

Universidade Estadual de Campinas

Instituto de Biologia – IB



Hugo Galvão Candido

**"Estratégias de aquisição de nutrientes e estequiometria ecológica em comunidades de campos rupestres, MG - Brasil"**

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a)  
HUGO GALVÃO CANDIDO  
Rafael S. Oliveira  
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia para obtenção de Título de Mestre em Ecologia.

**Orientador: Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira**

Campinas, 2012

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA POR  
ROBERTA CRISTINA DAL' EVEDOVE TARTAROTTI – CRB8/7430  
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

C629e Candido, Hugo Galvão, 1985-  
Estratégias de aquisição de nutrientes e  
estequiometria ecológica em comunidades de campos  
rupestres, MG - Brasil / Hugo Galvão Candido. –  
Campinas, SP: [s.n.], 2012.

Orientador: Rafael Silva Oliveira.  
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de  
Campinas, Instituto de Biologia.

1. Campos rupestres. 2. Estequiometria ecológica.  
3. Raízes (Botânica) - Adaptação. 4. Raízes  
proteoides. 5. Plantas - Nutrição. I. Oliveira, Rafael  
Silva, 1974-. II. Universidade Estadual de Campinas.  
Instituto de Biologia. III. Título.

Informações para Biblioteca Digital

**Título em Inglês:** Strategies for the acquisition of nutrients and ecological stoichiometry in rupestrian fields communities, MG - Brazil

**Palavras-chave em Inglês:**

Rupestrian fields  
Ecological stoichiometry  
Roots (Botany) - Adaptation  
Cluster roots  
Plants - Nutrition

**Área de concentração:** Ecologia

**Titulação:** Mestre em Ecologia

**Banca examinadora:**

Rafael Silva Oliveira [Orientador]  
Bruno Henrique Pimentel Rosado  
Marlene Aparecida Schiavinato

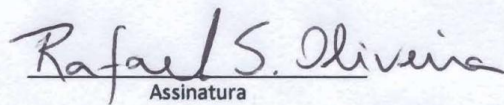
**Data da defesa:** 15-02-2012

**Programa de Pós Graduação:** Ecologia

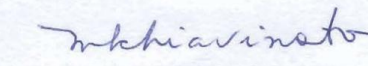
Campinas, 15 de fevereiro de 2012

**BANCA EXAMINADORA**

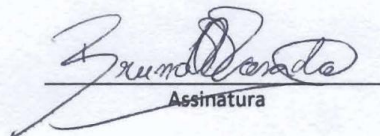
Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira (Orientador)

  
Assinatura

Profa. Dra. Marlene Aparecida Schiavinato

  
Assinatura

Prof. Dr. Bruno Henrique Pimentel Rosado

  
Assinatura

Profa. Dra. Claudia Regina Baptista Haddad

\_\_\_\_\_  
Assinatura

Prof. Dr. Ricardo Augusto Gorne Viani

\_\_\_\_\_  
Assinatura

## Agradecimentos

Sou especialmente grato a todos que contribuíram de alguma forma para a realização desse trabalho, seja de maneira direta, ou indireta. Grato a todos que conviveram comigo durante esse período e que tornaram a experiência mais agradável e valiosa. Aqui deixo registrada minha homenagem especial aos meus pais, que sempre serviram de exemplo na minha jornada; que me apoiaram incondicionalmente em todas minhas tomadas de decisões e souberam me escutar e aconselhar quando mais precisei. À Thereza, pela companhia e pelo carinho. Aos grandes amigos de Viçosa, (a distância nunca diminuirá a importância de vocês na minha vida), em especial ao Elton – colega de profissão e camarada, por ter ido a campo comigo num momento em que precisava de muita ajuda, e aos grandes amigos que vieram pra Campinas e também aos que fiz aqui: com certeza o trabalho ficou mais leve pela presença de todos vocês! Ao programa de pós-graduação em Ecologia da UNICAMP. A Capes e ao CNPq pela concessão de bolsas de estudo. Ao professor Rafael Silva Oliveira, pela concepção do projeto, pela orientação, por acreditar e pela amizade. Aos professores Bruno Rosado, Cláudia Haddad, João Semir, Ricardo Viani, Marlene Schiavinato e Gabriela Nardoto pela prontidão em aceitar o convite para

participarem da banca/pré-banca, pelas correções e observações, pela atenção e pelo tempo despendido. Ao colega e amigo do peito Luciano Pereira (Lulu), pela ajuda indispensável nas análises estatísticas e correções. Ao grande amigo Caio Pereira (Zero) pela força no campo, com as amostras e ajuda nas correções. À amiga e colega Mari Cruz, pelo incentivo, ajuda e conversas. Aos amigos André (Pavarotti), Paulo, Felipe (Chubaka), Maria Cecília (Ciça), Ana lu, Anna Abraão, Patrícia (Pati), Caio Migueli e Thaís (Thata) pela ajuda indispensável, pelas conversas, pelos risos, pelas histórias, pelo esforço! Esse trabalho também é de vocês! Aos amigos Marcelinho, Gustavo Shimizu e aos professores Tamashiro e João Semir, pela ajuda na identificação das espécies. Ao amigo Leo Meireles e Arildo, pela ajuda com a análise de PCA. A todo o pessoal do Laboratório de Ecologia Isotópica da ESALQ, do Laboratório de Nutrição Mineral de Plantas da ESALQ, do Laboratório de Microbiologia do Solo da ESALQ e do Laboratório de Fertilidade do Solo também da ESALQ pelo profissionalismo, pela ajuda, pela prontidão em sanar dúvidas e por entenderem e cumprirem com os nossos prazos muitas vezes apertados. Ao pessoal do Parque Estadual do Rio Preto e do Parque Nacional da Serra do Cipó, por disponibilizarem suas infra-estruturas tão prontamente e por nos receberem tão bem. À pousada da Tia Marlene, em Joaquim Egídio, pela hospitalidade e pela comidinha caseira.

A todos vocês um muito obrigado!

## **Sumário**

<b>Resumo</b> .....	1
<b>Abstract</b> .....	2
<b>Introdução</b> .....	4
<b>Objetivos</b> .....	16
<b>Hipóteses</b> .....	16
<b>Material e Métodos</b>	
Áreas de estudo e seleção das espécies.....	17
Análise de solo.....	23
Medida de Parâmetros foliares.....	26
Atributos radiculares.....	28
Análise dos dados.....	29
<b>Resultados</b>	
Composição físico-química dos solos.....	30
Principais famílias e Formas de vida.....	34
Atributos foliares ([P], [N], N:P e MFA).....	34
Análise de parâmetros de raízes.....	44

Análise conjunta dos atributos para as seis comunidades..... 48

## **Discussão**

Características dos solos..... 50

Análise de parâmetros foliares

Concentrações de P e N foliar..... 52

Razão N:P.....54

Massa foliar por área (LMA)..... 55

Atributos radiculares..... 57

Análise conjunta dos atributos para as seis comunidades..... 60

**Conclusão**..... 61

**Referências bibliográficas**..... 60

## **Lista de Abreviaturas**

- OCBILS - Old, climatically buffered, infertile landscapes. Tradução livre para o português: Paisagens antigas, inférteis e de climas estáveis
- LMA - Leaf mass per area, do português MFA – massa de folha por unidade de área
- PCA - Análise de componentes principais
- N:P - Razão entre nitrogênio e fósforo
- CR - Cluster roots
- AC - Areião Cabral
- CUC - Campo úmido Cabral
- C1 - Cerrado Cipó I
- C2 - Cerrado Cipó II
- AR - Areião do Deco
- CUR - Campo úmido Rio Preto
- M.O. - Matéria orgânica



## **Lista de figuras e tabelas**

<b>Figura 1</b> – Regiões do globo consideradas como OCBILs atualmente (Fonte: Hooper, 2009) .....	9
<b>Figura 2</b> – Locais de coleta .....	18
<b>Figura 3</b> – Visão de dois campos de coleta do presente trabalho.....	19
<b>Figura 4</b> – Porcentagem N no solo para as diferentes comunidades Estudadas.....	30
<b>Figura 5</b> - Comparação do P solo para as três grandes áreas estudadas.....	31
<b>Figura 6</b> – Comparação do [N] foliar para as seis comunidades estudadas.....	37
<b>Figura 7</b> – Comparação do [P] foliar para as seis comunidades estudadas.....	39
<b>Figura 8</b> – Correlação entre [N] e [ P] foliar.....	40
<b>Figura 9</b> – Box-plot do LMA versus área, agrupados por comunidades.....	41

<b>Figura 10</b> - LMA (massa foliar por unidade de área) versus [N] folha.....	42
<b>Figura 11</b> – LMA (massa foliar por unidade de área) por [P] foliar.....	43
<b>Figura 12</b> – Porcentagem de colonização de raízes por fundos micorrízicos versus [P] no solo (obtido pelo método de Resina).....	45
<b>Figura 13</b> – Adaptações radiculares encontradas na coleta de raízes.....	47
<b>Figura 14</b> – Primeiros dois eixos de uma PCA (Análise dos Componentes Principais).....	49
<b>Tabela 1</b> - Áreas de estudo com nome comum e código das áreas compreendidas nesse estudo.....	19
<b>Tabela 2</b> – Profundidade de solo coletada e respectiva quantidade de amostra analisada em laboratório para a determinação da concentração de C e N.....	26
<b>Tabela 3</b> – Análises químicas e físicas do solo.....	33
<b>Tabela 4</b> – Resultados das análises das folhas agrupados por espécies e por áreas de coleta.....	35

## Resumo

A disponibilidade de nutrientes tem um papel fundamental na estruturação de comunidades vegetais. Um modelo teórico recentemente proposto por Lambers et al. 2008 postula que em regiões com solos muito antigos e pobres em fósforo e nitrogênio, as espécies dominantes teriam maior proporção de especializações radiculares e menos associações com fungos micorrízicos. Estas regiões foram classificadas como OCBILs (do inglês: old, climatically buffered, infertile landscapes). Este estudo teve como objetivo testar tal modelo e avaliar se comunidades de campos rupestres podem ser categorizadas como OCBILs, avaliar se os campos rupestres podem ser considerados OCBILs mediante uma análise comparativa de um conjunto de caracteres morfofisiológicos das plantas e características físico-químicas do solo, através do estudo de seis comunidades na Cadeia do Espinhaço, Minas Gerais. Selecionamos as dez espécies mais abundantes em cada uma áreas distribuídas ao longo de um transecto de 190 km, totalizando 60 espécies. Avaliamos os atributos foliares (concentração de N, P, análise da massa foliar por unidade de área e razão N:P) e a colonização de raízes por micorrizas. Quimicamente, os solos dos campos rupestres têm baixa disponibilidade de P e N, comparáveis aos solos de outros OCBILs (oeste da Austrália e região do Cabo na África do Sul). A proporção de colonização das raízes das plantas por fungos foi positivamente correlacionada com a [P] do solo de cada comunidade, corroborando o modelo de Lambers em uma escala regional. Espécies de campos rupestres apresentam uma alta razão N:P foliar (média de 43 para todos os campos de estudo), maior que as encontradas nos

outros OCBILs, o que sugere uma forte limitação por fósforo. Foram encontradas médias de 183 g m<sup>-2</sup> para LMA, 12,46 mg g<sup>-1</sup> para o N foliar e de 0,36 mg g<sup>-1</sup> para o P foliar. Pelos resultados obtidos propomos que os campos rupestres devem ser classificados também como OCBILs, status que demandaria maior atenção para esses campos ainda pouco estudados e já ameaçados ecologicamente.

*Palavras-chave:* campos rupestres, OCBILs, adaptações radiculares, cluster roots, razão N:P, P foliar, N foliar, LMA, cerrado, análise de solo, nutrição mineral de plantas.

## **Abstract**

The availability of nutrients plays a key role in structuring plant communities. A theoretical model recently proposed by Lambers et al. (2008) postulates that in regions with very old and poor soils in P and N, the dominant species had a higher proportion of specializations and less root associations with mycorrhizal fungi. These regions were classified as OCBILs (ols, climatically buffered, infertile landscapes). This study aims to test this model and assess whether communities of rupestrian fields might be categorized as OCBILs by analyzing the chemical composition of soil, leaf stoichiometry and % mycorrhizal root colonization by the dominant species in six communities in the Espinhaço Range, Minas Gerais. We selected the ten most abundant species in each of areas distributed along a

transect of 190 km, totaling 60 species. We evaluated the leaf attributes (concentration of N, P analysis of leaf mass per unit area and N:P ratio) and colonization of roots by micorrhiza. Chemucally, the soil of the rupestrian fields shows very low availability of P and N, comparable to other soils OCBILs (Western Australia and the Cape region in South Africa). The proportion of root colonization of plants by fungi was positively correlated with [P] soil of each community, supporting the Lambers model's on a regional scale. Species of rupestrian fields have a high N:P ratio leaf (average of 43 for all fields studied), higher than those found in other OCBILs, suggesting a strong limitation by phosphorus. We found average 183 gm.m<sup>-2</sup> for LMA, 12,46 mg.g<sup>-1</sup> and 0,36 mg.g<sup>-1</sup> to P leaf. The results obtained suggests that rupestrian fields should also be classified as OCBILs, status wich would require greater attention to these fields still little studied and already threatened ecologically.

Keywords: rupestrian fields, OCBILs, root adaptations, cluster roots, N:P ratio, foliar P, foliar N, cerrado, LMA, soil analysis, mineral nutrition in plans

## **Introdução**

Com aproximadamente 2 milhões de km<sup>2</sup> (Ratter et al.,1992) e ocupando 21% do território nacional, o Cerrado é o segundo maior bioma brasileiro, perdendo em tamanho somente para o bioma amazônico (Borlaug, 2002). Ele figura entre as mais ricas savanas do mundo, com mais de 12.000 espécies de plantas vasculares e mais de 2.500 espécies conhecidas de vertebrados (Oliveira & Marquis 2002, Mendonça et al., 2008). A flora do cerrado existente nos dias atuais se desenvolveu sobre solos muito antigos, intemperizados, ácidos, pobres em nutrientes e com concentrações elevadas de alumínio e ferro (Haridasan, 1982).

Considerado como a última fronteira agrícola do planeta (Borlaug, 2002), o cerrado brasileiro já teve sua cobertura vegetal reduzida em mais de 37% (Felfili et al., 2002), acarretando numa significativa perda de biodiversidade. Isso é agravado quando consideramos o fato que as espécies não possuem uma distribuição espacial homogênea, ficando restritas a pequenos espaços dentro do bioma (Felfili et al.1997). Outro fator que contribui para significativa perda de biodiversidade desse bioma é a sua pequena área legalmente declarada como Área de Proteção Ambiental – somente 1,1% e 2,5% declarados como Áreas de Preservação Permanente (Felfili &Silva Júnior 2001).

Por ocupar um vasto domínio, o bioma compreende vários tipos de ecossistemas que podem variar desde formações estritamente campestres até formações florestais, além de várias fisionomias savânicas (Eiten, 1977; Ribeiro et

al., 1981; Sarmiento, 1983). Campos rupestres representam uma das formações vegetais do bioma Cerrado com maior diversidade de espécies e número de endêmismos. Ocorrem principalmente nas áreas mais elevadas da Serra do Espinhaço, a principal cadeia montanhosa do Planalto Central, nos Estados de Minas Gerais, Bahia e em disjunções da mesma cadeia (Giulietti & Pirani 1988). Muito antiga, a formação da Serra do Espinhaço possui sua origem datada do pré-cambriano (Saadi, 1995) e é composta, em sua maior parte, por arenitos (pré-cambriano) e rochas metamórficas (formada na parte leste do Escudo Cristalino Brasileiro, de formação mais recente, a partir do Paleozóico). Os campos rupestres ocorrem basicamente nos grandes complexos orográficos, como Serra da Canastra, Serra Geral, e, especialmente, Cadeia do Espinhaço, onde fica contida a maior parte dessa fitofisionomia.

A flora encontrada nos campos rupestres não pode ser encontrada em nenhuma outra paisagem no Brasil (Giulitti & Pirani, 1988). Essa composição florística única se deve, em parte, às peculiaridades dos condicionantes abióticos. Características topográficas, edáficas e climáticas selecionaram ao longo do tempo espécies com características únicas, propiciando ao ecossistema um alto grau de convergência morfológica, diversidade e, ao mesmo tempo, endemismo (Harley & Simmons 1986; Giulietti et al., 1987; Giulietti & Pirani, 1988; Harley, 1988, Pirani et al. 1994, Stannard 1995). As plantas nessas paisagens vivem sobre solos arenosos ou pedregosos, ocorrendo também diretamente sobre rochas. A vegetação é composta principalmente por espécies das famílias Poaceae, Cyperaceae, Eriocaulaceae e Xyridaceae (dessas, as duas últimas

ocorrem quase que exclusivamente nesse tipo de vegetação). Há também presença de pequenas árvores, arbustos e subarbustos das famílias Velloziaceae, Rubiaceae, Fabaceae, Asteraceae, Melastomataceae, Myrtaceae e Malpighiaceae (Costa, 2005). Mais uma vez, salientando a riqueza de espécies desse ecossistema e seu endemismo, Joly (1970) classificou os campos rupestres como os detentores do maior número de espécies endêmicas dentre todos os tipos de vegetação no Brasil, ocorrendo grande número de endemismo de espécies dos mais diversos grupos e de até mesmo alguns gêneros inteiros.

Uma das características singulares dos campos rupestres que permite essa alta diversidade de espécies, grande número de estruturas morfológicas e fisiológicas especializadas e alto endemismo, é seu solo diferenciado. Por ser muito antigo e estar situado em relevo bastante acidentado, o solo sofreu ao longo do tempo um intenso processo de lixiviação, com praticamente nenhuma deposição de material. Formado por basicamente metarenitos, os solos são, via de regra, arenosos. Essas rochas, além de tudo, são bastante resistentes a intemperismos químicos e, portanto, os solos formados são quase sempre muito rasos. Além do fator topográfico, solos arenosos possuem grande porosidade e permeabilidade, não retendo nutrientes e dificultando sua absorção pelas plantas que neles ocorrem. Para sobreviver nessas condições, espera-se que as plantas apresentem uma grande diversidade de adaptações que possibilitem a aquisição e o uso eficiente de nutrientes (Menezes e Giuliette 2000).

Algumas questões importantes podem surgir a respeito de como as plantas interagem com esse tipo de ambiente tão restritivo nutricionalmente. Como se dá o



balanço químico entre essas plantas e o ambiente? A química dessas plantas refletiria as baixas concentrações dos elementos encontrados nos solos, ou estruturas especializadas presentes nas plantas teriam a capacidade de otimizar a obtenção de elementos essenciais e, dessa maneira, alterar a concentração esperada?

