

Mauro Brum Monteiro Junior

**“PARTIÇÃO DE RECURSOS HÍDRICOS EM COMUNIDADES
VEGETAIS DE CAMPO RUPESTRE E CAMPO DE ALTITUDE NO
SUDESTE BRASILEIRO”**

Campinas

2013



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS



INSTITUTO DE BIOLOGIA

Mauro Brum Monteiro Junior

**“PARTIÇÃO DE RECURSOS HÍDRICOS EM COMUNIDADES
VEGETAIS DE CAMPO RUPESTRE E CAMPO DE ALTITUDE NO
SUDESTE BRASILEIRO”**

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
Mauro Brum Monteiro Jr.
Rafael S. Oliveira
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biologia para obtenção do título de mestre
em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira

Campinas, 2013

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA POR
MARA JANAINA DE OLIVEIRA – CRB8/6972
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

B834p Brum Jr., Mauro, 1984-
Partição de recursos hídricos em comunidades
vegetais de campo rupestre e campo de altitude no
Sudeste brasileiro / Mauro Brum Monteiro Junior. –
Campinas, SP: [s.n.], 2013.

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

1. Nicho (Ecologia). 2. Coexistência de espécies.
3. Isótopos. 4. Raízes. 5. Ecofisiologia. I. Oliveira,
Rafael Silva, 1974-. II. Universidade Estadual de
Campinas, Instituto de Biologia. III. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em Inglês: Partitioning of water resource in plant communities of campo rupestre and campo de altitude in Southeast Brazil

Palavras-chave em Inglês:

Niche (Ecology)

Species coexistence

Isotope

Roots

Ecophysiology

Área de concentração: Ecologia

Titulação: Mestre em Ecologia

Banca examinadora:

Rafael Silva Oliveira [Orientador]

Ricardo Augusto Gorne Viani

Pedro Ortman Cavallin

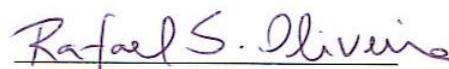
Data da defesa: 15-02-2013

Programa de Pós Graduação: Ecologia

Campinas, 15 de fevereiro de 2013.

BANCA EXAMINADORA

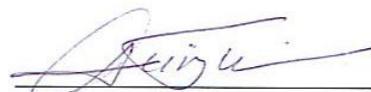
Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira (Orientador)


Assinatura

Dr. Pedro Ortman Cavalin


Assinatura

Dr. Ricardo Augusto Gorne Viani


Assinatura

Prof. Dr. Fernando Roberto Martins

Assinatura

Profa. Dra. Kayna Agostine

Assinatura

*Dedico essa tese a minha futura esposa **Suellen Harumi Tajiri**. Ao **Sr. Jorge Tajiri** (in memorian) que pelo desconhecido contato tem demonstrado que foi um grande homem. A **Sra. Isaura Toshie Tajiri** e a **Christiane Aparecida Hatsumi Tajiri**. Essas pessoas no fundo parecem ser as únicas que, fora do ambiente universitário, botavam fé no meu trabalho.*

RAIZ FORTE

Rodrigo Piccolo

*Busca realmente algo além
Que seja diferente, inovador, original, revolucionário fazer
Fazer a sua vida revolucionar
Ser querido e querer, ouvido e ouvir
Espalhar a semente do bem e crescerá*

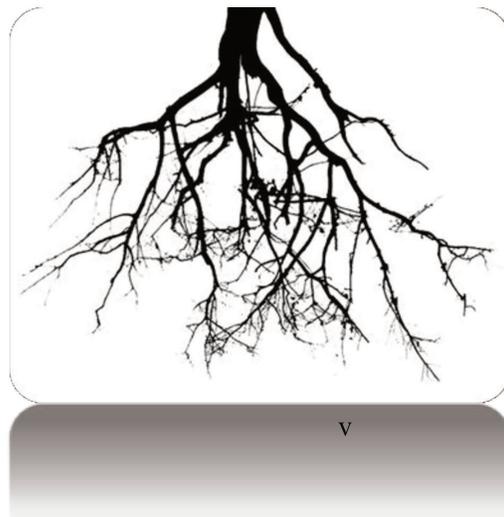
Raiz forte raiz raiz

*O que nós unirá e nós fará um só povo, um só coração
Como uma árvore de vários e vários galhos
Mais com uma só raiz
E um só coração é preciso se ter*

