nmeth.2089
- Silva Júnior, M. C., 2012. 100 Árvores do Cerrado sentido restrito: guia de campo. 1 ed. Rede de Sementes do Cerrado, Brasília.

- Silva Júnior, M. C., PEREIRA, B. A. S., 2009. +100 Árvores do Cerrado – Matas de Galerias: guia de campo. 1 ed. Rede de Sementes do Cerrado, Brasília.
- Silva, M. D. S., Apgaua, D. M., Silva, C. C., da Silva, L. B., Tng, D. Y., 2021. Expanding the wood anatomy economics spectrum: the correlates of vessel element lengths and pit apertures sizes in tropical forest trees. *Plant Ecology & Diversity* 14(5-6), 279-291. DOI: 10.1080/17550874.2022.2053600
- Silva, M. C., Teodoro, G. S., Bragion, E. F., van den Berg, E., 2019. The role of intraspecific trait variation in the occupation of sharp forest-savanna ecotones. *Flora* 253, 35-42. DOI: 10.1016/j.flora.2019.03.003
- Silveira, L. H. C., Rezende, A. V., Vale, A. T. D., 2013. Teor de umidade e densidade básica da madeira de nove espécies comerciais amazônicas. *Acta Amazonica* 43, 179-184. DOI: 10.1590/S0044-59672013000200007
- Simioni, P. F., Pessoa, M. J. G., Cardoso, M. A., Cabral, F. F., Teixeira, S. O., Silva, I. V., 2018. Leaf Anatomy of *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. (Annonaceae) occurring in a rocky savannah in the Brazilian Amazonian. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 40, 1-7. DOI: 10.4025/actascibiolsci.v40i1.37334
- Smith, N. G., Keenan, T. F., 2020. Mechanisms underlying leaf photosynthetic acclimation to warming and elevated CO₂ as inferred from least-cost optimality theory. *Global Change Biology* 26(9), 5202-5216. DOI: 10.1111/gcb.15212
- Souza, C. R., Lima, R. M. B., Azevedo, C. P., Rossi, L. M. B., 2004. Seleção de espécies florestais para utilização em sistemas agroflorestais em Manaus. in: Congresso Brasileiro de Sistemas Agroflorestais, Anais, Embrapa Florestas, Curitiba.
- Souza, V. C., Lorenzi, H., 2005. Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II. 1 ed. Instituto Plantarum, Nova Odessa.
- Teodoro, D. A., 2014. Biomassa, estoque de carbono e nutrientes no Cerrado. Dissertação (Mestrado). Brasília, Universidade de Brasília: Departamento de Engenharia Florestal.
- Tomlinson, K. W., Porter, L., Sterck, F. J., Borghetti, F., Ward, D., de Bie, S., van Langevelde, F., 2013. Leaf adaptations of evergreen and deciduous trees of semi-arid and humid savannas on three continents. *Journal of Ecology* 101(2), 430-440. DOI: 10.1111/1365-2745.12056
- Villa, P. M., Ali, A., Martins, S. V., de Oliveira Neto, S. N., Rodrigues, A. C., Teshome, M., Gastauer, M., 2020. Stand structural attributes and functional trait composition overrule the effects of functional divergence on aboveground biomass during Amazon Forest succession. *Forest Ecology and Management* 477, 118481. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118481
- Zhu, Y., Zheng, J., Kang, H., Hui, N., Yin, S., Chen, Z., Liu, C. 2023. Spatial variations in leaf trichomes and their coordination with stomata in *Quercus variabilis* across Eastern Asia. *Authorea Preprints* 1-11. DOI: 10.22541/au.167451365.50361746/v1
- Zimbres, B., Shimbo, J., Bustamante, M., Levick, S., Miranda, S., Roitman, I., Silvério, D., Gomes, L., Fagg, C., Alencar, A., 2020. Savanna vegetation structure in the Brazilian Cerrado allows for the accurate estimation of aboveground biomass using terrestrial laser scanning. *Forest Ecology and Management* 458, 117798. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.117798