As reações químicas que ocorrem entre a planta e o meio estão sujeitas às leis da conservação da matéria e energia, assim como todas as demais reações químicas que ocorrem na natureza. Os padrões de abundância dos elementos químicos nos organismos são um dos focos principais da estequiometria ecológica. A partir desses elementos e suas abundâncias relativas pode-se obter uma perspectiva do ecossistema e focar os estoques e fluxos de matéria e energia no ambiente (Sternner & Elser, 2002). Mas o que é estequiometria ecológica? Estequiometria ecológica seria então a ciência que estuda o balanço das múltiplas substâncias químicas nas interações e processos ecológicos nos mais diversos níveis de complexidade, indo desde organelas até ecossistemas inteiros (Sternner & Elser, 2002).

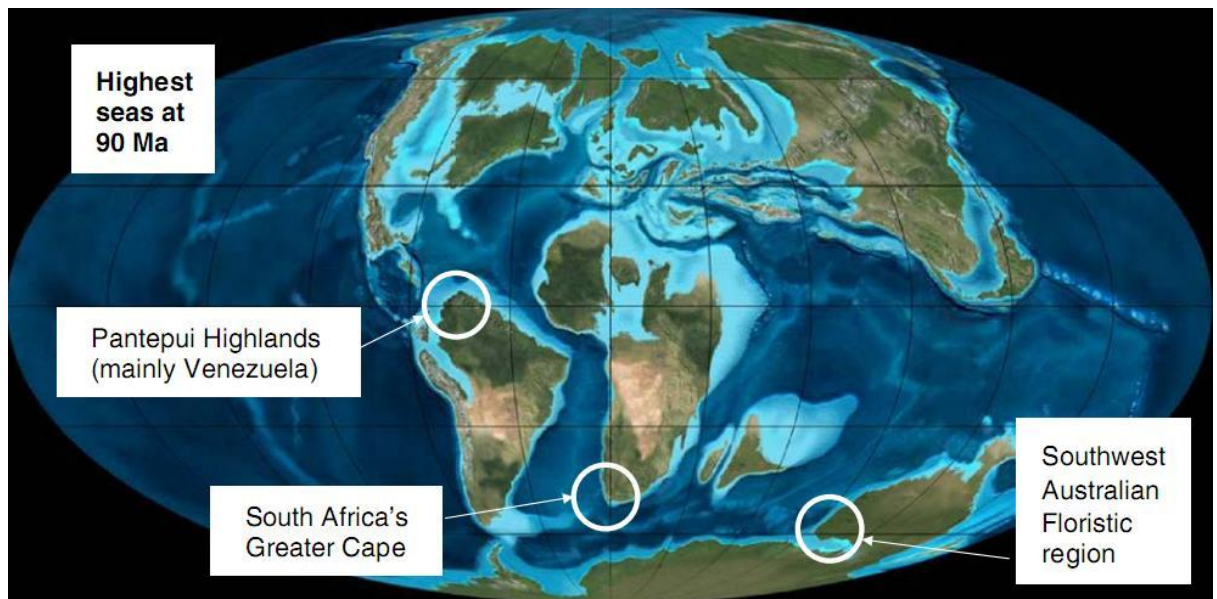
Geralmente, os estudos que envolvem estequiometria ecológica enfocam os elementos C, N e P, por um motivo muito simples: são os elementos envolvidos em ciclos geoquímicos e na composição atmosférica, tendo influência forte e direta sobre a biota (Wetzel, 2001; Begon et al., 2006), e também por serem os principais constituintes das biomoléculas. Tais biomoléculas possuem concentrações distintas destes três elementos, o que irá refletir nas razões C:N:P

dos organismos (Elser et al., 1996; Sterner & Elser, 2002). Organismos diferentes, com mecanismos/adaptações diferentes às mesmas condições, apresentariam razões C:N:P diferentes entre si e entre eles e o meio abiótico em que vivem.

William A. Reiners, em 1986, lançou as idéias base dessa ciência, ao propor o uso da estequiometria dos seres vivos como uma maneira de conectar matéria e energia nos ecossistemas. Tais idéias consistiam em: 1- Grupos de organismos afins possuem razões estequiométricas semelhantes; 2- Há diferenças na forma pela qual os organismos obtêm o elemento limitante para síntese de nova biomassa, as quais foram moldadas ao longo da evolução; 3- Os organismos sofrem restrições pelos elementos essenciais limitantes; 4- As trocas elementares, isso é, as reações mais comuns e fundamentais, entre biomassa e meio irão afetar a disponibilidade dos elementos presentes nesse meio; 5- Os ciclos biogeoquímicos podem ser afetados de forma direta pelos seres vivos. Tais idéias serviram de alicerce para todo o pensamento da ecologia estequiométrica e suscitaram novas idéias e pensamentos.

Recentemente, Lambers et al. (2010) propôs uma classificação para paisagens com solos muito antigos, pobres em nutrientes, cujo clima permanece estável por um longo período de tempo (OCBILs - old, climatically buffered, infertile landscapes). Os solos dos OCBILs são, além de antigos e pobres, bastante lixiviados. OCBILs possuem certas características peculiares, que os separam dos demais ecossistemas; são regiões de alta biodiversidade, associada a uma longa história evolutiva, sem grandes distúrbios tectônicos ou glaciações.

Essa falta de distúrbios maiores permitiu a coexistência de espécies da Gondwana e do Terciário com espécies mais recentes, o que proporcionou a esses locais a riqueza de espécies encontradas atualmente (Hopper & Gioia 2004). Lambers (2010) identificou duas regiões no mundo como OCBILs: o sudoeste da Austrália e a região do Cabo na África do Sul, ambas regiões consideradas como hotspots de biodiversidade (Myers et al., 2000; Forest et al., 2007). Hooper, 2009 ainda inclui mais uma região do globo nessa categoria: o Pantepui, nos Escudos das Guianas, localizado principalmente na Venezuela.



(Fonte: Hooper, 2009)

Figura 1 – Regiões do globo consideradas como OCBILs atualmente

Fósforo (P) e nitrogênio (N) são os nutrientes que mais frequentemente limitam a produtividade primária em ecossistemas terrestres (Vitousek & Howarth, 1991; Elser et al., 2007). Em paisagens mais recentes, o nutriente que limita a produtividade primária é o N, porém, em solos antigos e lixiviados, como é o caso

dos campos rupestres e dos OCBILs, o P passa a ser o elemento mais limitante (Lambers et al., 2008; 2010; Selmants & Hart 2010). Isso acontece devido ao ciclo do P, que entra nos ecossistemas a partir da degradação das rochas e que aparece principalmente na forma de fosfato ( $PO_4^{3-}$ ). O processo que disponibiliza o fósforo para o ambiente é simples: rochas são degradadas, as plantas assimilam o fósforo que estava indisponível nas rochas através do sistema radicular e o mineral é então disponibilizado e incorporado aos tecidos autótrofos e heterótrofos. A decomposição de tais tecidos devolve o P ao solo por mineralização microbiana, que é então escoado e levado para os assoalhos oceânicos, onde não é reciclado por milhões de anos e fica, portanto, indisponível, até que eventos tectônicos reincorporem o P às rochas novamente e o tragam de volta.

Essa característica de ambientes pobres, onde o P é limitante, pode ser notada através de vários atributos morfofisiológicos presentes nas comunidades vegetais que habitam tais regiões, selecionados devido às pressões particulares dessas regiões, como: baixas concentrações de P e N foliar, alta razão N:P foliar e a massa foliar por unidade de área (MFA; do inglês LMA – leaf mass per area). Trabalhos clássicos, como o de Alvim & Araújo (1952), Arens (1958) e Goodland (1971) destacam a infertilidade dos solos do cerrado de forma geral (infertilidade bastante relacionada também às grandes concentrações de alumínio) e a relação com atributos foliares, como o escleromorfismo e baixas concentrações de nutrientes nas folhas de espécies nativas associadas a esses solos distróficos (Haridasan, 1987, 1992; Araújo & Haridasan, 1988).

Os padrões de concentração de N e P foliar são afetados por vários fatores, como o clima, tipo de solo, tipo de vegetação e história geológica da paisagem (Stock et. al., 2011). Geralmente, P e N foliar são encontrados em maiores concentrações em plantas com modo de vida herbáceo e em plantas decíduas do que em espécies de porte arbóreo e sempre-verdes, embora a razão N:P não apresente diferença significativa entre formas de vida (Güsewell, 2004; Kerkoff et. al., 2005). A forma de vida também influencia nos valores de LMA (Pooter et. al., 2009), pois uma planta herbácea ou decídua não iria investir em folhas a mesma energia despendida por plantas perenes, uma vez que esse investimento energético não duraria mais que um ano. Desse modo, o LMA em plantas herbáceas e decíduas apresenta-se menor.

Plantas geralmente reduzem a quantidade de fósforo foliar em resposta à baixa disponibilidade do mesmo no solo (Crews et al., 1995; Richardson, Allen & Doherty, 2008; Fyllas et al., 2009; Hidaka & Kitayama, 2009; Lambers et al., 2010). Isso leva à hipótese de que em solos pobres em nutrientes, espera-se que os níveis de P foliar sejam baixos, e, conseqüentemente, a razão N:P alta, quando comparado com comunidades onde o solo seja mais rico ou mais recente (Lambers et. al., 2010). Baixa concentração de fósforo foliar é relacionada com vários outros atributos foliares, incluindo uma baixa taxa fotossintética de assimilação de carbono (Wright et al., 2004), um LMA mais alto (Wright, Reich & Westoby 2001; Fyllas et al. 2009), uma razão N:P mais alta, como já citado anteriormente (Elser et al. 2010; Reich et al. 2010), e uma eficiência de reabsorção maior, que é a taxa de redução do conteúdo de P foliar entre folhas verdes e

senescentes (Kobe, Lepczyk & Iyer, 2005). A baixa taxa fotossintética de assimilação de carbono, por sua vez, também é associada com a combinação de um alto LMA e baixas concentrações de N e P foliar (Wright et al., 2004; Hidaka & Kitayama, 2009).

Plantas tolerantes a estresse, que crescem em solos pobres em nutrientes, têm, em geral, folhas resistentes e grossas, com altos LMAs e maior longevidade (Reich et al., 1991; Ellsworth & Reich, 1996). Isso porque nesses ambientes pobres em nutrientes é energeticamente mais viável investir em durabilidade da folha do que sintetizar novas folhas, com novos tecidos e organelas.

A relação da concentração de N foliar não parece ser tão direta quanto a de P. Baixas concentrações de N foliar em ecossistemas limitados por P são devidas, principalmente, ao alto LMA apresentado nessa situação pelas plantas em geral. Esse alto LMA atua diluindo os nutrientes na folha, conseqüentemente diluindo a concentração do N, simplesmente pelo fato de haver mais tecido estrutural em relação ao tecido fotossintético. Mas o N também fica menos disponível em solos muito antigos e é provável que esse fator também contribua para baixas concentrações de N foliar (Lambers et al., 2008; 2010). Nessas paisagens, as concentrações de N foliar mostram uma tendência similar ao P, porém os valores das concentrações de N foliar não são tão baixos quanto os de P. Há ainda evidências de que a planta regula a absorção de nitrogênio em função da absorção de fósforo (Lambers et al., 2010).

O crescimento de plantas na Califórnia mediterrânea, no Chile, na França, na Grécia e na China é mais fortemente limitado por N do que por P. No entanto, o mundo em geral mostra valores de razões N:P que sugerem que a produtividade em várias partes do mundo é limitada por P também e não só por N (Lambers et al., 2010). Somado ao fato de que existe um interesse crescente em nitrogênio e fósforo como fatores limitantes em produtividade de ecossistemas terrestres, existe outro grande interesse emergindo sobre os mecanismos de absorção e uso de P por espécies adaptadas a regiões com solos extremamente pobres, por causa do esgotamento das reservas mundiais de fósforo (Vance et al., 2003; Lambers et al., 2006; Cordell et al., 2009).

Fósforo é essencial para o tipo de produção de alimentos adotado atualmente e, no entanto, as reservas naturais desse elemento estão sendo esgotadas rapidamente. A principal fonte de fósforo é o fosfato encontrado em rochas. No entanto, estima-se que as reservas mundiais de fósforo estejam esgotadas nos próximos 50-100 anos (Steen, 1998; Smil, 2000b; Gunther, 2005). A indústria de fertilizantes já reconhece que a qualidade das reservas está declinando e que os custos de extração, processamento e transporte estão aumentando (Runge-Metzger, 1995; Driver, 1998; Smil, 2000b; EcoSanRes, 2003). Mais do que nunca se fazem necessários novos e eficientes métodos de produção de alimentos, no tocante ao uso de fósforo e, o conhecimento de plantas nativas em ecossistemas com solos antigos, pode ajudar a solucionar essa grande questão (Ryan et al., 2009).

As principais adaptações necessárias para que as plantas consigam sobreviver em ambientes de solos antigos e pobres em minerais são relacionadas aos seus sistemas radiculares (Lambers et al. 2008). Fungos micorrízicos fazem associação com a maioria das plantas superiores (Smith e Read, 2008), em geral, seu papel é o de aumentar a superfície de contato das raízes e "forragear" o P disponível em solução no solo, mas que as plantas não têm acesso, ou por estarem muito longe dessa fonte, ou por estarem em solos com partículas muito pequenas e que as plantas não conseguem alcançar (solos compactados, por exemplo). Nesse caso, há P disponível no solo, mas ele não está disponível para a planta devido a barreiras físicas. Em solos muito pobres, o pouco P presente no solo geralmente está indisponível, encontrando-se muitas vezes em sua forma insolúvel ou até mesmo em concentrações tão baixas que sua absorção se torna extremamente difícil (Lambers et al. 2008). As plantas que possuem adaptações radiculares são capazes de minar esse fósforo através da liberação de exsudatos, tornando o P solúvel novamente e absorvível (Lambers et al., 2008, 2010). As adaptações radiculares se tornam especialmente importantes em OCBILs porque existe uma demanda conflitante entre o recurso obtido pela planta através da associação com o fungo e a energia gasta para manter a colônia. Os fungos são nutridos por compostos fotossintetizados pelas plantas (açúcares) e essa relação só é energeticamente viável para a planta em ambientes com solos relativamente ricos. Porém, à medida que o solo vai se tornando mais pobre em nutrientes, a aquisição dos mesmos fica tão baixa que a relação antes mutualística passa a ser uma relação de competição e a associação não é mais vantajosa.



Lambers (2008) elaborou então um modelo hipotético no qual teorisa a respeito da distribuição mundial de plantas segundo as suas estratégias de aquisição de nutrientes pelas raízes. Segundo ele, à medida que o solo vai se tornando mais velho (e com menores concentrações de N e P), associações das raízes das plantas com fungos se tornam raras e aumenta a abundância de plantas com especializações radiculares como “cluster roots (CR)”. O termo “cluster root” refere-se a uma região da raiz principal ou secundária lateral, onde muitas pequenas raízes são produzidas em um grupo compacto, dando a aparência de uma escova ou mesmo um tufo de algodão. A morfologia das CRs varia muito entre as espécies e podem ser simples, complexas e compostas. A produção de tais raízes é estimulada em ambientes com baixos níveis de fosfato (Walker & Patê 1986; Skene et al. 1996) e acredita-se que elas sejam responsáveis por aumentar a absorção de fosfato em diferentes maneiras: pela produção de agentes redutores, íons de hidrogênio, agentes quelantes e fosfatases, assim como exudatos da raiz (Gardner et al. 1982). A falta de micorrizas em plantas com CR também pode indicar que os seus papéis são semelhantes. Outras adaptações semelhantes radiculares também já foram observadas em plantas que vivem nesse mesmo tipo de ambiente, como raízes dauciformes, que são muito semelhante às CR, porém possuem uma morfologia distinta. E o Sand Bindig, ainda não muito bem estudado, que consiste na liberação de alguma espécie de exsudato pela raiz que adere o solo próximo à mesma, aumentando assim a superfície de contato e, conseqüentemente, a absorção de nutrientes.

## **Objetivos**

O trabalho têm três objetivos: 1) testar o modelo proposto por Lambers et al (2008) numa escala territorial regional, para avaliarmos como variam as estratégias de aquisição de nutrientes (colonização por fungos micorrízicos versus especializações radiculares) em um gradiente de concentração de P no solo; 2) avaliar como as adaptações radiculares (ausência de colonização por fungos micorrízicos) alteram as relações estequiométricas do N e P foliar; 3) avaliar se os campos rupestres podem ser considerados OCBILs mediante uma análise comparativa entre um conjunto de caracteres morfofisiológicos das plantas e características físico-químicas do solo de comunidades vegetais do Oeste da Austrália e região do Cabo na África do Sul.

## **Hipóteses**

1) A porcentagem de colonização das raízes por fungos micorrízicos das espécies dominantes aumentará de acordo com a [P] do solo; . 2) A concentração de P será maior nas folhas do que no solo, característica da mudança estequiométrica esperada, devido à otimização da retirada e uso do P do solo pelas adaptações das plantas presentes nesses locais. 3) Apesar de ocorrerem sob outro tipo de clima, os atributos morfofuncionais relacionados com o uso de nutrientes da vegetação dos campos rupestres serão semelhantes aos das vegetações dos Fynbos, na região do Cabo na África do Sul e do Kwongan, no

Oeste da Austrália, como consequência da semelhança edáfica (solos pobres em nutrientes).

## **Material e Métodos**

### Áreas de estudo e seleção das espécies

Para representar um gradiente com concentrações crescentes de nutrientes, em particular P, escolhemos seis áreas com tipos de solos contrastantes em três áreas de proteção na Cadeia do Espinhaço: Parque Estadual do Rio Preto (PERP), Parque Estadual da Serra do Cabral (PESC) e Parque Nacional da Serra do Cipó (PNSC). Cada área foi classificada de acordo com o tipo de solos e vegetação predominante: campos de cerrado sobre areiões (mais pobres), campos de cerrado sobre latossolo com lateritas (concentrações intermediárias) e campos úmidos (mais matéria orgânica e maiores concentrações de nutrientes). Para cada tipo de terreno tivemos 2 pontos de coleta. Os areiões se situam no PERP (18°05'20"S, 43°20'40"W) e PESC (17°42'28"S, 44°11'35"W), os campos de cerrado no PNSC (19°16'12.65"S, 43°39'37.73"W e 19°16'27.95"S, 43°40'33.10"W) e os campos úmidos no PERP (18°05'28"S, 43°20'30"W) e PESC (17°42'28.87"S, 44°11'29.86"W). As respectivas altitudes são: 849 m, 1029 m, 787m, 871 m, 830 m, 1024 m (Tabela 1, Figura 2).