*Raiz forte, raiz o poder do sol
Forte, tudo que precisa está ai
Raiz forte, raiz o poder do sol
Forte, tudo que precisa está ai*

*Dê sua luta forte no coração
E agir como tal
Não será apenas mais um na multidão
E caminhar pra frente
Sem se preocupar com os tropeços
Pois a vida é para viver e sempre existe a chance de um recomeço
Ah, nem sempre é possível manter sua luta e as vezes até ficar em pé
Conservar a raiz e um ato de resistência
Enfrentar as batalhas nos faz guerreiros em termos*

*Agradece ao teu "deus" onde está
A força que tem mãos pra trabalhar
Procure não reclamar
E acredite que a planta que te alimentou
Não foi em vão brotou
De uma raiz brotou de uma raiz
E é uma obrigação resistir a nós todos os guerreiros
A todo e qualquer mal qualquer força que nos possa derrubar
Pois é nossa obrigação manter
A raiz sempre forte
A raiz sempre forte*



Agradecimentos

Primeiramente quero agradecer a todo povo brasileiro, aqueles jovens, senhores e senhoras que acordam cedo e partem para uma rotina de labuta e trabalho pesado nas faxinas, nas cozinhas, nas fábricas, nos campos, nas escolas, nos escritórios privados ou mesmo nas repartições públicas, a toda classe de trabalhadores que existe nesse país. Vocês ajudaram de alguma maneira a mover a nossa economia, pagaram seus impostos com o árduo suor do trabalho, muitas vezes injusto, e fizeram que o governo destinasse parte do dinheiro arrecadado em investimento em ciência. Eu garanto a vocês que eu investi bem o vosso dinheiro em um trabalho que, embora muitos o considerem dispensável, é digno como qualquer outro. Afirmo a todos que coloquei todo meu amor em cada ato destinado ao conhecimento produzido aqui. A vocês, ilustres conhecidos e desconhecidos o meu muito obrigado.

Agradeço a CAPES pela bolsa e a FAPESP pelo financiamento do nosso projeto. Ao Instituto de Biologia – UNICAMP, a toda a diretoria responsável pela organização do instituto e a todos os funcionários que fazem esse instituto funcionar de modo tão eficaz. Em especial quero agradecer ao Robson (secretaria de graduação), ao João Carlos (taxonomia), a Livia (Herbário), ao Tião e a Iara (secretaria do departamento de Botânica). Aos funcionários da biblioteca central, meu “escritório particular” na graduação e na pós-graduação. Aos funcionários da secretária de pós-graduação, de modo muito especial a Célia. Prezada Célia, o que seria das plantas sem a enzima Rubisco, o que seria do programa de pós-graduação sem você. Simples assim. Ainda quero agradecer ao ICMBio por autorizar o projeto de pesquisa no Parque Nacional da Serra da Canastra e a Fundação Florestal do estado de São Paulo por autorizar o projeto de pesquisa no Parque Estadual de Campos de Jordão.

De modo especial quero agradecer ao motorista (DGA) Clemlilton que ensinou que em trabalho de campo a gente tem que comer marmitta e não “lanchinho”. E de modo mais que especial, meu mais novo grande amigo e camarada o motorista (DGA) Osvaldinho, nossas conversas filosóficas durante as viagens, seu apoio no campo, nossa luta contra o incêndio, nossas risadas, você é um amigo mais que especial. Temos longas histórias para contar para nossos netos. Muito obrigado a vocês.

Agradeço a minha família Mauro, Cleunice, Raquel, Heloisa (que também foi minha ajudante de campo) e Matheus. Vocês são a ancora que não deixa o barco a deriva. Meus pais sempre me ensinaram o valor do trabalho, e com esse valor eu trabalhei muito nessa tese. Muito obrigado. E ao Matheus que foi muitas vezes meu ajudante de campo, e é com ele que eu mais aprendo sobre a incompreensão da natureza humana, sobre lidar com as pessoas, educar, criar, julgar e ser duro quando necessário. Você tem criado em mim uma série de atributos que outra pessoa na minha idade jamais imagina em aprender. Muito obrigado a essa família que eu amo tanto.

Agradeço a minha segunda família Sr. Jorge Tajiri (*in memoriam*), Sra. Isaura Toshie, Christiane e Suellen a vocês eu dediquei essa tese. Vocês reconhecem em mim uma pessoa que gosta muito do que faz, e nas vossas simplicidades parecem compreender que todo meu trabalho é realmente necessário. Quantas vezes eu fui à casa de vocês para ficar no quarto trancado, lendo, estudando, escrevendo, criando e vocês me dando um apoio inacreditável. Em especial minha cunhada Christiane que sempre me ajudou nas correções de tudo que eu escrevia. Uma mulher guerreira, responsável e adorável. Eu te admiro muito. Finalmente, minha amada Suellen que é meu oxigênio, minha luz, minha vida, você

é parte de mim com você que eu compartilho o melhor sentimento do mundo, o Amor. A vocês meu muito obrigado.

De modo especial, agradeço aos professores Rafael Silva Oliveira, Fernando Martins, Flávio Maez, Beatriz Apezato da Glória, Tamashiro, Kayna e João Semir. Aos professores do Curso de Campo Ecologia da Floresta Amazônica e do Curso de Campo do Cerrado em Itirapina-SP. Estes professores foram os responsáveis por tirar o véu que encobria meus olhos e me fizeram enxergar, o mundo ficou mais bonito assim. No que funciona o trem da vida, vocês são os trilhos. Agradeço aos professores dos cursos de ecologia de populações, ecologia de comunidades, do curso de meta-análise, do curso de sistemas subterrâneos e ao professor Fernando Martins pelo curso de ecologia dos solos. Muito obrigado a todos.

Quero agradecer de modo mais que especial ao meu orientador e professor Rafael Silva Oliveira. Sempre me lembro do dia que eu o encontrei na disciplina de Itirapina em 2007 e demos muitas risadas nos projetinhos da graduação juntos como o Palha e o Miklos. Desde então, eu sempre consulto o Rafael para me ajudar e me dar conselhos que muitas vezes vão além do trabalho acadêmico. O Rafael sempre ensina para vida. Para resumir meu agradecimento uso das palavras de Rubens Alves: *"Se fosse ensinar a uma criança a beleza da música não começaria com partituras, notas e pautas. Ouviríamos juntos as melodias mais gostosas e lhe contaria sobre os instrumentos que fazem a música. Aí, encantada com a beleza da música, ela mesma me pediria que lhe ensinasse o mistério daquelas bolinhas pretas escritas sobre cinco linhas. Porque as bolinhas pretas e as cinco linhas são apenas ferramentas para a produção da beleza musical. A experiência da beleza tem de vir antes"*. A beleza da natureza toca diferente nos meus sentidos depois que você me ensinou a enxergar. Muito obrigado.

Agradeço de modo especial todos os amigos do Curso de Campo da Amazônia EFA 2011. Para resumir meus agradecimentos uso das palavras do José Saramago (trecho de O Homem Duplicado): *Assim afirmamos e negamos, assim convencemos e somos convencidos, assim argumentamos, deduzimos e concluímos, percorrendo impávidos a superfície de conceitos sobre os quais só temos ideias muito vagas, e, apesar da falsa segurança que em geral aparentamos enquanto tateamos os caminhos no meio da cerração verbal, melhor ou pior lá vamos entendendo, e as vezes até encontrando*. Todos os amigos desse admirável curso, meu muito obrigado.

Os trabalhos de campo não seriam possíveis senão ao auxílio oferecido pelos companheiros Bruno, Paulo, Nicolas e Célia do Parque Estadual de Campos do Jordão e pelos companheiros Boca, Dani, D. Vicentina, Evelylls e Darlan de São Roque de Minas. A vocês eu agradeço de coração pelas conversas, descobertas e risadas. Muito Obrigado.

Agradeço ao pessoal da taxonomia pela ajuda na identificação de algumas espécies, de modo especial ao Marcelinho, Gustavo Shimizu, Fabricio Meyer, Nicoll e Leo Meirelles. Muito Obrigado.