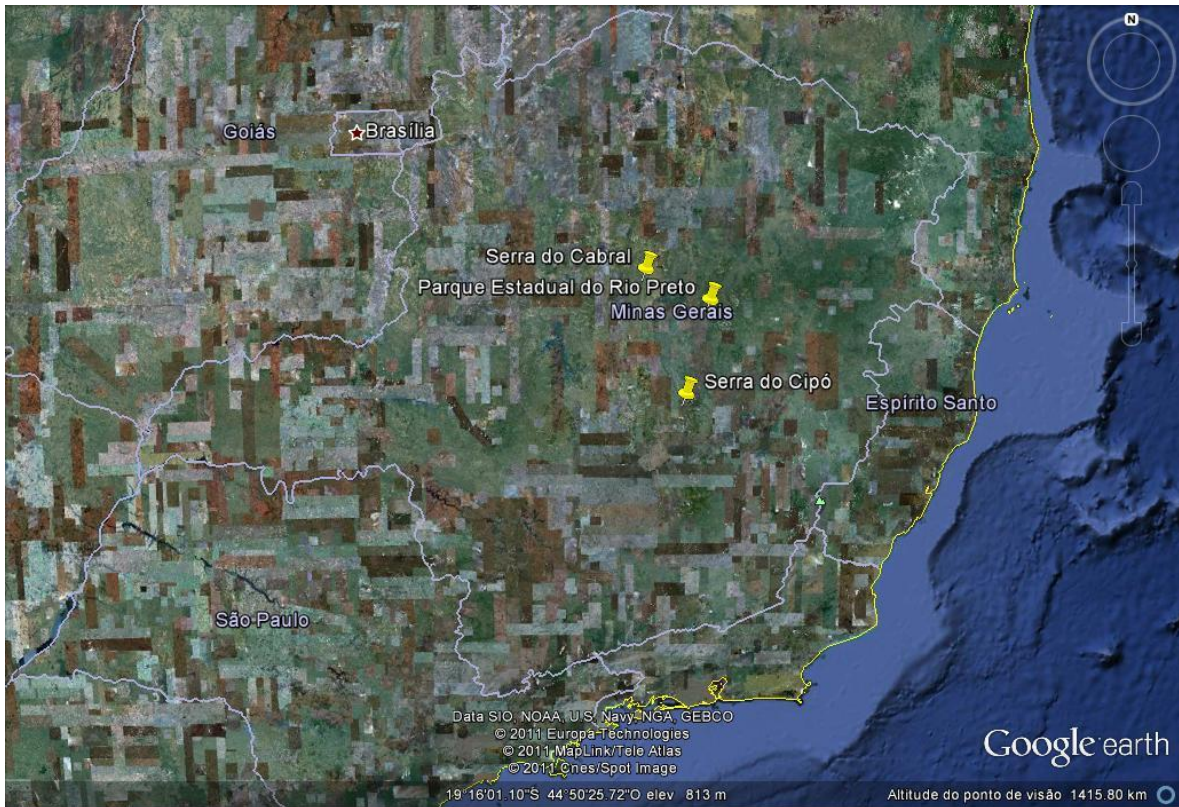


Figura 2 – Locais de coleta. Pontos amarelos na figura representam os sítios escolhidos como campo. Na Serra do Cabral existem dois pontos: Areião Cabral (AC) e Campo úmido Cabral (CUA). No Parque Estadual do Rio Preto outros dois campos: Areião do Deco (AD) e Campo úmido Rio Preto (CUR). Na Serra do Cipó os dois últimos: Cerrado Cipó I e II (C1 e C2)

Tabela 1- Áreas de estudo com nome comum e código das áreas compreendidas nesse estudo. Os nomes das reservas são referentes às unidades de conservação (Parque Nacional da Serra do Cabral; Parque Nacional da Serra do Cipó e Parque Estadual do Rio Preto). Todas as áreas estão localizadas no estado de Minas Gerais, Brasil. A última coluna divide as áreas dentro de três categorias, denominadas: Sand (areiões), Swamp grasslands (campos úmidos), com o solo também composto principalmente por areia, mas com acumulação de matéria orgânica e Shrublands (áreas de cerrado). Em todos os locais o solo é composto basicamente por quartzito e arenito.

Common site name	Reserve	Site code	GPS location	Landscape
Areião Cabral	Cabral	AC	S17°42' W44°11'	Sand
Cabral's swamp grassland	Cabral	CUC	S17°42' W44°11'	Swamp grasslands
Cerrado Cipó I	Cipó	C1	S19°16' W43°39'	Shrublands
Cerrado Cipó II	Cipó	C2	S19°16' W43°40'	Shrublands
Deco's area	Rio Preto	AR	S18°05' W43°20'	Sand
Rio Preto's swamp grassland	Rio Preto	CUR	S18°05' W43°20'	Swamp grasslands



Figura 3 – Visão de dois campos de coleta do presente trabalho: Areião Cabral (região branca da foto devido à presença de areia) e, um pouco mais ao fundo, antes da formação arbórea, o Campo úmido Cabral. Serra do Cabral – MG.

A Serra do Espinhaço Meridional (SdEM), região onde o estudo em questão se insere, situa-se na faixa do clima tropical subquente. Seu clima é determinado pelos parâmetros normais do zoneamento climático do globo terrestre (latitude, longitude e continentalidade), mas fortemente influenciado pelo fator orográfico, já que esta cordilheira apresenta uma altitude média de 1.250 metros acima do nível do mar (IBGE 1997).

O clima do SdEM é mesotérmico, Cwb (temperado úmido com inverno seco) de acordo com a classificação estabelecida por Köppen. Possui verões brandos e úmidos de outubro a abril com invernos mais frescos e secos nos meses de junho a agosto. A precipitação média anual varia de 1.250 a 1.550 mm e a temperatura média anual situa-se na faixa 18° a 19° C. A insolação anual é elevada, mostrando média de 2.203 horas/ano – condicionando uma importante evapotranspiração potencial com valores médios anuais de 776 mm (Neves et al. 2005). A umidade relativa do ar é quase sempre elevada, revelando médias anuais de 75%.

Todas as zonas externas (periféricas) da Serra do Espinhaço mostram um significativo aumento da temperatura média anual e, nas direções norte-noroeste e nordeste, ocorre também significativa queda na precipitação média anual e mesmo variações nos regimes de chuvas. No médio Rio Jequitinhonha, por exemplo, a média de temperatura anual supera os 24°C (Uhleim 1991). Nas direções acima mencionadas, o clima torna-se rapidamente semi-árido. Os dados descritos desse trabalho foram obtidos na estação meteorológica de Diamantina,

na Estação Gouveia e informações sobre o clima da região publicados pelo IBGE (1977).

A estação chuvosa possui média de precipitação anual de 223 mm, enquanto que a estação seca, que ocorre durante o inverno, possui média de 8 mm. As médias de temperatura durante o verão são superiores a 22 °C, podendo atingir facilmente os 35°C nos meses de outubro a março. Já no inverno não é incomum as mínimas atingirem os 4°C no mês de julho.

A SdEM tem sua origem datada do pré-cambriano. Toda a região desse estudo trabalho se situa na formação rochosa do super grupo espinhaço, que tem como principal característica geológica a predominância absoluta dos quartzitos em toda sua extensão, formando uma cobertura rígida que é, no entanto, densamente fraturada e cisalhada (Saadi, 1995). A maioria das rochas encontradas na região são formadas por metarenitos, característica responsável por formar solos em regra essencialmente arenosos e, por serem rochas resistentes aos intemperismos químicos (ataques atmosféricos), mostram-se quase sempre muito rasos (Neves et al. 2005). Agravado pela alta porosidade e permeabilidade, os solos são pobres em nutrientes e, portanto, capazes de sustentarem apenas vegetação que possua características morfológicas que permitam sua sobrevivência a essas condições específicas. Tais características dessas espécies permitem a sobrevivência das mesmas até mesmo em períodos de baixa disponibilidade de água (Menezes e Giuliette 2000).

Por essas características, idade das formações rochosas, tipo de relevo e tipo de solo, tal região foi escolhida para o estudo em questão. O tipo de solo

predominante, tanto nos campos do Parque Estadual do Rio Preto, quanto nos do Parque Estadual da Serra do Cabral são predominantemente solos Litólicos, enquanto que o solo predominante nos campos do Parque Estadual da Serra do Cipó são Cambissolos (IBGE 2005). Solos muito antigos são solos pobres em P e N. Em relevos acentuados predominam as taxas de erosão às de sedimentação e a composição do solo o torna bastante permeável a água e, portanto, mais susceptível à lixiviação.

Em todos os seis campos as amostragens foram realizadas da mesma maneira. Lançamos uma estaca em direção ao meio do terreno e o local de queda da estaca foi considerado como o centro da primeira parcela. A partir dessa primeira parcela, traçamos uma linha reta, onde marcamos as outras parcelas, distantes 15m uma das outras. Ao todo demarcamos 5 parcelas de 25 m<sup>2</sup> por área. Depois de delimitada a área de coleta, fizemos o levantamento completo das espécies presentes dentro das parcelas (tabela 3), a fim de realizar o levantamento florístico das espécies mais abundantes de cada área. Das dez espécies mais abundantes de cada local foram selecionados três indivíduos por espécies para obtermos os atributos foliares e radiculares.

Fizemos uma coleta no inverno, no mês de julho de 2009, e outra no verão, durante os meses de fevereiro e março de 2010, com a finalidade de comparar os resultados entre as estações.

Ao todo foram coletadas amostras de sessenta espécies, as dez mais abundantes de cada local, sendo que alguns sítios tiveram espécies em comum (tabela 3). No Areião do Deco coletamos onze espécies. As espécies foram



identificadas a posteriori com a ajuda de especialistas. Em cada ida a campo (julho de 2009 e fevereiro/março de 2010) foram coletados três indivíduos de cada espécie somando, ao todo, seis indivíduos coletados para cada espécie. Apesar das coletas terem sido feitas no inverno e no verão, os dados dos parâmetros morfofisiológicos não diferiram significativamente entre as estações e, portanto, serão trabalhados sem essa distinção.

#### Análises de solo

Os tipos de solo para cada região foram obtidos através do mapa de solos fornecido pelo IBGE, 2005. Usando o software DIVA-GIS 7.4.0 (Robert Hijimans) foram inseridas as coordenadas geográficas dos pontos de coleta sobre o mapa de solos do Brasil, obtendo dessa forma o tipo de solo pra cada local de coleta.

Amostras de solo, com três profundidades diferentes (0 a 10 cm, 11 a 20 cm e 21 a 30 cm) foram coletadas em todos os campos, no inverno e no verão, a fim de verificar como a disponibilidade de nutrientes varia ao longo do perfil do solo e entre estações. Foram coletadas duas amostras por área. As amostras foram coletadas em sacos de polietileno e colocadas para secar em estufa de circulação de ar a 60°C por, pelo menos, 5 dias. Essas amostras então foram peneiradas para retirada de raízes, folhas e pedras muito grandes e enviadas para análise de macro e micro nutrientes no Laboratório de Análises Químicas, no Departamento de Ciências do Solo, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” – ESALQ. Lá, as amostras foram homogeneizadas e passaram por peneira de 2 mm.

Para análise de acidez foi utilizado o método pH em CaCl<sub>2</sub> (acidez ativa) Método: CaCl<sub>2</sub> 0,01 mol.L<sup>-1</sup>. Este método se baseia na medida da atividade de hidrogênio com eletrodo combinado de vidro e referência, na suspensão de terra em CaCl<sub>2</sub> 0,01 mol.L<sup>-1</sup>, na proporção de 1:2,5.

Para determinação da quantidade de matéria orgânica (M.O.), foi utilizado o método Colorimétrico, que se baseia na determinação da quantidade de M.O. pela sua oxidação a CO<sup>2</sup> por íons dicromato, em meio fortemente ácido. Determina-se a quantidade de íons Cr(III) por colorimetria, medindo-se a intensidade da cor esverdeada produzida por esses íons em solução. A determinação por colorimetria requer a montagem de uma curva padrão de calibração, que relaciona as quantidades de M.O. e a absorvância do extrato preparado com dicromato de sódio e ácido sulfúrico.

Para obter os dados sobre alumínio trocável, foi utilizado o método de Titulometria (1 mol.L<sup>-1</sup>). A solução de KCl 1 mol.L<sup>-1</sup>, por ser um sal neutro, possui a capacidade de extrair apenas cátions ligados eletrostaticamente com colóides do solo (cátions trocáveis). Assim, esta solução é utilizada para extração de Al trocável, sendo a quantificação realizada pelo emprego de solução de NaOH 0,025 mol.L<sup>-1</sup>.

Para análise de Fósforo, Potássio, Cálcio e Magnésio, o método utilizado foi o de Resina trocadora de íons. A determinação dos teores disponíveis de P, K, Ca e Mg em amostras de solo é feita com uma mistura de resinas (catiônica e aniônica) trocadoras de íons, saturadas com bicarbonato de sódio. Após o processo de extração, a resina é passada em solução de NaCl (1 mol.L<sup>-1</sup> e HCl

(0,1 mol.L<sup>-1</sup>) para uma solução de NH<sub>4</sub>Cl (0,8 mol.L<sup>-1</sup> e HCl (0,2 mol.L<sup>-1</sup>). A quantificação do P é realizada por colorimetria; do K por fotometria de chama e dos íons Ca e Mg por espectrofotometria de absorção atômica.

Para análise de Fe, Mn, Cu e Zn, foi utilizado o método DTPA em pH 7,3. O princípio do método é a complexação dos metais. O agente quelante reage com os íons livres de Cu, Fe, Mn, Zn em solução, formando complexos solúveis, o que resulta em redução da atividade dos metais livres em solução. Em resposta, íons desses metais desorvem da superfície do solo ou dissolvem da fase sólida para reabastecer a solução do solo. A quantidade de metais quelados que acumula na solução durante a extração é função das atividades desses íons livres na solução do solo (fator intensidade) da habilidade do solo em reabastecer a solução (fator capacidade) da estabilidade do quelato e da capacidade do quelante em competir com a matéria orgânica pelo íon. As determinações dos elementos são realizadas por espectrofotometria de absorção atômica em chama (AAS). (Raij et al., 2001)

Para obter os conteúdos de C e N presentes no solo, em porcentagem de massa seca, as amostras foram pesadas seguindo os seguintes critérios: solos mais pobres e solos mais profundos tiveram maior quantidade de amostra, procedimento escolhido para evitar erros na análise, já que amostras muito pequenas de solos muito pobres podem não conter certos elementos presentes no solo ou os contendo em quantidade muito abaixo da encontrada *in situ*. Os areiões, por serem os campos mais pobres, tiveram todas as amostras pesadas em, aproximadamente, 100 mg. Os campos de cerrado, por serem os campos com concentrações intermediárias de nutrientes e os campos úmidos, que foram

os mais ricos em nutrientes tiveram as amostras pesadas segundo os dados na tabela abaixo:

Tabela 2 – Profundidade de solo coletada e respectiva quantidade de amostra analisada em laboratório para a determinação da concentração de C e N.

	Profundidade (cm)	Massa (mg)
Campos de Cerrado	0 a 10	30 a 40 mg
	10 a 20	40 a 50 mg
	20 a 30	50 a 60 mg
Campos Úmidos	0 a 10	40 a 50 mg
	10 a 20	50 a 60 mg
	20 a 30	60 a 70 mg

As amostras foram então individualizadas em capsulas de estanho e enviadas para o CENA (Laboratório de Ecologia Isotópica), onde foram analisadas em um espectrômetro de massas (Finigan DeltaPlus), acoplado a analisador elementar Carlo Erba. Os padrões comparativos utilizados foram o ar atmosférico para o nitrogênio e o Pee Dee Belemite para o carbono.

#### Medidas de parâmetros foliares

Foram coletadas amostras de folhas das espécies selecionadas em ambas as estações, 3 indivíduos de cada espécie por estação, totalizando 6 indivíduos por espécie. O número de folhas não foi padronizado, já que os tamanhos e as formas variavam muito entre as espécies e tínhamos o intuito de coletar material suficiente para as análises posteriores (análise de P, N, etc). Dessa maneira, quanto menor o tamanho das folhas, maior foi o número coletado, sendo que o

número mínimo não poderia ser inferior a 3 folhas por indivíduo. Foram coletadas apenas folhas completamente expandidas, sem danos causados por herbívoros ou patógenos. Foram obtidas imagens das folhas ainda frescas com um escaner (CanonScan Lide 25, Canon, China) e as imagens obtidas foram utilizadas para determinação da área foliar com o programa computacional limage J (desenvolvido por Wayne Rasband do Research Services Brand, Maryland, USA). As folhas foram então secas em estufa de circulação de ar a 60°C, por no mínimo 48 horas, e em seguida pesadas. Para calcular o LMA (do português MFA – massa foliar por unidade de área), dividimos a massa seca pela área obtida das respectivas folhas.

Dessas amostras foliares também determinamos o conteúdo de fósforo (P), carbono (C) e nitrogênio (N). As amostras coletadas no inverno e no verão, após secas e pesadas, foram trituradas individualmente em moinhos (MA-048, Marconi, Brasil e M.Micro, MR Manesco & Ranieri LTDA, Brasil). Essas amostras foram enviadas para o Laboratório de Tecidos Vegetais, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, ESALQ, para obtenção dos dados de fósforo ( $\text{g.kg}^{-1}$  de folha). A metodologia envolveu a colorimetria, com digestão nítrico-perclórica e o emprego do método do vanadato-molibdato para desenvolver a cor (Sarruge & Haag, 1974). Para obter os conteúdos de C e N, em relação à massa seca, pesamos de 0,1 a 0,2  $\mu\text{g}$  dessas folhas secas e trituradas, individualmente em capsulas de estanho. A determinação dos conteúdos de C e N foi realizada em um espectrômetro de massas (Finigan DeltaPlus), sendo os padrões utilizados o ar atmosférico para o nitrogênio e o PEE DEE para o carbono. O material foi

analisado no Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA), da Universidade de São Paulo.