Também quero agradecer todos os meus amigos de graduação e pós-graduação. A Gabriela Monteiro que, sem sombra de dúvidas, foi a maior catalisadora dessa reação, me ajudou a passar no mestrado, me ajudou a aturar o mestrado, me ajudou a completar o mestrado, além de ser minha grande conselheira. Você sabe do quanto sou grato. Uso dessas páginas para eternizar minha gratidão a você. Agradeço ao Palha e ao Anderson Tintino que foram meus melhores amigos na graduação e sempre me ensinam para a vida, a Aneci Serra por ser minha inspiração e me ensinar o tempo todo que não devemos ter orgulho, a Marina Vieira que ensinou a história da cabeça de árvore. Ao Fabrício Meyer

meu grande companheiro do dia-a-dia, desde o curso de campo de Itirapina (2011), sempre me ensina taxonomia e me ajudou muitas vezes no meu trabalho, meu grande amigo de todas as horas. A Mayra Vidal pela boa conversa, ajuda de campo e companheirismo durante o curso de campo de Itirapina, 2012. Ao Mario Marques que sempre discute coisas inteligentes, e sempre se mostrou disposto em me ajudar. Ao Marcos Scaranello que sempre se colocou a disposição em ajudar nas análises estatísticas. A Débora Prado pelos cafés filosóficos e conselhos amorosos. A Rachel Daólio, Arildo Dias (e o nosso labhour), Aline Lima (conversas sobre as dúvidas da vida), Nicoll Escobar, Xupa Xiclete, Ana Luiza, Inacio Teles, Gregório, Camila Pagotto, Carla Madelaire, Fran, Fernando, Manô, Lucas, Hélio Checon, Daniela Vinha (muitas risadas e correções de textos) e ao casal mais lindo do mundo Miklos Bajay e Mariana Cissoto. Ao pessoal da Universidade Eduardo Mondlane Profa. Sonia, Profa. Célia, Prof. Orlando Quilambo. Muito obrigado a todos aqui mencionado.

Quero agradecer ao pessoal da ESALQ e do laboratório de ecologia isotópica CENA por todo apoio logístico e pelo uso dos equipamentos. De modo especial ao Geraldo e a Toninha, duas pessoas que são muito boas e me ajudaram de tal forma que devo agradecimentos eternos a esses dois. Ao Prof. Plínio pelo apoio logístico e por lidar com as burocracias para possibilitar o andamento do nosso trabalho. Ao Prof. Marcelo por permitir o uso do equipamento de destilação criogênica. A Profa. Beatriz Apezato da Glória por ajudar na compreensão dos sistemas subterrâneos e a Marli Kasue.

Quero agradecer a todos os membros do laboratório de Ecologia Funcional de Plantas da UNICAMP. De modo especial, a Grazielle Salles Teodoro, por ter sido tão gentil, animada, parceira, pelos cafés da tarde, pela ajuda financeira, pelas risadas na casa da D. Vicentina, por apresentar sua família tão dócil, pelos livros e presentes. Muito Obrigado. A “Zizi” Salles que não é do laboratório, mas sabe trabalhar com os equipamentos do laboratório como ninguém. Você é sempre muito animada, e me deixou sempre animado toda vez que eu te encontrei. Muito obrigado a essas irmãs. Ao gracioso, extrovertido, animado, trabalhador e “*buena onda*” José Carmelo, depois que ele morrer pode ser canonizado, pensa num cara gente boa. A minha grande amiga sulista Carol Muller seu entusiasmo e humildade me contagiam. Você é muito legal e adoro conversar com você, te adoro muito. Ao Paulo, Cleiton e Gabriel pelos apoios diversos. Finalmente, a “anisohídrica”, maluca e totalmente pirada Gabriela Atique, nossas longas conversas, discussões sobre as “divindades”, tubo falcon para lá, tubo falcon para cá, risadas e as medidas da madrugada regrada de muitas musica e risadas, o meu muito obrigado. Agradeço ao Prof. Rafael Silva Oliveira por proporcionar uma convivência tão interessante com essas pessoas.

Quero agradecer aos membros da pré-banca e da banca Pedro Cavalin, Ricardo Viani e Roberta Zandavalli por terem aceitado corrigir meu manuscrito de modo tão rápido com comentários muito criteriosos e importantes para a finalização da minha tese. E ao meu professor e Rafael Silva Oliveira por orientar no desenvolvimento da escrita da tese. Vocês todos possibilitaram eu dar continuidade nos meus planos, sem descontinuar meus estudos. O efeito dessas ações na minha vida não tem palavras que resume meu agradecimento.