#### Atributos radiculares

Raízes foram coletadas somente no verão, quando havia mais disponibilidade de água e, por conseqüência, mais nutrientes disponíveis no solo. Dessa forma poderia haver maior probabilidade de encontramos adaptações radiculares visíveis, já que muitas delas são produzidas pelas plantas quando a mesma encontra uma mancha de nutrientes disponível no solo (Lambers et al. 2008). Para a coleta das raízes, adotamos os seguintes critérios: sempre que possível coletamos o sistema radicular inteiro da planta (herbáceas e algumas arbustivas). No caso de indivíduos arbóreos, coletamos as raízes mais finas, já ramificadas, com menos de 5 mm de diâmetro, dos mesmos indivíduos que já havíamos coletado folhas para determinação dos atributos foliares. Essas raízes foram acondicionadas em frascos contendo álcool a 70 % e enviadas para análise no Laboratório de Microbiologia do Solo – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” ESALQ, para determinação da presença e abundância (porcentagem de colonização) de fungos micorrízicos. A metodologia utilizada foi baseada em Vierheilig et al (1998) e Mosse (1980) e consiste no seguinte protocolo: primeiro as raízes mais novas e finas são escolhidas e lavadas. Após isso é pesada uma certa quantidade (1 grama), separadas em capsulas e identificadas. As cápsulas são então colocadas num Becker contendo KOH 10% e aquecidas em capela e depois autoclavadas. Retira-se o KOH e, depois de lavadas, as raízes são transferidas

para um recipiente contendo HCl 1%. O HCl é então retirado e adiciona-se solução de Tripán blue em lactofenol 0,05%. Aquece-se em capela ou autoclava-se. As raízes coradas são então observadas em microscópio estereoscópico para avaliação da porcentagem de colonização.

#### Análises dos dados

Comparamos os parâmetros de folha, raiz e solo pelo teste de ANOVA, seguida do teste post-hoc de Tukey ( $p < 0,05$ ) para os dados obtidos ou transformados, em escala logarítmica ( $\log$  na base 10) ou raiz quadrada e arco seno, quando não apresentavam normalidade dos resíduos. A normalidade dos resíduos foi conferida pelos testes de Kolmogorov-Smirnov e Lilliefors ( $p > 0,05$ ). Para as comparações entre os locais para os atributos MFA, N foliar e P foliar, foi usado o teste não paramétrico de Kruskal Wallis. Para todos os testes, com exceção da PCA, foi utilizado o software Statistica 8.0 (StatSoft, Inc. - USA).

Para a análise da PCA foi usado o programa Fitopac v.2 (Shepherd) e os dados, devido à grande amplitude de valores, foram transformados no mesmo programa através de um ranging.

## Resultados

### Composição físico-química dos solos

Os solos dos locais de coleta representaram um gradiente de concentração do elemento nitrogênio (Tabela 3, Figura 4), nessa ordem: areiões, menos nitrogênio, campos úmidos, com níveis médios e as áreas de cerrado com as maiores concentrações desse elemento (Teste ANOVA:  $F=2,81$  e  $p < 0,001$ ).

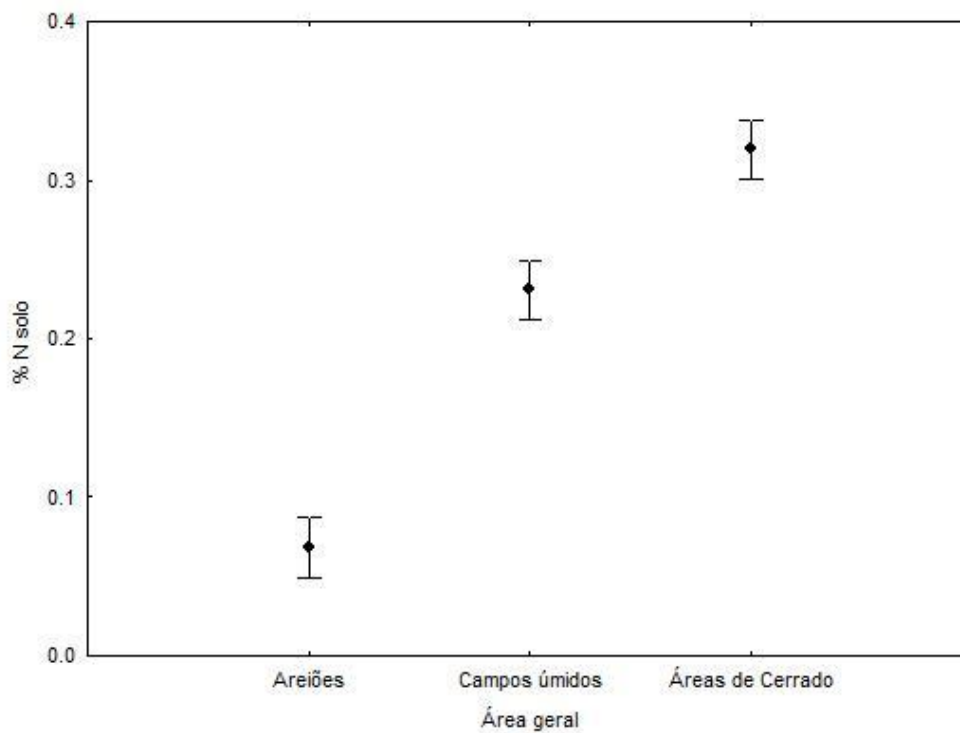


Figura 4 – Porcentagem N no solo para as diferentes comunidades estudadas. As barras verticais representam um intervalo de confiança de 95%.

Encontramos uma média geral de 3 mg de P por kg de solo analisado. Em relação ao P no solo, os areiões apresentaram menor concentração do elemento que as outras áreas ( $H = 25,2$  e  $p = 0,000$ ) (Tabela 3, Figura 5)



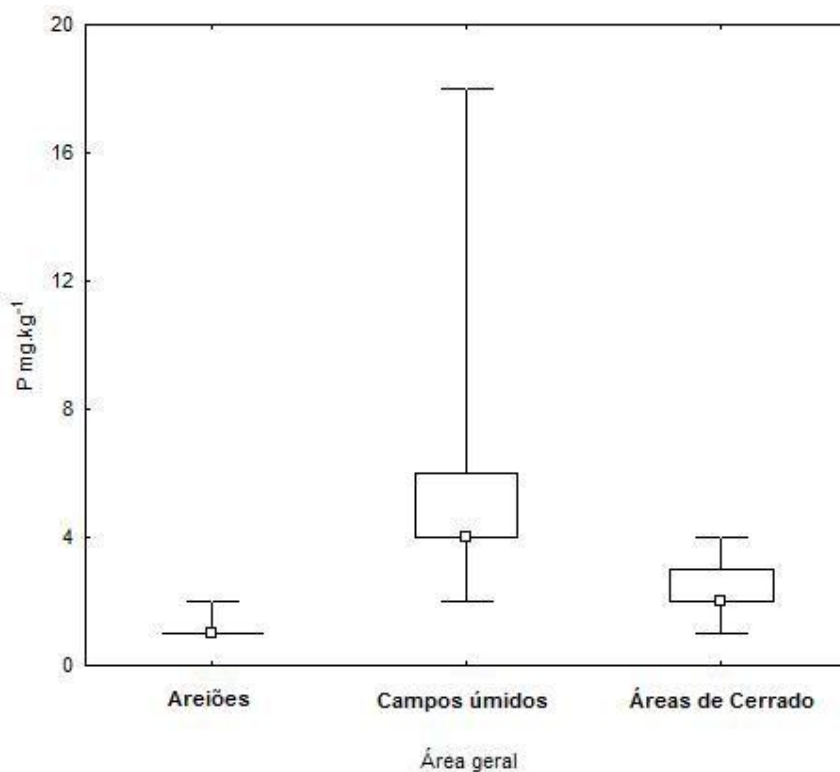


Figura 5 - Comparação do P do solo para as três grandes áreas estudadas. Os quadrados pequenos representam a mediana. Os retângulos representam os quartis (25 a 75%) e as barras verticais compreendem os valores máximos e mínimos.

Todos os solos se apresentaram ácidos, com valores de pH entre 3,1 e 3,9. Os areiões foram as áreas com menor concentração de matéria orgânica, com médias de 3,0 e 3,2 mg.kg<sup>-1</sup>. Dentre as áreas, areiões e campos úmidos apresentaram baixo teor de argila e silte (entre 2,5 a 3,5%) e as áreas de cerrado apresentaram maior teor desses elementos (15% e 6%). Potássio, cálcio, magnésio, enxofre, zinco e manganês não diferiram significativamente entre os locais. Boro e cobre são os elementos que tiveram as menores concentrações encontradas em todas as áreas. O elemento químico cuja concentração mais variou entre os campos de coleta foi o ferro (de 3 a 144,7 mg.kg<sup>-1</sup>). A

concentração de alumínio variou de 1,2, no Areião Cabral (AC) a 19,3 mg.kg<sup>-1</sup> no Cerrado Cipó I (C1) (tabela 3).

Tabela 3– Análises químicas e físicas do solo. AD representa Areião do Deco, AC Areião Cabral, CUR Campo úmido Rio Preto, CUC Campo úmido Cabral, C1 Cerrado Cipó I e C2 Cerrado Cipó II Cada valor representa a média de 6 amostras. Os valores referentes a Areia, Silte e Argila foram obtidos através de dados de Campos et al, 2011 (dados ainda não publicados). No caso das áreas CUC, C1 e C2, os valores também foram obtidos por Campos et al, em áreas próximas com solos semelhantes. A unidade das amostras, mg.kg<sup>-1</sup>, são referentes a mg do material analisado por kg de solo. OM é referente à matéria orgânica. Números entre parêntesis compreendem os erros padrões.

Site	pH	OM	Sand	Silt	Clay	Resin P	N	K	Ca	Mg	Al	S	Cu	Zn	Mn	Fe	B
Code		mg. kg-1	%	%	%	mg. kg-1	mg. kg-1	mg. kg-1	mg. kg-1	mg. kg-1	mg. kg-1	mg. kg-1	mg. kg-1	mg. kg-1	mg. kg-1	mg. kg-1	mg. kg-1
AD	3.7 (0.1)	3.0 (0.8)	94.5	2.5	3.0	1.0	55.5 (1.8)	0.1	1.3 (0.3)	1.0	1.3 (0.2)	3.0	0.0	0.1 (0.0)	0.1 (0.1)	3.0 (0.9)	0.0
AC	3.9 (0.1)	3.2 (9.1)	94.7	2.3	3.0	1.2 (2.2)	52.9 (0.4)	0.1 (0.2)	1.0 (0.0)	1.0	1.2 (2.2)	2.3 (0.2)	0.0	0.6 (0.2)	0.1 (0.3)	3.2 (31.3)	0.0 (0.0)
CUR	3.1 (0.1)	27.5 (0.8)	93.5	3.5	3.0	7.3 (0.2)	393.4 (18.7)	0.5	1.0 (0.0)	1.0	11.8 (0.2)	3.7 (0.2)	0.0	0.3 (0.5)	0.5 (0.0)	93.5 (1.0)	0.1
CUC	3.9 (0.1)	16.8 (2.2)	93.5	3.5	3.0	3.7 (0.3)	743.7 (11.4)	0.2 (0.0)	1.0 (0.0)	1.0	6.0 (0.7)	3.0	0.0	0.6 (0.4)	0.3 (0.0)	39.7 (14.5)	0.0 (0.0)
C1	3.7 (0.0)	17.8 (1.1)	79.0	6.0	15.0	2.8 (0.4)	918.7 (0.5)	1.4 (0.1)	1.5 (0.2)	1.0	19.3 (0.7)	2.8 (0.2)	0.5 (0.1)	0.2 (0.1)	8.0 (1.1)	129.5 (19.5)	0.2 (0.0)
C2	3.8 (0.1)	20.8 (1.6)	79.0	6.0	15.0	2.0 (0.3)	1066.9 (6.7)	1.7 (0.1)	2.0 (0.3)	1.3 (0.2)	16.8 (2.8)	3.0	0.5 (0.1)	0.1 (0.1)	6.5 (2.5)	144.7 (17.8)	0.2 (0.0)

## Principais famílias e formas de vida

As áreas de cerrado foram as que apresentaram maior proporção de espécies arbóreas (40% das espécies amostradas são de porte arbóreo). Já os campos úmidos e os areiões tiveram uma predominância de espécies herbáceas e arbustos (100% das espécies para os campos úmidos e 90,5% das espécies dos areiões). As famílias mais abundantes nos areiões foram Velloziaceae e Cyperaceae. Nos campos úmidos, as predominantes foram Eriocaulaceae, Melastomataceae e Poaceae e, nas áreas de cerrado, as mais abundantes foram Poaceae, Fabaceae e Malphigiaceae (Tabela 4).

## Atributos foliares ([P], [N], N:P e LMA)

Tabela 4– Resultados das análises das folhas agrupados por espécies e por áreas de coleta. Os resultados representam as médias para seis indivíduos de cada espécie. %Col é referente a porcentagem de colonização por fungos micorrízicos nas amostras de raízes. Os resultados de N e P estão em  $\mu\text{g}$  de nutriente. $\text{g}^{-1}$  e se referem ao peso seco da planta. N/a significa não analisado, já que algumas amostras foram insuficientes.

Species	Family	Habit	% Col				LMA
			N	P	N:P	LMA	
<b>Deco's area – AD</b>							
				$\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$	$\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$		$\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$
<i>Anacardium humile</i> A. St.-Hil.	Anacardiaceae	Herb	n/a	16333	700	26	149
<i>Vernonia</i> cf. <i>rufogrisea</i> A. St.-Hil.	Asteraceae	Shrub	0.0	24106	854	28	91
<i>Discocactus placentiformis</i> (Lehm.) Shumann in Engler & Prantl	Cactaceae	Succulent	0.2	15059	282	54	n/a
<i>Kielmeyera rubriflora</i> Cambess.	Clusiaceae	Tree	0.7	13786	532	28	98
Cyperaceae 1	Cyperaceae	Herb	0.2	11580	258	50	248
<i>Gaylussacia virgata</i> var. <i>hilaireana</i> Sleum.	Ericaceae	Shrub	0.2	7378	143	52	248
Eriocaulaceae 1	Eriocaulaceae	Rosette	1.9	11354	350	37	186
<i>Mimosa misera</i> Benth.	Fabaceae	Shrub	1.2	17537	746	17	141
Poaceae 1	Poaceae	Herb	0.1	7118	430	19	222
<i>Vellozia resinosa</i> Mart.	Velloziaceae	Rosette	2.0	12863	588	22	284
<i>Vellozia</i> sp.	Velloziaceae	Rosette	n/a	15083	624	24	398
<b>Areal cabral – AC</b>							
<i>Discocactus placentiformis</i> (Lehm.) Shumann in Engler & Prantl	Cactaceae	Succulent	0.2	16097	463	31	n/a
<i>Kielmeyera rubriflora</i> Cambess.	Clusiaceae	Tree	0.0	11030	583	19	111
Cyperaceae 2	Cyperaceae	Herb	0.0	13445	359	79	113
Cyperaceae 3	Cyperaceae	Herb	0.0	7906	132	70	218
<i>Gaylussacia reticulata</i> Mart. ex Meisn.	Ericaceae	Shrub	0.1	9413	345	31	259
<i>Syngonanthus bisulcatus</i> (Koern) Ruhland	Eriocaulaceae	Rosette	0.7	10556	300	45	82
<i>Mimosa misera</i> Benth.	Fabaceae	Shrub	0.7	17770	393	51	161
<i>Philcoxia minensis</i> V.C. Souza & Giul.	Plantaginaceae	Herb	0.0	26065	n/a	n/a	195
<i>Vellozia albiflora</i> Pohl	Velloziaceae	Rosette	0.0	13022	483	28	363
<i>Xyris obcordata</i> Kral & Wanderley	Xyridaceae	Herb	9.5	11420	555	16	116
<b>Rio Preto's swamp grassland – CUR</b>							
<i>Mikania</i> sp.	Asteraceae	Shrub	3.0	16518	610	23	83
Eriocaulaceae 2	Eriocaulaceae	Rosette	11.2	12237	270	54	360
Eriocaulaceae 3	Eriocaulaceae	Rosette	23.2	9341	170	53	65
<i>Hyptis</i> sp.	Lamiaceae	Herb	9.9	11187	550	n/a	87
<i>Lavoisiera imbricata</i> DC.	Melastomataceae	Shrub	1.3	10840	220	57	76

<i>Microlicia fulva</i> (Spreng.) Cham.	Melastomataceae	Shrub	3.5	12203	527	24	116
Poaceae 2	Poaceae	Herb	3.2	5395	232	26	236
Poaceae 3	Poaceae	Herb	2.5	13142	406	42	131
<i>Psyllocarpus laricoides</i> Mart. ex Mart. & Zucc.	Rubiaceae	Herb	0.1	13799	470	34	124
Xyridaceae 1	Xyridaceae	Herb	16.5	9870	240	42	69
<b>Cabral's swamp grassland – CUC</b>							
<i>Trichogonia</i> sp.	Asteraceae	Shrub	9.1	26143	580	59	115
<i>Paepalanthus</i> sp.	Eriocaulaceae	Shrub	26.3	12838	338	38	114
<i>Syngonathus</i> sp.	Eriocaulaceae	Rosette	1.2	10277	203	54	93
Iridaceae 1	Iridaceae	Herb	5.6	7729	342	28	537
<i>Lavoisiera imbricata</i> DC.	Melastomataceae	Shrub	2.3	11817	285	45	91
<i>Microlicia fulva</i> (Spreng.) Cham.	Melastomataceae	Shrub	0.3	16133	480	35	118
Poaceae 4	Poaceae	Herb	8.7	6589	322	21	335
Poaceae 5	Poaceae	Herb	3.2	5627	230	26	373
Xyridaceae 1	Xyridaceae	Herb	12.2	7389	210	43	128
<i>Declieuxia cordigera</i> Müll. Arg.	Rubiaceae	Herb	0.7	15953	390	45	80
<b>Cerrado Cipó I – C1</b>							
<i>Baccharis</i> sp.	Asteraceae	Shrub	2.3	11465	292	47	136
<i>Davilla elliptica</i> A. St.-Hil.	Dilleniaceae	Tree	12.4	9021	218	42	180
<i>Mimosa foliolosa</i> Benth.	Fabaceae	Shrub	0.9	17482	373	48	76
Iridaceae 2	Iridaceae	Herb	0.4	6607	195	33	621
<i>Myrcia</i> cf. <i>lasiantha</i> DC.	Myrtaceae	Shrub	n/a	9517	217	47	177
<i>Axonopus</i> sp.	Poaceae	Grasses	0.9	8841	223	44	114
<i>Echinolaena</i> sp.	Poaceae	Grasses	0.0	14164	325	49	123
<i>Schizachyrium</i> sp.	Poaceae	Grasses	0.1	7137	322	24	322
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	Vochysiaceae	Tree	n/a	n/a	130	83	197
<i>Vochysia elliptica</i> Mart.	Vochysiaceae	Tree	1.4	9627	232	43	184
<b>Cerrado Cipó II – C2</b>							
<i>Eremanthus</i> sp.	Asteraceae	Tree	0.1	8360	208	40	138
<i>Davilla elliptica</i> A. St.-Hil.	Dilleniaceae	Tree	3.4	10675	180	67	166
<i>Chamaecrista</i> cf. <i>trachycarpa</i> (Voguel) H. S. Irwin & Barneby	Fabaceae	Shrub	0.0	13791	143	102	135
<i>Galactia martii</i> DC. (fabaceae)	Fabaceae	Shrub	3.9	15084	256	62	136
<i>Byrsonima</i> sp.	Malpighiaceae	Tree	0.3	10606	252	49	178
<i>Peixotoa</i> sp.	Malpighiaceae	Herb	2.6	20017	408	45	122
<i>Echinolaena</i> sp.	Poaceae	Grasses	0.1	17168	288	60	152
Poaceae 6	Poaceae	Grasses	0.4	8428	207	48	228
<i>Palicourea rigida</i> Kunth	Rubiaceae	Tree	0.0	14674	233	65	190
<i>Vochysia elliptica</i> Mart.	Vochysiaceae	Tree	1.3	11173	198	59	197

A concentração de N foliar variou de 5.395  $\mu\text{g.g}^{-1}$  para a Poaceae 2, do Campo úmido Rio Preto (CUR) a 26.143 para a *Trichogonia* sp., do Campo úmido Cabral (CUC). Observamos uma grande variação de [N] foliar dentro de cada comunidade. A concentração de N foliar do Areião do Deco (AD) foi maior que no Cerrado Cipó (C1) (Kruskal-Wallis,  $p < 0,05$ ). As demais áreas de estudo não diferiram significativamente entre si (Figura 6).

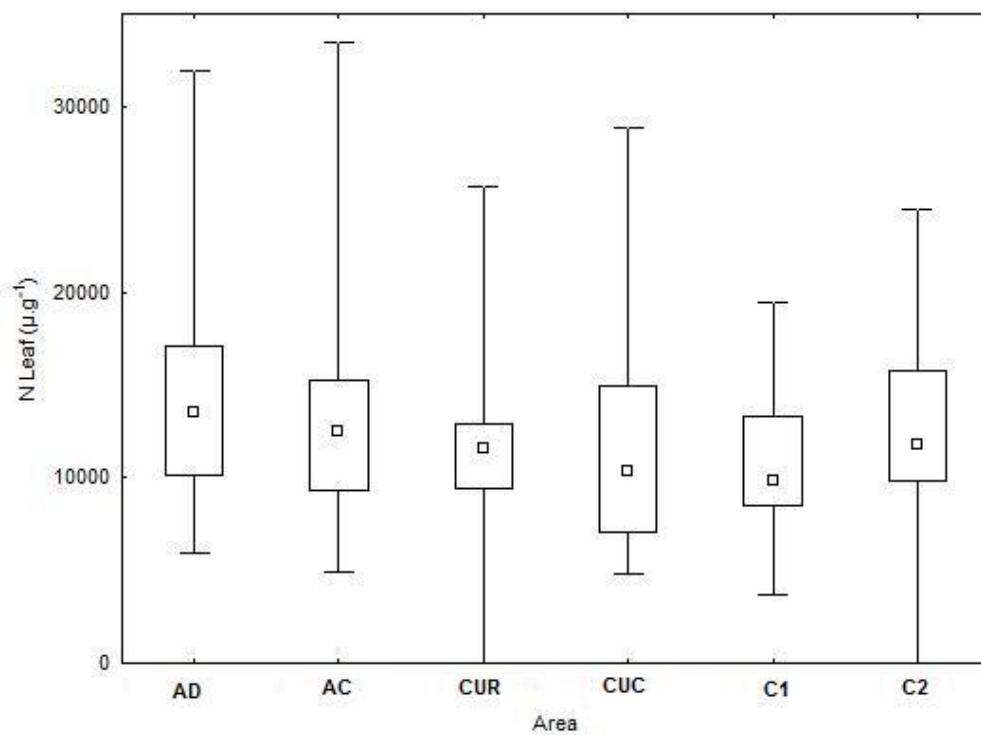


Figura 6 – Comparação do [N] foliar para as seis comunidades estudadas. Os retângulos pequenos representam a mediana. Os retângulos representam os quartis (25 a 75%) e as barras verticais compreendem os valores mínimos e máximos.

A [P] foliar apresentou uma grande variação, de 130 para *Qualea grandiflora* (Cerrado Cipó I – C1) a 905  $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$  para *Philcoxia minensis* (Areião Cabral AC). A [P] foliar foi maior nos areiões, seguido pelos campos úmidos e, por último, as áreas de cerrado (Tukey,  $p < 0,05$  – areiões se diferenciaram das áreas de cerrado com  $p < 0,001$ ). Teste feito para as grandes áreas – areiões, campos úmidos e áreas de cerrado). Ao analisarmos as áreas separadamente (Figura 7), o gradiente, apesar de ainda ser significativo entre algumas áreas, já não é tão evidente. O areião do Deco (AD) difere das áreas de cerrado (C1 e C2) e do Campo úmido Rio Preto (CUR) (Kruskal-Wallis,  $p < 0,05$ ). Areião Cabral (AC) difere da área de cerrado Cipó II (C2) (Kruskal-Wallis,  $p < 0,05$ ) e Campo úmido Cabral (CUC) difere da área de cerrado Cipó II (C2) (Kruskal-Wallis,  $p < 0,05$ ). Vale salientar que as áreas com solo mais pobres em P (Tabela 2) foram as que apresentaram maior concentração do mesmo elemento nas folhas da vegetação (Tabela 3, Figura 7).



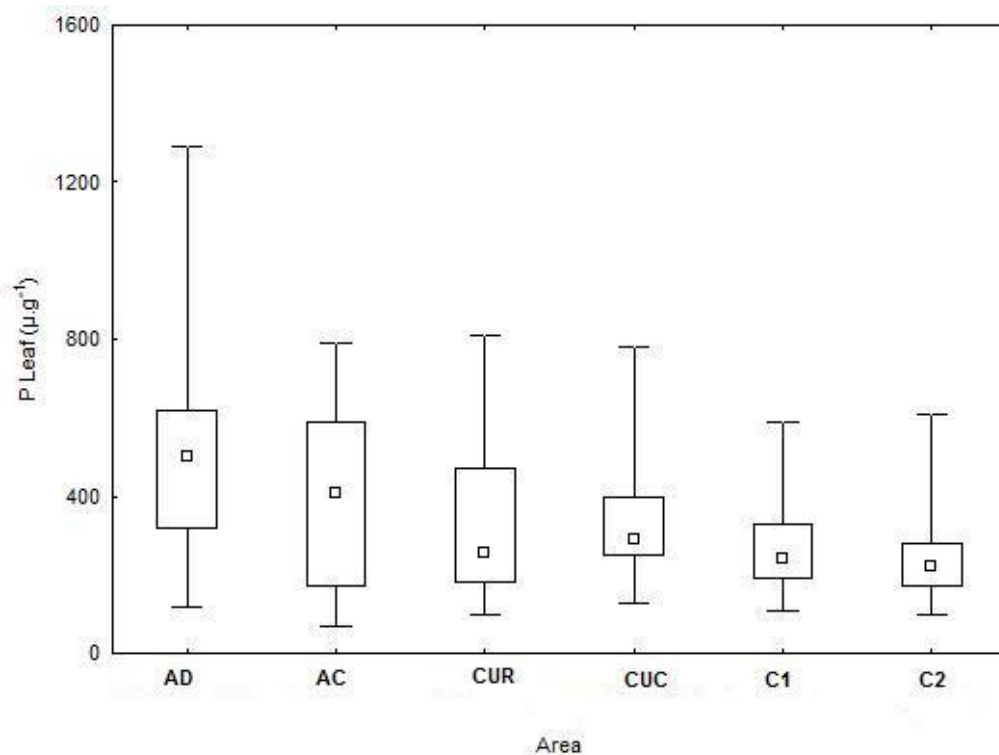


Figura 7 – Comparação do [P] foliar para as seis comunidades estudadas. O quadrado pequeno na figura representa a mediana. Os retângulos representam os quartis (25 a 75%) e as barras verticais compreendem os valores mínimos e máximos.

A concentração de N foliar foi positivamente correlacionada com a concentração de fósforo foliar (Figura 8). O Cipó II foi a única comunidade significativamente diferente (Tukey,  $p < 0,05$ ), apresentando as maiores razões N:P. A razão N:P variou muito entre as espécies coletadas, indo de 16,4 para *Xyris obcordata*, no Areião Cabral (AC) até o extremo de 102,2, para *Chamaecrista cf. trachycarpa*, do Cerrado Cipó II (C2) (Tabela 4).

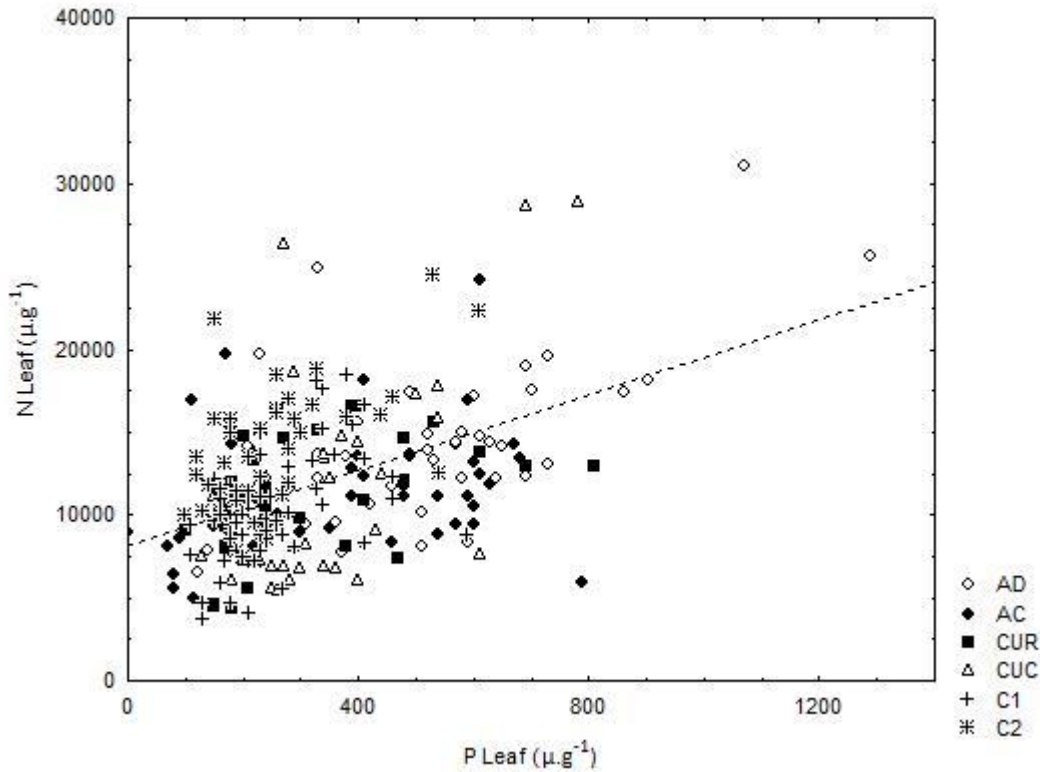


Figura 8 – Correlação entre [N] e [P] foliar, ( $p < 0,001$ ,  $r^2 = 0,23$ ). Cada ponto representa a média para cada espécie. Diferentes símbolos representam os diferentes campos de coleta (vide legenda da figura).

A LMA variou de 65 (Eriocaulaceae 3 – CUR) a 620  $\text{g.m}^{-2}$  (Iridaceae 2 – C1) (Tabela 4). A LMA da vegetação do Campo Úmido do Rio Preto (CUR) foi menor que a de ambos os areiões (AD e AC) e também menor que as das plantas das áreas de cerrado Cipó I e Cipó II (C1 e C2), (Kruskal-Wallis,  $p < 0,05$ ) (Figura 9). As demais áreas não diferiram entre si. Vale ressaltar que o CUR é área que também apresentou a maior concentração de fósforo no solo (Tabela 2).

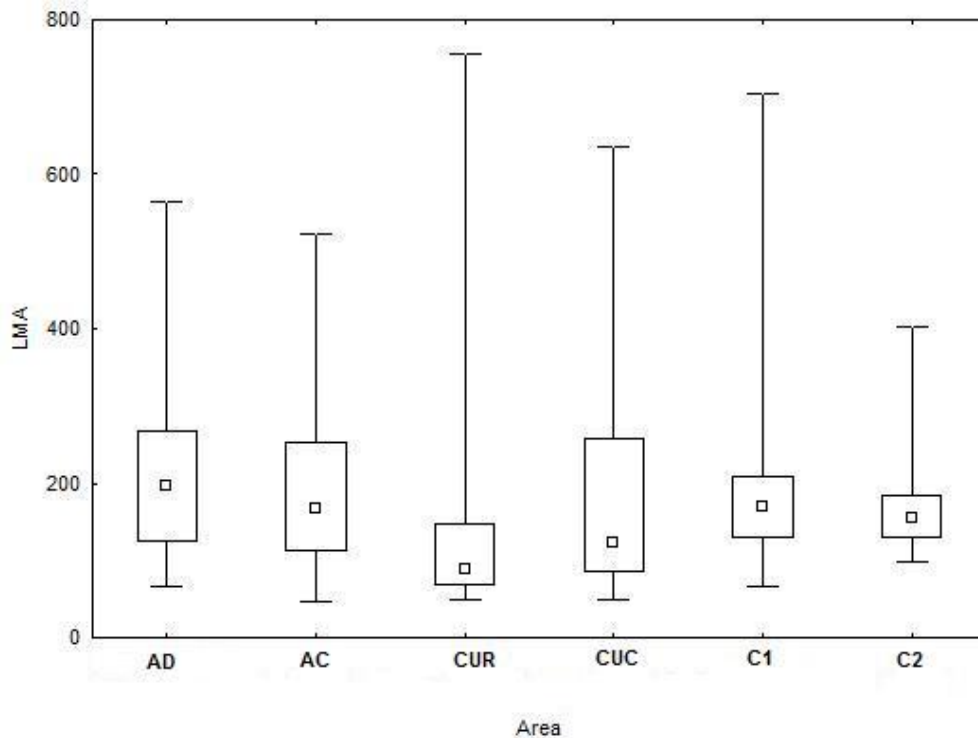


Figura 9 – Box-plot do LMA versus área, agrupados por comunidades. O quadrado pequeno representa a mediana da comunidade. Os retângulos representam os quartis (25 a 75%) e as barras verticais compreendem os valores mínimos e máximos.

A LMA correlacionou-se negativamente com a concentração de N nas folhas, com  $p < 0,001$  e  $r^2 = 0,0947$  (Figura 10). Ao analisarmos as comunidades separadamente o padrão se torna mais evidente para algumas áreas de coleta. Areião do Deco ( $r^2 = 0,2843$  e  $p < 0,0432$ ), Campo úmido Cabral ( $r^2 = 0,4796$  e  $p < 0,0001$ ), Cipó I ( $r^2 = 0,5688$  e  $p < 0,0001$ ) e Cipó II ( $r^2 = 0,3923$  e  $p < 0,0028$ )

apresentaram correlações significativas e com  $r^2$  bem maior que a análise feita com todas as comunidades agrupadas.

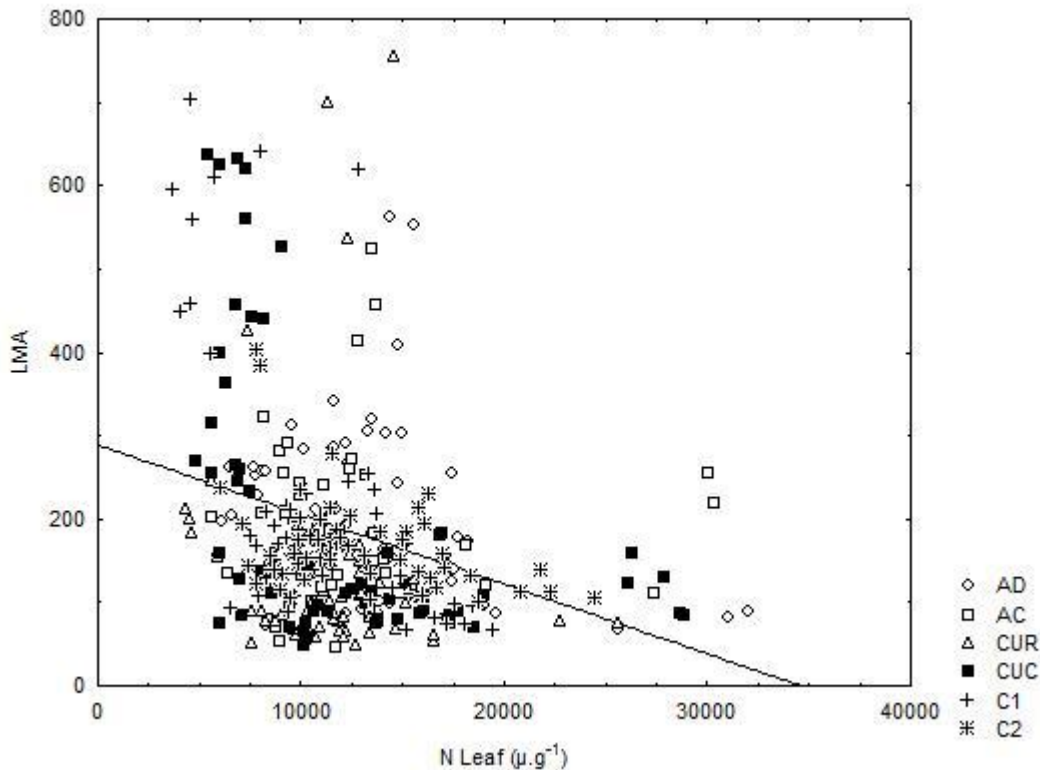


Figura 10 - LMA (massa foliar por unidade de área) versus [N] folha, ( $p < 0,001$ ,  $r^2 = 0,0947$ ). Símbolos diferentes representam sítios de amostragem diferentes.

Não foi encontrada correlação entre [P] foliar e LMA (Figura 11). Ao analisarmos a mesma relação com os dados médios para cada espécie, observamos uma tendência de correlação negativa ( $r^2 = 0,0132$  e  $p = 0,08$ ), mas, ainda assim, não significativa. Os indivíduos dos areiões, que possuem as maiores concentrações de P foliar (Figura 11), estão localizados mais acima da reta de regressão enquanto que, os outros campos (com exceção do Cipó II), possuem a

maior parte de suas espécies localizadas abaixo da reta de regressão. Ao analisarmos as comunidades separadamente, tal correlação continuou não significativa, mantendo o mesmo padrão inicial, com todas as comunidades analisadas juntas (Figura 11).