E para finalizar quero agradecer aos responsáveis pela trilha sonora da minha vida nesses últimos dois anos, Nina Simone, Hosoo Transmongolia, Mato Seco, Ali Farka Touré, Tiken Jah Fakoly, Ponto de Equilíbrio, Edson Gomes, Groundation, Lucky Dube e outros....Muito obrigado.

Resumo

A partição de recursos hídricos do solo é um dos modelos plausíveis para explicar os mecanismos que promovem a coexistência e a diferenciação de nicho entre espécies em comunidades vegetais. As raízes constituem a principal interface de troca de água entre a planta e o solo, de modo que profundidade radicular é um atributo chave que pode influenciar o funcionamento hidráulico das plantas. O campo rupestre e o campo de altitude são vegetações campestres que ocorrem em montanhas ou chapadas sob diferentes regimes de água devido as diferenças climáticas e pedológicas, sendo o campo rupestre mais árido que o campo de altitude. Essas comunidades são bem conhecidas devido a alta diversidade de espécies, mas pouco se sabe a respeito da diversidade de estratégias de uso de água. Entender as estratégias hidráulicas das plantas é importante para fazer previsões das respostas das comunidades em relação as mudanças climáticas. Diante disso, o nosso objetivo foi responder: quais são os padrões de aquisição e uso de água por plantas que coexistem em uma vegetação de campo rupestre e outra de campo de altitude? Além disso, quais são as estratégias de uso de água entre as plantas com sistemas subterrâneos contrastantes nessas comunidades?

Nós avaliamos a composição de isótopos estáveis da água do solo e contrastamos com a composição isotópica da água do xilema de 15 espécies de plantas em cada comunidade. A composição isotópica da água do xilema foi usada como um indicador para estimar a profundidade do solo na qual as plantas estão absorvendo a água. Também fizemos escavações das raízes para verificar qual é o tipo morfológico de cada espécie e contrastar com os resultados da composição isotópica da água do xilema. Além disso, medimos o potencial hídrico da madrugada, do meio dia e a condutância estomática máxima três vezes durante a estação seca (junho, julho e agosto).

Nós demonstramos que em ambas as comunidades há uma diversidade interespecífica de formas de sistemas subterrâneos, sendo que o campo rupestre apresentou maior variação interespecífica de uso de água em perfis verticais do solo. As plantas do campo de altitude apresentam raízes mais superficiais do que no campo rupestre. Além disso, demonstramos que a profundidade do sistema radicular é um bom preditor do potencial hídrico da madrugada e do grau de regulação estomática para as plantas do campo rupestre, mas não do campo de altitude. Não encontramos relação entre a profundidade do sistema radicular e o potencial hídrico do meio dia em ambas as comunidades.

Abstract

Soil water partitioning is a plausible model to explain the mechanisms that allow species coexistence and niche segregation in plant communities. Roots are the main interface of water exchange between plant and soil, so rooting depth is a key trait that affects whole-plant hydraulic function. The campos rupestres and campos de altitude are two shrubland communities that occur in mountainous plateaus under contrasting water regimes due to differences in their climatic and pedological variables, campos rupestres being more arid than campos de altitude. These communities are well known for their high species diversity but little is known about the diversity of water use strategies. Understanding plant hydraulic strategies is important for improving predictions of community responses to changes in climate. Our goal was to respond: what are the patterns of water acquisition and use in campo rupestres and campo de altitude? Furthermore, what are the water use strategies of plants with contrasting rooting depths in these plants communities?

We evaluated the δD of soil water and xylem water of 15 species in each community. The δD of xylem water was used as proxy of rooting depth. We also excavated

the roots of all species to evaluate their root morphological pattern and to compare with the isotopic data. Furthermore, we measured pre-dawn and midday water potentials and stomatal conductance three times during the dry season (June, July and August, 2012).

We found a high interespecific diversity of root types in both communities and higher variance of hydraulic traits at campo rupestre. Campo de altitude plants had shallower roots than campo rupestre. Moreover, we demonstrated that pre-dawn water potential is a good predictor of rooting depth, which in turn is a good predictor of the degree of stomatal control for campo rupestre community but these patterns were not found at campo de altitude. We did not find any relationship between rooting depth and midday water potential for both communities.