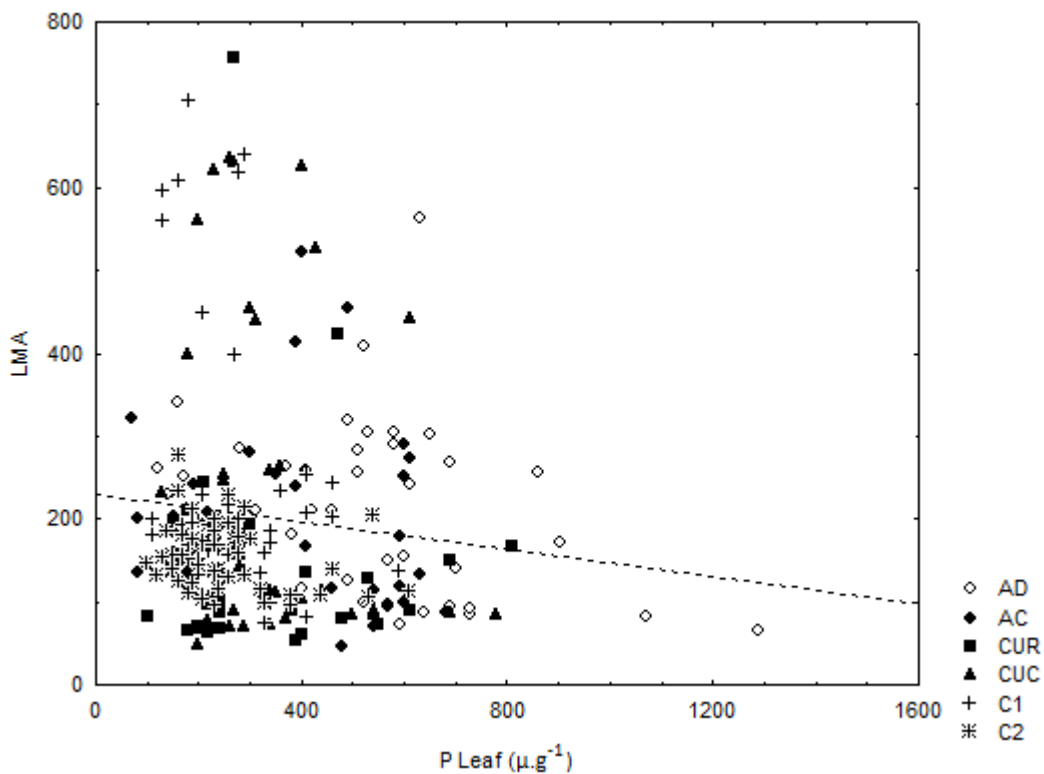


Figura 11 – LMA (massa foliar por unidade de área) por [P] foliar, ( $p = 0.08$ ,  $r^2 = 0.0132$ ). Cada ponto representa um indivíduo. Símbolos representam os diferentes campos de coleta (vide legenda).

## Análise de parâmetros de raízes

A porcentagem de colonização (%Col - Tabela 4), também foi um atributo que variou bastante. Desde 0% (para muitos indivíduos) até 26% para *Paepalanthus* sp.(CUC), tendo como média total para todos os campos o valor de 3,2% de colonização. Observamos uma correlação positiva entre porcentagem de colonização por fungos micorrízicos e concentração de P no solo (Figura 12). A mesma regressão foi feita para concentração de N no solo, porém, a relação encontrada não foi significativa.

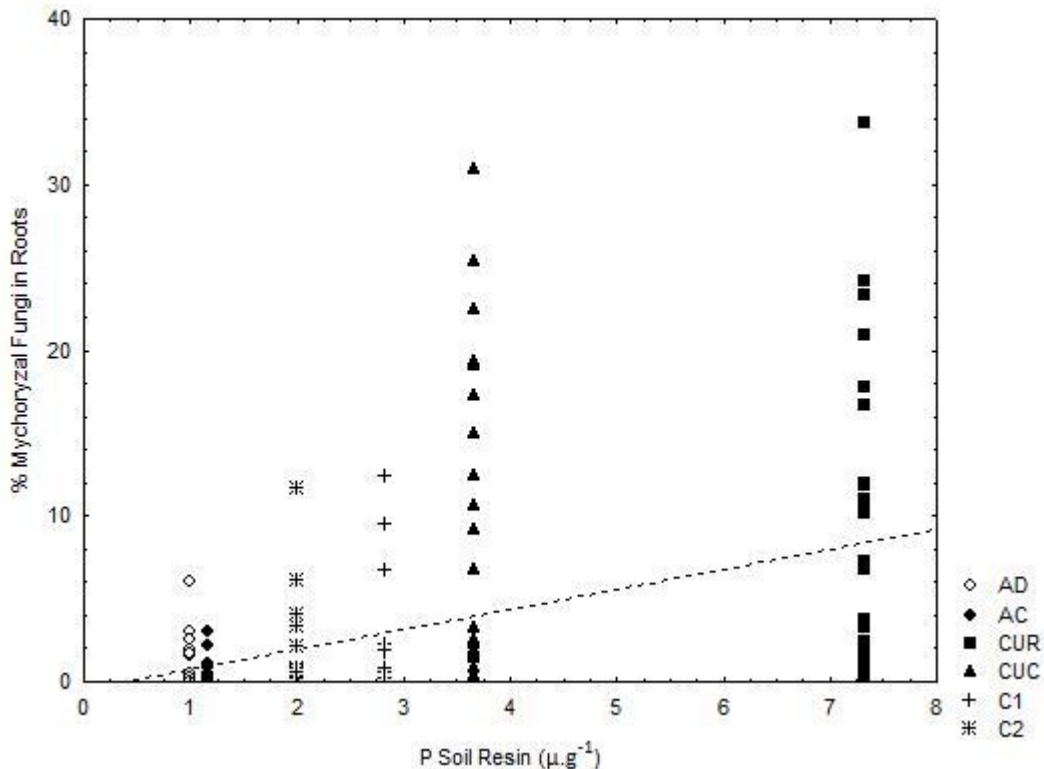


Figura 12 – Porcentagem de colonização de raízes por fungos micorrízicos versus [P] no solo (obtido pelo método de Resina), com  $p < 0.001$  e  $r^2 = 0.1723$ . Símbolos diferentes representam sítios de amostragem diferentes.

Nas escavações para as coletas de raízes conseguimos visualizar algumas estruturas que indicam claramente a presença de especializações radiculares. *Philcoxia minensis*, uma planta possivelmente carnívora (dados ainda não publicados), apresentou um sistema radicular extremamente simples e pouco ramificado, tendo este muito possivelmente a função mais de ancoragem da planta do que especificamente de nutrição. Outras espécies, como o *Discocactus placentiformis*, apresentou grânulos de areia fortemente aderidos às suas raízes, indicando uma possível função de “sand-binding” (a raiz libera exsudatos que aderem as partículas do solo, aumentando o contato e, conseqüentemente, a

absorção de nutrientes). Outras estruturas como cluster roots foram encontradas em Cyperaceae, pêlos radiculares extremamente desenvolvidos em Velloziaceae e ainda algumas estruturas que não conseguimos identificar, como nódulos, etc.



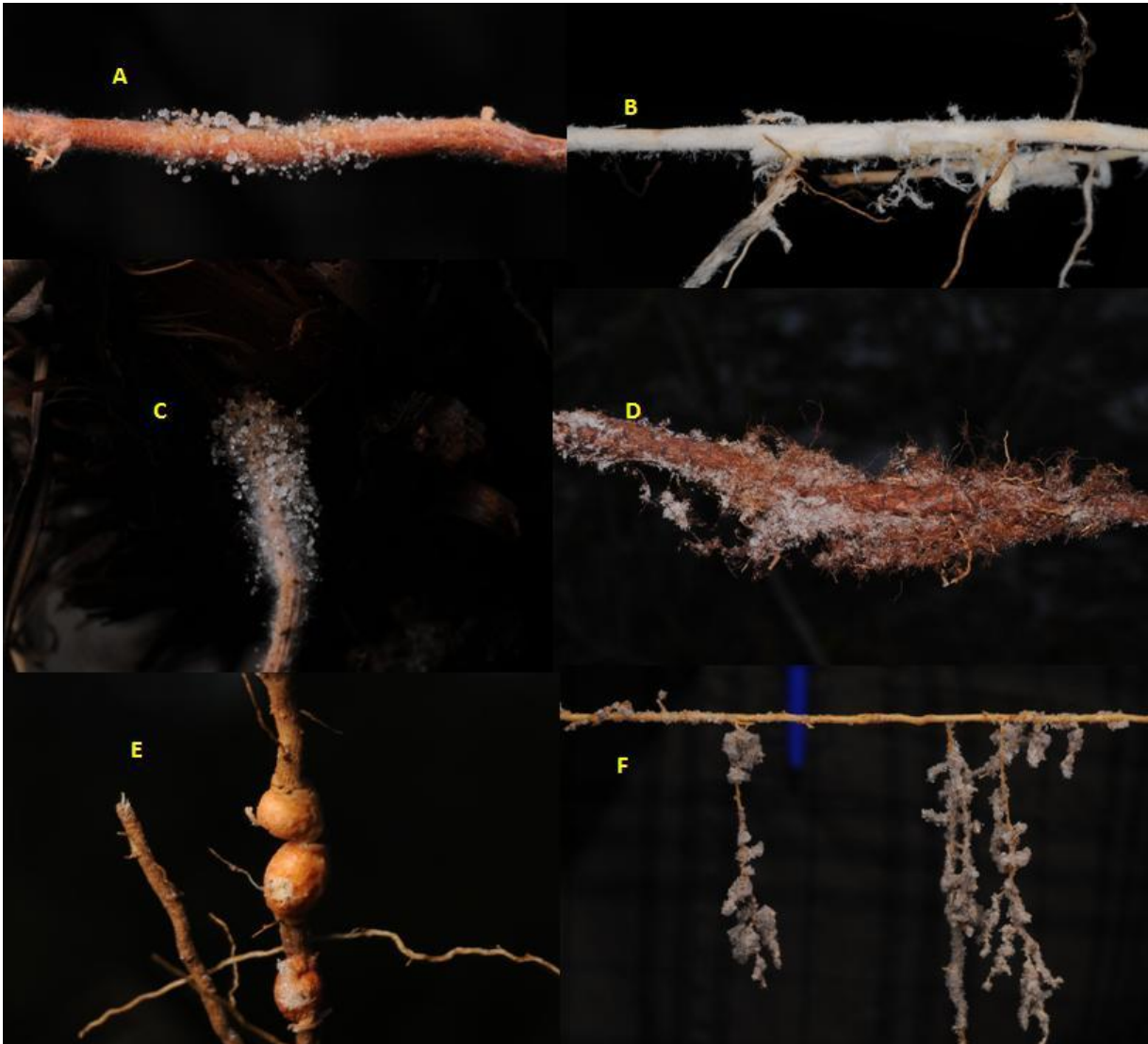


Figura 13 – Adaptações radiculares encontradas na coleta de raízes. (A) Pêlos radiculares altamente desenvolvidos em Cyperaceae. (B) Uma espécie de mucilagem branca encontrada na raiz de uma Asteraceae no Campo Úmido Cabral. (C) Pêlos altamente desenvolvidos em Velloziaceae – Areião do Deco. (D) Aglomerado de raízes finas encontrados em *Anacardium humile*. (E) Nódulos em raízes de *Vernonia cf. rufrogisea*. (F) Sand biding em raízes de *Discocactus placentiformis*.

## Análise conjunta dos atributos para as seis comunidades

A análise da PCA mostrou que os dois eixos representam, juntos, cerca de 52% da variação encontrada para os valores das variáveis (Figura 14). Através do círculo de contribuição de equilíbrio podemos perceber que os coeficientes de correlação que mais contribuíram para explicar a distribuição das variáveis foram: concentração de P no solo; porcentagem de colonização por fungos micorrízicos nas raízes (%Col); massa das folhas e concentração de P nas folhas. A distribuição das áreas (areiões, campos úmidos e áreas de cerrado) ficaram bastante agrupadas, evidenciando a similaridade de atributos morfofuncionais entre os tipos de vegetação sobre o mesmo tipo de solo.

É interessante notar que % Col e [P] solo se encontraram agrupados, o que indica uma correlação positiva entre essas duas variáveis. As espécies dos areiões, representadas pelas cores vermelho e laranja, se encontram em posições antagônicas a esses dois vetores, enquanto que as espécies dos campos úmidos (verde claro e verde escuro), têm sua posição fortemente influenciadas por esses vetores. As espécies dos campos úmidos também têm os menores valores de LMA, que pode ser notado pela disposição contrária entre os vetores P Soil + %

Col x LMA + Leaf mass (vetores em posições contrárias indicam correlação negativa). Concentração de fósforo nas folhas

influencia as espécies dos areiões positivamente. As espécies agrupadas nessa região tem as maiores [P] nas folhas e, ao mesmo tempo, se encontram nos solos mais pobres.

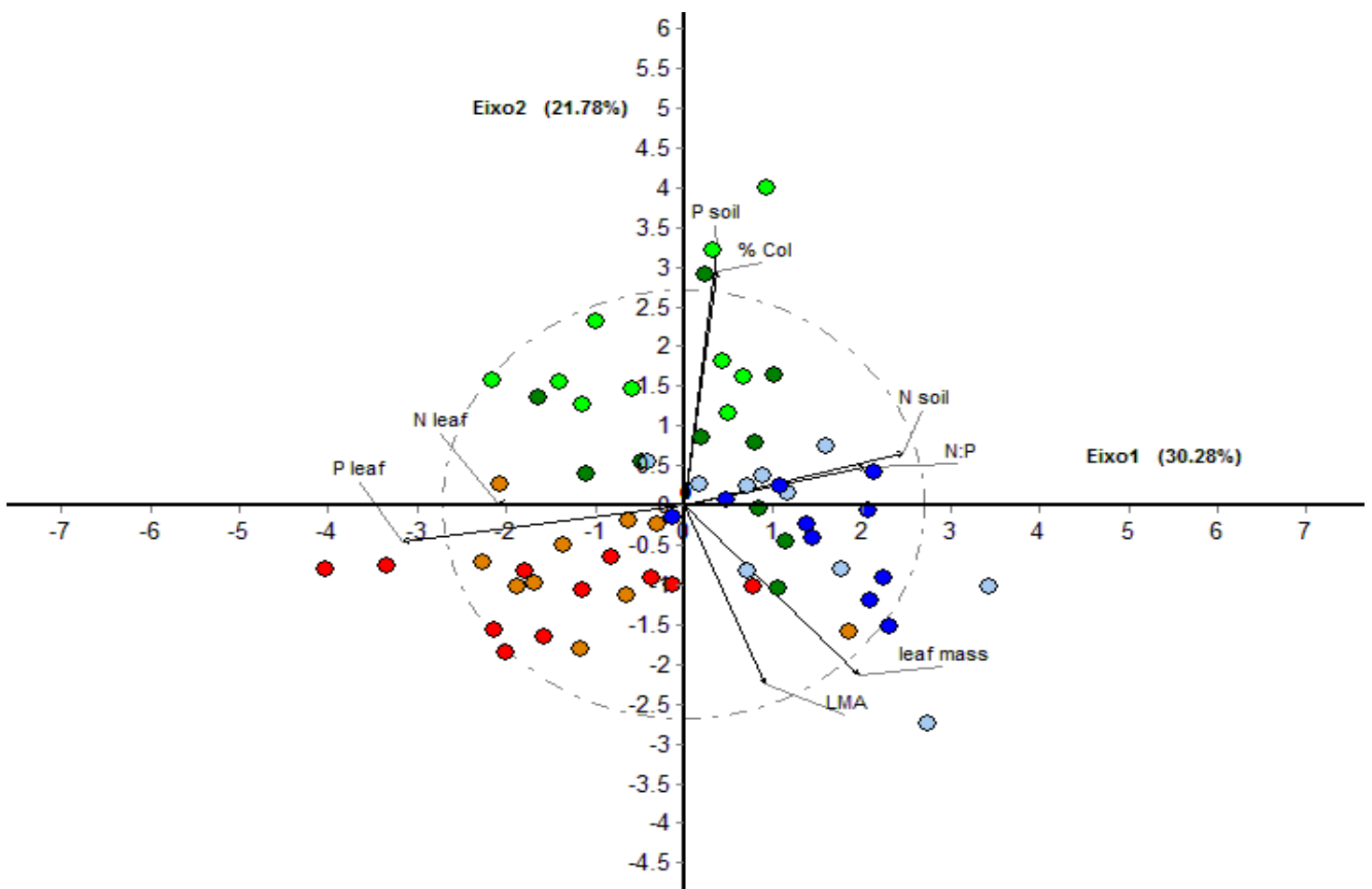


Figura 14 – Primeiros dois eixos de uma PCA (Análise dos Componentes Principais). Os círculos representam a média dos seis indivíduos para cada espécie. Os vetores, ou coeficientes de correlação – setas em preto – representam os atributos analisados. O eixo 1, horizontal, representa 30,28% e o eixo 2, vertical, representando 21,78% da variação total encontrada. O círculo tracejado representa o círculo de contribuição de equilíbrio. % Col representa porcentagem de colonização das raízes por fungos

micorrízicos. Círculos vermelhos representam AD, laranjas AC, verde claro CUR, verde escuro CUC, azul claro C1 e azul escuro C2.

## **Discussão**

### Características dos solos

A quantidade média de P que encontramos nos solos dos campos rupestres foi 3 mg de P disponível por kg de solo . Campos rupestres apresentam em geral solos arenosos, pobres em nutrientes, muito rasos (Menezes & Giuliette 2000), com pouca argila e matéria orgânica (Benites et al., 2007). Os solos que coletamos apresentaram alta porcentagem de areia em sua composição (de 79 a 94,7%). Solos arenosos como esses são bastante permeáveis e, portanto, bastante suscetíveis à lixiviação, além de diminuírem a capacidade de absorção pelas raízes das plantas.

Encontramos um gradiente significativo quanto à concentração de N entre as áreas estudadas ( $p < 0,05$ ), aumentando a partir dos areiões, passando pelos campos úmidos e tendo as áreas de cerrado como mais ricas nesse elemento. Tal resultado era esperado, tendo em vista que os areiões e os campos úmidos são os solos mais arenosos e, conseqüentemente, mais lixiviados que as áreas de cerrado. A diferença encontrada entre areiões e campos úmidos talvez resida no fato de que os campos úmidos se encontram em baixios, onde há maior concentração de matéria orgânica e, portanto, maior presença do elemento N em

suas diversas formas. Essas áreas também são alagadas sazonalmente, o que deve retardar as taxas de decomposição da matéria orgânica.

Todos os solos se apresentaram ácidos no nosso estudo, com pHs que variaram de 3,1 a 3,9. Essa baixa faixa de pH é comumente associada à baixa disponibilidade de P, dentre outros elementos, e também pode causar alguns efeitos tóxicos de Al e Mn (Marschner, 1991). Além disso, solos ácidos combinados com alta atividade de Al e Fe, causam a formação de fosfatos, o que torna o P insolúvel e, portanto, indisponível para as plantas. Nesses solos, como é o caso dos trabalhados nesse estudo, o aporte de P disponível é muito baixo (Friend & Birch, 1960).

As análises das concentrações de P dos solos foram feitas pelo método de Resina, considerado o melhor método para detectar concentrações extremamente baixas desse elemento (Raij et al., 1984). Houve diferença entre as concentrações de P dos campos úmidos (regiões mais ricas) para as demais, no entanto não houve diferença significativa entre os areiões e as áreas de cerrado. É importante lembrar que todas as concentrações encontradas foram extremamente baixas (de 1 a 7,3 mg.kg<sup>-1</sup>), ficando muito abaixo da média mundial para o elemento (1,2 g.kg<sup>-1</sup>) (Lambers et al., 2010). Tal valor é comparável aos encontrados nas formações vegetais extremamente pobres do sudoeste da Austrália (Kwongan) e África do Sul (Fynbos), que são considerados os solos mais pobres em P do mundo (Lambers et al., 2010). Tais concentrações encontradas, bem como o tipo de clima relativamente estável ao longo do tempo e o alto endemismo presente e

diversidade de espécies presente nessas regiões, permitem incluir os campos rupestres na categoria de biomas classificados por Lambers, 2010 como OCBILS – “Old, climaticaly buffered, infertile landscapes” (em tradução livre: paisagens antigas, inférteis e com climas estáveis).

## Análise de parâmetros foliares

### Concentrações de P e N foliar

Apesar da diferença significativa nas concentrações de nitrogênio nos solos das diferentes áreas, não encontramos diferenças entre as comunidades quanto ao [N] foliar. Os únicos locais divergentes foram o Areião Cabral (AC) e o Cerrado Cipó I (C1). Apesar de os areiões e as áreas de cerrado serem os dois extremos da concentração de nitrogênio no solo, só houve diferença significativa ( $p < 0,05$ ) entre as subáreas Areião Cabral e Cerrado Cipó I. Encontramos uma variação de 5,4 a 26,1 mg de N por g de folha, com uma média geral de 12,46 mg g<sup>-1</sup>. Essa média está abaixo da média mundial (19,0 mg g<sup>-1</sup>, encontrada por Wright et al., 2004), mas ainda é relativamente alta, considerando a baixa concentração nos solos e comparando-se com o oeste da Austrália – região do Kwongan ( de 6,7 e 6,8 mg.g<sup>-1</sup> ) (Westman & Rogers, 1977; Rundel et al., 1988; Herppich et al. 2002; Wright et al., 2004). Vale salientar que a maioria das plantas estudadas possui hábitos arbustivos e herbáceos (Tabela 4), que geralmente apresentam

concentrações maiores que espécies arbóreas (Wright et al., 2004b, Poorter et al., 2009).

A concentração de fósforo nas folhas das espécies coletadas nesse estudo variou de 0,13 mg por g a 0,95 mg g<sup>-1</sup>, com média de 0,36 mg para todas as espécies. Esses resultados estão de acordo com o esperado, com concentrações bem abaixo da média mundial (Lambers et al., 2010) para as espécies e comparáveis com as espécies presentes na flora da região do Cabo na África do Sul e oeste da Austrália (Rundel et al., 1988; Wright et al., 2004), regiões incluídas na categoria de OCBILS.

As espécies dos areiões apresentaram as maiores concentrações foliares, seguidos pelas espécies dos campos úmidos e das áreas de cerrado. De acordo com a literatura, não seria esperado que nas áreas mais pobres fossem encontradas as maiores [P] foliares, pois solos mais pobres em P tendem a apresentar plantas com baixas concentrações do mesmo em suas folhas (Crews et al., 1995; Richardson, Allen & Doherty, 2008; Fyllas et al., 2009; Hidaka & Kitayama, 2009; Lambers et al., 2010). Uma explicação para os resultados encontrados é a existência de uma grande diversidade de mecanismos que possibilitam uma maior absorção de fósforo. Esses mecanismos possibilitariam às plantas extrair num nível ótimo o P existente (tanto o disponível, quanto o aprisionado em cristais com Fe, Al e Ca) e que, portanto, essa relação estequiométrica esperada entre concentração de P no solo e concentração de P na folha não seria encontrada. Por exemplo, uma das espécies mais abundantes

em um dos areiões é uma espécie carnívora (*Philcoxia minensis*), que apresenta altas concentrações de P foliar. Outros exemplos são as raízes dos cactus e as clusters roots das ciperáceas. A existência de uma grande proporção de espécies com especializações radiculares é mais um resultado que reforça a inclusão dos campos rupestres na categoria de OCBILS, pois, segundo Lambers et al. (2010) os OCBILS australianos possuem grande riqueza de espécies carnívoras e com especializações radiculares. É importante manter em mente que mesmo os campos mais ricos em fósforo, ainda são muito pobres em relação à média mundial.

#### Razão N:P

Para a razão N:P das folhas coletadas encontramos uma média de 43, com uma grande variação de 17 a 102. Destaque para a razão N:P de 102, encontrada para a espécie *Chamaecrista cf. trachycarpa*, coletada na área do cerrado Cipó II, que é a maior razão N:P já registrada até então para uma planta (Güesewell, 2004). Encontramos uma diferença significativa entre as comunidades apenas para o Cerrado Cipó II, que obteve a maior média. A alta razão N:P era esperada uma vez que os solos estudados são todos muito pobres em fósforo. Em ambientes como estes, o fósforo passa a ser limitante para o crescimento das plantas, e uma alta razão N:P reflete essa característica (Koerselman and Meuleman, 1996). Foi encontrada uma grande variação na razão N:P (entre 17 e 102 – Tabela 4) e isso pode ser mais um parâmetro para demonstrar a grande diversidade funcional de estratégias de sobrevivência nos campos rupestres.



A razão N:P média encontrada no presente trabalho é maior que a média mundial, que varia entre 17,6 e 18,2 (Rundel et al., 1988; Wright et al., 2004). Não só isso, a média encontrada aqui é inclusive maior que a média encontrada nas regiões com os solos mais pobres em fósforo do planeta. As médias encontradas para a África do Sul foram de 26,4 e 22,9 (cada autor pesquisado encontrou um valor diferente) e no sudoeste da Austrália 24,2 (Rundel et al., 1988; Wright et al., 2004).

#### Massa foliar por unidade de área

A média da massa foliar por área total para todas as espécies amostradas foi de 183 g.m<sup>2</sup>, variando de 65 a 621 (g.m<sup>-2</sup>). Encontramos valores extremamente altos para algumas espécies, como 536 e 621, ambos para duas espécies da família Iridaceae (Tabela 4). Não houve diferença significativa entre os LMA's para as comunidades estudadas, ficando só o Campo Úmido Rio Preto significativamente menor que os demais. Nessa área obtivemos os maiores valores de P no solo e, concomitantemente, os menores valores de LMA. Tal resultado vai de acordo com o esperado, uma vez que plantas tendem a diminuir o escleromorfismo em solos mais ricos em P (Lambers, 2010; Hidaka & Kitayama, 2011), embora a relação entre LMA e P não tenha sido significativa (Figura 11). Em solos particularmente pobres em P, espera-se que o crescimento das plantas seja mais limitado por P do que por N (Lambers et al., 2008), fazendo com que a razão N:P foliar se torne alta e, conseqüentemente, ocorra um aumento da

escleromorfia das folhas desses ambientes (Lambers., 2010; Hidaka & Kitayama, 2011). De fato, nossos solos são bastante pobres em P e tal característica refletiu claramente na razão N:P das plantas, mas em menor proporção para o LMA. A média encontrada para o LMA ficou acima da média mundial - 128 g.m<sup>-2</sup> (Rundel et al., 1988; Wright et al., 2004; Lambers et al., 2010), mas abaixo do LMA da flora do sudoeste da Austrália (328 e 498 g.m<sup>-2</sup>) (Wright et al., 2004; Denton et al., 2007; Mitchell et al., 2008;). Algumas hipóteses podem ser levantadas aqui para tentar explicar esses resultados: a maioria das espécies que amostramos são ervas e arbustos, que geralmente apresentam menores LMA (Poorter et al., 2009). Seria energeticamente inviável alocar recursos (C, P e N), em folhas de arbustos e ervas que possuem crescimento relativamente rápido, em relação às espécies arbóreas e que, dentro de pouco tempo, perderão as folhas. As espécies amostradas no Oeste da Austrália são principalmente arbóreas, da família Proteaceae (Lambers et al., 2006; Denton et al., 2007). O LMA também pode ser influenciado pela disponibilidade de água (Wright et al., 2004). Os campos rupestres ocorrem sob climas tropicais sazonais, com altos índices pluviométricos (1500 mm em média) e um verão chuvoso (Neves et al., 2005). A média de precipitação para as regiões da África do Sul e do sudoeste da Austrália é de cerca de 420 mm e ainda estão sob climas mediterrânicos (verões secos e invernos úmidos), gerando secas muito mais severas que na região dos Cerrados.

Outra hipótese que pode ser levantada é a de que as plantas presentes nos campos rupestres poderiam estar sob menor pressão de herbivoria que em outros OCBILS australianos. Assim a escleromorfia não seria um caráter interessante

tendo em vista o gasto energético despendido. Segundo Wright & Cannon (2001), em estudo realizado com espécies de distribuição global, uma alta densidade foliar está relacionada também a mecanismos de defesa contra herbivoria.

Encontramos uma relação negativa entre a concentração de nitrogênio foliar e a LMA ( $p < 0,001$ ) e, embora não significativo, o resultado entre LMA e [P] foliar mostrou uma mesma. Os dois resultados seguem o trade-off observado entre esses atributos para a flora mundial (Wright et al, 2004). Ao analisarmos os resultados das comunidades separadamente para a [N], a relação se torna muito mais evidente, apresentando valores de  $r^2$  muito mais elevados em 4 das 6 comunidades estudadas (AD, CUC, C1 e C2). Esse resultado sugere que nos locais estudados a [N] foliar está mais relacionada com a LMA do que a [P] foliar.

#### Atributos radiculares

Em geral, a porcentagem de colonização das raízes por micorrizas, quando apareceu, foi bastante baixa (3.2% - Tabela 4), sugerindo que a associação mutualística com fungos não é comum em espécies de campos rupestres. Ainda encontramos uma relação positiva entre a porcentagem de colonização das raízes das plantas por fungos micorrízicos e a concentração de fósforo no solo (Figura 12), corroborando o modelo proposto por Lambers et al. (2008), que postula que plantas tendem a diminuir a associação com fungos micorrízicos em suas raízes e a apresentar cada vez mais diversos tipos de adaptações radiculares alternativas em solos muito pobres em nutrientes. De fato, a baixa taxa de colonização por

micorrizas e a [P] foliar acima do [P] no solo, sugerem que as espécies apresentam uma grande diversidade de mecanismos e especializações radiculares que possibilitam uma efetiva absorção de P. Não encontramos relação entre a porcentagem de colonização por fungos micorrízicos com o nitrogênio no solo, indicando que a concentração de P, influencia mais fortemente a presença ou não de fungos micorrízicos nas raízes que N.

Diante da baixa disponibilidade de nutrientes no solo, algumas plantas desenvolveram mecanismos adaptativos surpreendentes, capazes de mobilizar [P] teoricamente indisponível (Gardner et al. 1982). Micorrizas arbusculares em geral forrageiam o P disponível presente no solo em solução ao qual as plantas não têm acesso, ou por estarem muito longe dessa fonte, ou por estarem em solos com partículas muito pequenas (o solo fica mais compactado, com menos espaço entre as partículas, por as mesmas serem muito pequenas) e que as plantas não conseguem acessar. Nesse caso, há P disponível no solo, ele só não está disponível para a planta devido a barreiras físicas. No caso das adaptações radiculares, essenciais em solos extremamente pobres em P, o pouco P presente no solo está indisponível, pois se encontra em sua forma insolúvel. As plantas então, com suas adaptações radiculares, conseguem minar esse P através da liberação de exudatos, tornando o P solúvel novamente (Lambers et al., 2008. 2010).

Várias plantas, de várias famílias, pertencentes aos diferentes tipos de ambientes e com diferentes formas de vida não apresentaram nenhum tipo de

micorriza associada às suas raízes (Tabela 4). Isso mostra uma possível convergência adaptativa e reforça a hipótese de que as plantas presentes em solos antigos, pobres em P, tendem a não fazer associação mutualística com fungos micorrízicos e, ao invés disso, apresentam adaptações radiculares (Lambers et al., 2008, 2006). Essa tendência citada se deve ao trade-off, ou demanda conflitante, entre o benefício do recurso obtido pela planta através da associação com o fungo e a energia gasta pela planta para manter a colônia. Os fungos são nutridos por compostos fotossintetizados pelas plantas (açúcares) e, em troca, aumentam a superfície de contato para absorção de nutrientes do sistema radicular das mesmas. Essa relação é energeticamente viável para a planta em ambientes com solos relativamente ricos, porém, a partir de um certo ponto, a aquisição de nutrientes fica tão baixa que a relação antes mutualística passa a ser uma relação de competição e a associação não é mais vantajosa. Muito pouco se sabe a respeito da associação entre fungos micorrízicos e plantas de campos rupestres. Nesse trabalho inicial, alguns grupos já se destacam como bons estudos de caso de trabalhos futuros. Em alguns indivíduos das famílias Rubiaceae, Velloziaceae, Cyperaceae, Clusiaceae e Asteraceae (em todas essas famílias citadas não se tem notícia de possuírem ou não cluster roots) não foi encontrado nenhum vestígio de colonização radicular por fungos micorrízicos, o que leva a crer que essas espécies têm boas chances de apresentarem especializações semelhantes a cluster roots. De fato, em um trabalho cujos dados ainda não foram publicados, já foi observada a formação de clusters em uma espécie de Cyperaceae.

Assumimos que a ausência de colonização de fungos em raízes já é um forte indício de que a planta possui algum tipo de adaptação para absorção de nutrientes em solos extremamente pobres. Nosso trabalho não teve, no entanto, como objetivo, descrever adaptações radiculares. O objetivo foi o de verificar se há ou não associação entre fungos e raízes nas áreas de campos rupestres e se essa associação aumenta com o aumento da concentração de N e P no solo, embora achamos que muitas espécies presentes nesses campos devem possuir adaptações radiculares semelhantes a cluster roots, ou, ainda, quem sabe, adaptações nunca antes descritas.

#### Análise conjunta dos atributos para as seis comunidades

A análise de PCA envolveu alguns atributos com alta correlação, como MFA e massa foliar e razão N:P e [N] e [P] nas folhas. Apesar de saber que, ao usar atributos altamente correlacionados nesse tipo de análise, reduz-se a contribuição de ambos nos eixos, optamos propositalmente fazer a análise dessa maneira. Veja bem, [N] foliar, apesar de estar intimamente correlacionada com a razão N:P, explica e evidencia fatores e correlações que a razão N:P por si só não elucidaria. O mesmo vale para a massa foliar e o LMA. LMA é uma razão de massa por área e tal razão, por si só, poderia ocultar relações entre a massa foliar e a concentração de nutrientes nos solos ou nas folhas. A [P] na folha pode fornecer informações valiosas quando comparado com a [P] no solo, por exemplo. Se o ambiente é limitado ou não por P, se é a [N] na folha que está limitando a absorção de P e vice-versa. Desse modo resolvemos deixar o máximo de atributos

na análise de PCA, não perdendo assim informações valiosas, que não seriam visualizados se retirássemos um ou outro atributo da análise.

Os resultados da análise de PCA (Figura 14) reforçaram os padrões descritos nas análises anteriores. Vale salientar a relação positiva entre o fósforo do solo e a porcentagem de colonização e a influencia desses vetores nas comunidades mais pobres em nutrientes. No entanto, o resultado mais interessante e importante da análise é o agrupamento das comunidades que ocorrem em solos semelhantes, o que demonstra que, mesmo não sendo coletadas em locais próximos, essas fisionomias possuem traços muito semelhantes entre si e que tais traços estão fortemente interligados com as características edáficas.

## **Conclusão**

Nosso estudo abordou características físicas, químicas e ecofisiológicas de espécies dominantes de campos rupestres e procurou estudar a relação entre a estoquiometria da comunidade vegetal e as características edáficas onde elas persistem. A alta razão N:P foliar, as baixas concentrações de P nos solos, e baixas porcentagens de colonização das raízes por fungos micorrízicos, evidenciam uma grande semelhança e convergência funcional entre campos rupestres brasileiros e os OCIBILS australianos e sul africanos, o que nos leva a propor a inclusão dos campos rupestres nessa categoria de ecossistemas. Apesar dos climas distintos (mediterrânico no sudoeste australiano e sudoeste da África

do Sul e tropical nos campos rupestres brasileiros), a flora de ambas regiões possuem muitas características semelhantes. Qual fator estaria selecionando tais características convergentes? Nossa hipótese é que o solo e não o tipo climático, é a principal força seletiva de características funcionais convergentes entre as espécies dessas três floras tão distintas e tão distantes geograficamente. Vale salientar que a característica do clima que é importante é a estabilidade climática e não o tipo de clima; o que não vai contra a definição de OCIBILS.

Para muitas características abordadas nesse estudo a variância encontrada nas comunidades foi grande. Isso demonstra quão diversificados são os mecanismos apresentados para um mesmo tipo de clima e solo nos campos rupestres, daí a grande riqueza de espécies e o alto endemismo dessas regiões. Os campos rupestres são ambientes altamente frágeis e únicos, com inúmeras adaptações ainda para serem descobertas e estudadas. Esperamos, com esse trabalho, chamar um pouco mais de atenção para esse ambiente rico e diverso e a necessidade crescente para a conservação dos mesmos.