Abreviaturas utilizadas

CA: Campo de altitude

CR: Campo rupestre

PNSC: Parque Nacional da Serra da Canastra

PECJ: Parque Estadual de Campos do Jordão

δD : Composição isotópica de hidrogênio (‰)

$\delta^{18}O$: Composição isotópica de oxigênio (‰)

$g_{s\ max}$: Condutância estomática máxima ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)

SC: Serra da Canastra

SM: Serra da Mantiqueira

Ψ_{pd} : Potencial hídrico da madrugada (MPa)

Ψ_{md} : Potencial hídrico do meio-dia (MPa)

CGA: Conteúdo gravimétrico de água (g.g^{-1})

DPV: Déficit de pressão de vapor atmosférico (KPa)

δD_{xil} : Composição isotópica da água do xilema (‰)

Listas de figuras e tabelas

Figura 1. Diagramas climáticos para a região do Parque Nacional da Serra da Canastra (MG), correspondente ao período de 1995-2010, e da região do Parque Estadual de Campos do Jordão (SP) correspondente ao período de 1994 a 2008. As linhas vermelhas representam as médias mensais da temperatura e as linhas azuis, médias mensais de precipitação. Pontos de intersecção entre as duas linhas e a área com traços amarelos representam períodos de déficit hídrico. Áreas azuis claras correspondem ao período úmido, e azuis escuras ao período superúmido (acima de 100 mm por mês).....46

Figura 2. Estrutura coletora de água da neblina montada no interior do Parque Estadual de Campos do Jordão-SP. Esse coletor foi construído baseado no desenho proposto por Fisher e Still (2007).....46

Tabela 1. Lista de espécies estudadas em uma área de campo rupestre no Parque Nacional da Serra da Canastra, MG e em uma área de campo de altitude no Parque Estadual de Campos do Jordão, SP.....47

Figura 3. Precipitação mensal total (barras) e média do déficit de pressão de vapor atmosférico – DPV (linhas) durante o período de estudo (janeiro a agosto de 2012) para a área de campo de altitude (CA: barra preta e linha preta) localizado no Parque Estadual de Campos do Jordão-SP e para a área de campo rupestre (CR: barra cinza e linha cinza) localizada no Parque Nacional da Serra da Canastra-MG.....48

Figura 4. Sistemas subterrâneos de 15 espécies de plantas da comunidade de campo rupestre do Parque Estadual da Serra da Canastra, MG. Os números representam as espécies indicadas na tabela 1 e nas figuras 15, 16 e 19.....51

Figura 5. Exemplos de sistemas subterrâneos que apresentam ajustes morfológicos para desviar de rochas (setas D e E), e alterar sua morfologia para ultrapassar frestas na matriz rochosa (setas C e F) de quatro espécies de plantas lenhosas na comunidade de campo rupestre no Parque Nacional da Serra da Canastra, MG. As figuras A e B mostram um fragmento de raiz pivotante da espécie *Leandra aurea* na qual é possível notar um achatamento na morfologia da raiz.....51

Figura 6. Sistemas subterrâneos de 15 espécies de plantas da comunidade de campo rupestre do Parque Estadual da Serra da Canastra, MG. Os números representam as espécies indicadas na tabela 1 e nas figuras 15, 16 e 19.....54

Figura 7. Linhas meteóricas com os dados de δD e $\delta^{18}O$ de eventos de precipitação do campo rupestre do Parque Nacional da Serra da Canastra – MG (PNSC, linha pontilhada) e de campo de altitude do Parque Estadual de Campos do Jordão, Serra da Mantiqueira – SP (PECJ, linha tracejada). A linha contínua representa a linha meteórica global obtida a partir da equação $\delta D = 8 \times \delta^{18}O + 10$. Quadrados preenchidos representam eventos de neblina e os

sem preenchimentos de chuva no PECJ. As setas apontando para os quadrados preenchidos indicam a água da neblina coletada de junho a agosto antes das coletas de solo e de plantas. Amostras coletadas entre janeiro e novembro de 2012. Círculos preenchidos representam a água de um riacho e os círculos não preenchidos eventos de chuva no PNSC. Amostras coletadas entre setembro de 2011 e novembro de 2012. A linha dessa regressão linear simples representa a linha meteórica do PECJ ($\delta D=17,8835+8,8036* \delta^{18}O$) e do PNSC ($\delta D=17,8835+8,8036* \delta^{18}O$).....**54**