## Referências bibliográficas

- Alvim, P. T.; Araújo, W. A. El suelo como factor ecológico en el desarrollo de la vegetación en el centro oeste del Brasil. *Turrialba*, 2:153-160, 1952.
- Araújo, G. M.; Haridasan, M. A comparison of the nutrient status of two forests on dystrophic and mesotrophic soils in the cerrado region of central Brazil. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 19:1075-1089, 1988.
- Arens, K. O cerrado como vegetação oligotrófica. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo*, 224. Bot. 15:59-77, 1958.
- Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. *Ecology: from individuals to ecosystems* (Fourth Edition). Blackwell, Oxford, UK. 738p, 2006.
- Benites, V. M., Simas, F. N. B., Schaefer, C. E. G. R., Santos, H. G. & Mendonça, B. A. F. Soils associated to rock outcrops in the highlands of Serras da Mantiqueira and Espinhaço, southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*. 30:569-577, 2007.
- Borlaug, N.E. Feeding a world of 10 billion people: the miracle ahead. In: R. Bailey (ed.). *Global warming and other eco-myths*. Competitive Enterprise Institute, Roseville, EUA. 29-60, 2002.
- Campo, M. C. R., Oliveira, R. S., Pearse, S. J. & Lambers, H. Phosphorus nutrition of Brazilian cerrado plant species in their old, nutrient-impooverished landscapes.
- Cordell, D., Drangert, J-O., White, S. The story of phosphorus: global food security and food for thought. *Global Environ Change*. 19:292–305, 2009.
- Costa, F. N. Campos Rupestres. In: Silva, A. C.; Pedreira, L. C. V. S. F. & Abreu, P. A. A. (eds.) *Serra do Espinhaço Meridional – Paisagens e Ambientes*. Diamantina – MG, Ed. “O Lutador”. 139-145, 2005.
- Crews, T.E.; Kitayama, K.; Fownes, J. H.; Riley, R. H.; Herbert, D. A.; Mueller-Dombois, D.; Vitousek, P. M. Changes in soil phosphorus fractions and ecosystem dynamics across a long chronosequence in Hawaii. *Ecology* 76:1407–1424, 1995.
- Denton, M., Veneklaas, E., Freimoser, F., Lambers, H. *Banksia* species (Proteaceae) from severely phosphorus- impoverished soils exhibit extreme

- efficiency in the use and re-mobilization of phosphorus. *Plant Cell Environ.* 30:1557–1565, 2007.
- Driver, J., Phosphates recovery for recycling from sewage and animal waste. *Phosphorus and Potassium.* 216: 17–21, 1998.
- EcoSanRes. Closing the Loop on Phosphorus. Stockholm Environment Institute (SEI) funded by SIDA Stockhol. 2003.
- Eiten, G. Delimitação do conceito de Cerrado. *Arquivos do Jardim Botânico, Rio de Janeiro* 21: 125-134, 1977.
- Ellsworth, D.S. & Reich, P.B. Photosynthesis and leaf nitrogen in five Amazonian tree species during early secondary succession. *Ecology.* 77:581– 594, 1996.
- Elser, J.J., Marzolf, E.R. & Goldman, C.R. Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton growth in the freshwaters of North America: a review and critique of experimental enrichments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47:1468–1477, 1990.
- Elser, J.J., Dobberfuhl, D.R., MacKay, N.A. & Schampel, J.H. Organism Size, Life History, and N:P Stoichiometry. *BioScience*, 46(9): 674-684. 1996.
- Elser, J.J., Fagan, W.F., Kerkoff, A.J., Swenson, N.G. & Enquist, B.J. Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change. *New Phytologist.* 186: 593-608, 2010.
- Felfili, J.M.; Silva Júnior, M.C.; Rezende, A.V.; Nogueira, P.E.; Walter, B.M.T.; Silva, M.A. & Encinas, J.I. Comparação florística e fitossociológica do Cerrado nas Chapadas Pratinha e dos Veadeiros. In: L. Leite & C.H. Saito (eds.). *Contribuição ao conhecimento ecológico do cerrado.* Brasília, Ed. Universidade de Brasília. 6-11, 1997.
- Felfili, J.M. & Silva Júnior, M.C. (orgs.). *Biogeografia do Bioma Cerrado: estudo fitofisionômico da Chapada do Espigão Mestre do São Francisco.* 2001
- Felfili, J.M.; Nogueira, P.E.; Silva Júnior, M.C.; Marimon, B.S. & Delitti, W.B.C. Composição florística e fitossociologia do cerrado sentido restrito no município de Água Boa, MT. *Acta Botanica Brasilica* 16(1): 103-11, 2002.
- Forest, F., Grenyer, R., Rouget, M., Davies, T. J., Cowling, R. M., Faith, D. P., Balmford, A., Manning, J. C., Proches, S., Bank, M. V. D., Reeves, G., Hedderson, T. A. J., & Savolainen, V. Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature*, 445: 757–760, 2007.

- Friend, M.T., and H.F. Birch. Phosphate responses relation to soil tests and organic phosphorus. *J. Agric. Sc* 54:341-347, 1960.
- Fyllas, N.M., Patiño, S., Baker, T.R., Bielefeld Nardoto, G., Martinelli, L.A., Quesada, C.A. et al. Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: physiology, soils and climate. *Biogeosciences*, 6, 2677–2708, 2009.
- Gardner, W. K., Parberry, D. G. & Barber, D. A. The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L.II. The effects of varying phosphorus supply and soil type on some characteristics of the soilroot surface. *Plant and Soil*. 68: 33-41, 1982.
- Giovanethi M., Mosse B. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytol*; 84:489-500, 1980.
- Giulietti, A. M., Menezes, N. L.; Pirani, J. R. & Wanderley. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Caracterização e lista de espécies. *Bol. Bot. Universidade de São Paulo*. 9: 1-151, 1987
- Guilietti, A. M., Pirani, J. R. & Harley, R. M. Espinhaço Range Region – Eastern Brazil. In: Davis, S. D. et al. (eds) *Centres og Plant Diversity. A guide and strategy for their conservation*. Vol. 3 The Americas. WWF/ZUCN, Cambridge, 1997
- Giulietti, A. M. & Pirani, J. R. Patterns os geographic distribution of some plant species from the Espinhaço Range, Minas Gerais and Bahia, Brazil. In: Vanzolini, P. E. & Heyer, W. R. (eds.) *Proceedings of a workshop on neotropical distribution patterns*. Acad. Bras. Ciênc. Rio de Janeiro, 1988.
- Goodland, R. Oligotrofismo e alumínio no cerrado. In: Ferri, M. G. (Ed.) III *Simpósio sobre o cerrado*. EdUSP, São Paulo. 44-60, 1971.
- Gunther, F. A solution to the heap problem: the doubly balanced agriculture: integration with population. 2005.
- Güsewell, S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*. 164: 243–266, 2004.
- Haridasan, M. Aluminum accumulation by some Cerrado native species in Central Brazil. *Plant and Soil* 65: 265-273, 1982.
- Haridasan, M.. Distribution and mineral nutrition of aluminium accumulating species in different plant communities of the cerrado region of central Brazil.

- In: San José, R. R. e Montes, R. (Ed.) La capacidad Bioprodutiva de Sabanas. IVIC./CIET, Caracas, Venezuela. 309-348, 1987.
- Haridasan, M. Observations on soils, foliar nutrient concentrations and floristic composition of cerrado and cerradão communities in central Brazil. In: Proctor, J.; Ratter, J. A. e Furley, P. A. (Ed.) The Nature and Dynamics of forest-savanna boundaries. Londres, Chapman e Hall, 171-18, 1992.
- Harley, R.M. & Simmons, N.A. Florula of Mucugê. Chapada Diamantina - Bahia, Brazil. Kew, Royal Botanic Gardens. 1986.
- Harley, R.M. Evolution and distribution of Eriope (Labiatae), and its relatives, in Brazil. In: P.E. Vanzolini & W.R. Heyer (eds.). Proceedings of a workshop on Neotropical Distribution Patterns. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências. 71-120, 1988.
- Herppich, M., Herppich, W. B., Von Willert, D. J. Leaf nitrogen content and photosynthetic activity mountain fynbos plants (South Africa). Basic Appl Ecol. 3:329–337, 2002.
- Hidaka, A. & Kitayama, K. Divergent patterns of photosynthetic phosphorus-use efficiency versus nitrogen-use efficiency of tree leaves along nutrient-availability gradients. Journal of Ecology. 97: 984–991, 2009.
- Hidaka, A. & Kitayama, K. Allocation of foliar phosphorus fractions and leaf traits of tropical tree species in response to decreased soil phosphorus availability on Mount Kinabalu, Borneo. Journal of Ecology. 99:849-857, 2011.
- Hopper S. D. & Gioia, P. The southwest Australian floristic region: evolution and conservation of global hotspot of biodiversity. Annu Rev Ecol Evol Systemat. 35:623–650, 2004.
- Hopper, S.D. OCBIL theory: towards an integrated understanding of the evolution, ecology and conservation of biodiversity on old, climatically buffered, infertile landscapes. Plant Soil 322:49–8. 2009
- IBGE. Geografia do Brasil (Região Sudeste). SERGRAF – IBGE, Rio de Janeiro. 3: 250, 1977.
- IBGE. Mapa de Solos, 2005. Endereço eletrônico:  
<http://mapas.ibge.gov.br/solos/viewer.htm>
- Joly, A. B. Conheça a vegetação brasileira. São Paulo, Ed. Uni. São Paulo, 1970.
- Kobe, R.K., Lepczyk, C. A., Iyer, M. Resorption efficiency decreases with

- increasing green leaf nutrients in a global data set. *Ecology* 86: 2780–2792, 2005.
- Koerselman, W., Meuleman, A. F. M. The vegetation N : P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*. 33: 1441–1450, 1996.
- Lambers, H., Shane, M. W., Cramer, M. D., Pearse, S. J., Veneklaas, E.J. Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: matching morphological and physiological traits. *Ann Bot.* 98:693–713, 2006.
- Lambers, H., Raven, J. A., Shaver, G. R. & Smith S. E. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in Ecology and Evolution* – 23: 95-103, 2008.
- Lambers, H., Brundrett, M.C., Raven, J.A. & Hopper, S.D. Plant mineral nutrition in ancient landscapes: high plant species diversity on infertile soils is linked to functional diversity for nutritional strategies. *Plant and Soil* 334: 11-31, 2010.
- Marschner, H. Mechanisms of adaptation of plants to acid soils. In: R.J. Wright, V.C. Baligar, and R.P. Moorman (eds), *Plant-soil interactions at low pH. Proceedings of the Second International Symposium on Plant-Soil Interactions at Low pH*, Beckley, West Virginia, USA. Kluwer Academic Publisher. 683–702, 1991.
- Mendonça, R., J. Felfili, B. Walter, J.C. Silva Jr., A. Rezende, T. Filgueiras & P. Nogueira. *Flora vascular do Cerrado*. In: S. Sano & S. Almeida (eds.). *Cerrado. Ambiente e flora*. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – Embrapa - Cerrados, Planaltina, Brasil. 288-556, 1998.
- Mendonça, M. P. & Lins, V. L. *Lista Vermelha das Espécies Ameaçadas de Extinção de Minas Gerais*. Fundação Biodiversitas e Fundação Zoobotânica de Belo Horizonte. 157, 2000.
- Mendonça, R. C., Felfili, J. M., Walter, B. M. T., Salva Júnior, M. C., Rezende, A. V., Filgueiras, T. S., Bogueira, P. E. *Flora Vascular do Cerrado*. In: Sano, S. M. & Almeida, S. P. (eds) *Cerrado: ambiente e flora*. EMBRAPA Cerrados, Planaltina, DF. 2008
- Menezes, N. L. & Giulietti, A. M. *Campos Rupestres*, 65-74. In: Mendonça & Lins (eds.) *Lista Vermelha das Espécies Ameaçadas de Extinção de Minas Gerais*. Fundação Biodiversitas e Funfação Zoobotânica de Belo Horizonte. 157, 2000.

- Mitchell, P. J., Veneklaas, E. J., Lambers, H., Burgess, S. S. O. Leaf water relations during summer water deficit: differential responses in turgor maintenance and variation in leaf structure among different plant communities in south-western Australia. *Plant Cell Environ.* 31:1791–1802, 2008.
- Myers, N.; Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., Kent, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature.* 403:853–858, 2000.
- Neves, S. C.; Abreu, P. A. A. & Fraga L. M. S. Fisiografia. In: In: Silva, A. C.; Pedreira, L. C. V. S. F. & Abreu, P. A. A. (eds.) Serra do Espinhaço Meridional – Paisagens e Ambientes. Diamantina – MG, Ed. “O Lutador”. 45-58, 2005
- Oliveira, P.S. & R.J. Marquis (eds.) The Cerrados of Brazil. Ecology and natural history of a neotropical savanna. Columbia University Press, New York. 2002
- Pirani, J.R.; Giuliatti, A.M.; Mello-Silva, R. & Meguro, M. Checklist and patterns of geographic distribution of the vegetation of Serra do Ambrósio, Minas Gerais, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica.* 17: 133-147, 1994.
- Pooter, H., Niinemets, U., Pooter, L., Wright, I. J. & Villar, R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist.* 182: 565-588, 2009.
- Raij, B. V., Cantarella, H., Quaggio, J. A., Prochnow, L. I., Vitti, G. C. & Pereira, H. S. Soil testing and plant analysis in Brazil. *Communications in Soil Science and Plant Analysis.* 5: 739-751, 1994.
- Raij, B. van.; Andrade, J.C.; Cantarella, H.; Quaggio, J.A. Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais. Campinas: Instituto Agrônômico. 285, 2001.
- Ratter, J. A. & Dargie, T. C. D. An analysis of the floristic composition of 26 cerrado areas in Brazil. *Edinburg Journal of Botany* 49(2): 235-250, 1992.
- Reich, P.B., C. Uhl, M.B. Walters and D.S. Ellsworth. Leaf life-span as a determinant of leaf structure and function among 23 tree species in Amazonian forest communities. *Oecologia.* 86:16–24, 1991.
- Reich, P.B., Oleksyn, J., Wright, I.J., Niklas, K.J., Hedin, L. & Elser, J.J. Evidence of a general 2/3-power law of scaling leaf nitrogen to phosphorus among major plant

- groups and biomes. *Proceedings of the Royal Society – Biological Sciences*. 227: 877-883, 2010.
- Reiners, W. A. Complementary Models for Ecosystems. *The American Naturalist*, 127: 59-73. 1986.
- Ribeiro, J.F., S.M. Sano e J.A. da Silva. Chave preliminar de identificação dos tipos fisionômicos da vegetação do Cerrado. In: *Anais do XXXII Congresso Nacional de Botânica*. Sociedade Botânica do Brasil, Teresina, Brasil. 124-133, 1981.
- Richardson, S.J., Allen, R.B. & Doherty, J.E. Shifts in leaf N:P ratio during resorption reflect soil P in temperate rainforest. *Functional Ecology*. 22: 738–745, 2008.
- Rundel, P. W., Specht, R. L., Hopkins, A. J. M., Montenegro, G., Margaris, N. S. Vegetation, nutrition and climate - data-tables. (2) Foliar analyses. In: Specht RL (ed) *Tasks for vegetation science, 19: Mediterranean-type ecosystems. A data source book*. Kluwer Academic, Dordrecht. 63–80, 1988.
- Runge-Metzger, A., Closing the cycle: obstacles to efficient P management for improved global food security. *SCOPE 54 – phosphorus in the global environment – transfers, cycles and management*. 1995.
- Ryan, M. H., Ehrenberg, S., Bennett, R.G., Tibbett, M. Putting the P in Ptilotus: a phosphorus-accumulating herb native to Australia. *Ann Bot.* 103:901–911, 2009.
- Saadi, A. A geomorfologia da Serra do Espinhaço em Minas Gerais e de suas margens. *Genomos*. 41, 1995.
- Sarmiento, g. The savannas of tropical america. In: D. W. Goodall (ed.), *Ecosystems of the world – tropical savannas*, 730 p., Elsevier, Amsterdam. 245-288 , 1983.
- Sarruge, J.R.; Haag, H.P. *Análises químicas em plantas*. Piracicaba: ESALQ. 56, 1974.
- Selmants, P. C.; Hart, S.C. Phosphorus and soil development: does the Walker and Syers model apply to semiarid ecosystems? *Ecology*. 91:474–484, 2010.
- Skene, K. R., Kierans, M., Sprent, J. I., Raven, J. A. Structural aspects of cluster root development and their possible significance of nutrient acquisition in *Grevillea robusta* (Proteaceae). *Annals of Botany*. 77?443-451, 1996.
- Smil, V. *Feeding the World: A Challenge for the 21st Century*. The MIT Press, Cambridge, MA. 360, 2000.
- Smil, V. Phosphorus in the environment: natural flows and human interferences. *Annual Review of Energy and the Environment* 25: 53–88, 2000b.

- Smith, S.E.; Read, D.J. Mycorrhizal Symbiosis, Elsevier 2008.
- Stannard, B.L. (ed.) Flora of the Pico das Almas, Chapada Diamantina - Bahia, Brazil. London, Kew, Royal Botanic Gardens. 1995.
- Steen, I. Phosphorus management in the 21st century. Management of a non-renewable resource. Phosphorus and Potassium. 217: 25–31, 1998.
- Sterner, R.W. & Elser, J.J. Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere (First Edition). Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 439p. 2002.
- Stock, W.; Verboom, G. Phylogenetic ecology of foliar N, P and N:P ratios across Mediterranean Type Ecosystems. Global Ecology and Biogeography . 2011.
- Uhlein, A. Transição cráton – faixa dobrada: exemplo do Cráton do São Francisco e da Faixa Araçuaí (Ciclo Brasileiro) no Estado de Minas Gerais. Aspectos estratigráficos e estruturais. Inst. Geociências, Universidade de São Paulo – SP. Tese de Doutorado. 295, 1991.
- Vierheilig, H.; Goughlan, A.P.; Wyss, U.; Piché, Y. Ink and Vinegar, a simple staining technique for arbuscular - mycorrhizal fungi. Appl. Environ. Microbiology 64:5004-5007, 1998.
- Vance, C.P., Uhde-Stone, C., Allan, D.L. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. New Phytologist 157: 423–447, 2003.
- Vitousek, P. M. & Howarth, R. W. Nitrogen limitation on land and in sea: How can it occur? Biogeochemistry. 13: 87-115. 1991.
- Walker, B. A., & Pate, J. S. Morphological variation between seedling progenies of *Viminaria juncea* (Schrad. & Wendl.) Hofmans. (Fabaceae) and its physiological significance. Australian Journal of Plant Physiology. 13:305-319, 1986.
- Westman, W. E., Rogers, R. W. Nutrient stocks in a sub-tropical eucalypt forest, North Stradbroke Island. Aust J Ecol. 4:447–460, 1977.
- Wetzel, R.G. Limnology. Lakes and rivers ecosystems (Third Edition). Academic Press, Elsevier, New York. 1005p, 2001.
- Wright, I. J., Cannon, K. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. Funct Ecol. 15:351–359, 2001.



- Wright IJ, Reich PB & Westoby M Strategy-shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high and low rainfall, and high and low nutrient habitats. *Functional Ecology*. 15: 423-434, 2001.
- Wright, I. J., Groom, P. K., Lamont, B. B., Poot, P., Prior, L. D., Reich, P. B., Schulze, E. D., Veneklaas, E. J. & Westoby, M. Leaf trait relationships in Australian plant species. *Functional Plant Biology*, 31, 551-558, 2004.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M-L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pynakow, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J. & Villar R. The world-wide leaf economics spectrum. *Nature*. 428: 821-827, 2004b.