Figura 8. Conteúdo gravimétrico de água no solo nas profundidades 5, 15, 30, 60 e 90 cm, coletados no mês de setembro de 2011, em um Campo Rupestre, Parque Nacional da Serra da Canastra - MG. Os pontos representam a média aritmética e as barras representam o desvio padrão em torno da média. (n=6 por profundidade). A caixa acima e a direita representa um gráfico da correlação entre o conteúdo gravimétrico de água no solo e a composição isotópica de $\delta D\%$ do solo nas diferentes profundidades ($r^2=0,97$; $p=0,0015$).....**55**

Figura 9. A- Média da composição isotópica de $\delta D\%$ da água do xilema de 15 espécies de plantas coletadas em setembro de 2011 em uma comunidade de campo rupestre, no Parque nacional da Serra da Canastra – MG. As colunas representam a média aritmética e as barras representam o desvio padrão em torno da média (n=2-6 indivíduos por espécie). As barras com letras distintas indicam diferenças entre as espécies. B- Média da composição isotópica de δD da água do solo nas profundidades 5, 15, 30, 60 e 90 cm coletados no mesmo período (n=3-6 por profundidade). Os pontos representam a média aritmética e as barras representam o desvio padrão em torno da média.....**56**

Figura 10. Conteúdo gravimétrico de água no solo nas profundidades 5, 15, 30, 60 e 90 cm, coletados no mês de agosto de 2012 em campo de altitude, localizado no Parque Estadual de Campos do Jordão, Serra da Mantiqueira-SP. As colunas representam a média aritmética e as barras representam o desvio padrão em torno da média (n=4 por profundidade). A caixa abaixo à esquerda representa um gráfico da correlação entre o conteúdo gravimétrico de água no solo e a composição isotópica de $\delta D\%$ da água do solo nas diferentes profundidades avaliadas ($r^2=0,52$, $p=0,053$).....**57**

Figura 11. A- Média da composição isotópica de $\delta D\%$ do xilema de 15 espécies de plantas coletadas em agosto de 2012 em campo de altitude, Serra da Mantiqueira – SP. Os pontos representam a média aritmética e as barras representam o desvio padrão em torno da média (n=4-6 indivíduos por espécie). As barras com letras distintas indicam diferenças entre as espécies. B- Média da composição isotópica de δD da água do solo nas profundidades 5, 15, 30, 60 e 90 cm coletados no mesmo período (n=3-6 por profundidade). Os pontos representam a média aritmética e as barras representam o desvio padrão em torno da média.....**58**

Tabela 2. Contribuição em percentagem (%) de água em que as profundidades entre 05-30 e 60-90 cm proporcionam como fontes de água usadas pelas plantas de campo rupestre no Parque Nacional da Serra da Canastra, MG e pelas plantas de campo de altitude no Parque

Estadual de Campos do Jordão, SP obtidas a partir dos resultados estimados pelo modelo de mistura. Ind = indeterminado.....59

Figura 12. Potencial hídrico da madrugada (Ψ_{pd}) e do meio dia (Ψ_{md}) da comunidade de plantas de campo rupestre (CR), Parque Nacional Serra da Canastra - MG e da comunidade de plantas de campo de altitude (CA), Parque Estadual de Campos do Jordão, Serra da Mantiqueira - SP. O ponto central representa a mediana dos valores de Ψ_{pd} e de Ψ_{md} de todos os indivíduos de cada comunidade medidos de junho a agosto de 2012. Os limites das caixas representam a amplitude interquartil e as barras os valores extremos. As comunidades não apresentaram diferenças entre elas em nenhum dos três meses (Tabela 2).....60

Tabela 3- Resultados da análise de variâncias (ANOVA) comparando as médias do Ψ_{pd} e do Ψ_{md} do campo rupestre (CR), Parque Nacional Serra da Canastra - MG e do campo de altitude (CA), Parque Estadual de Campos do Jordão – SP, nos meses de junho, julho e agosto de 2012 (Figura 12). Estão mostrados os graus de liberdade do fator (gl), os quadrados médios (QM), o valor de F de cada fator e o nível de significância p..... 60

Figura 13. Potencial hídrico da madrugada (Ψ_{pd}) (A) e potencial hídrico do meio dia (Ψ_{md}) (B) de 15 espécies plantas de campo rupestres, Parque Nacional da Serra da Canastra - MG. Ordenamos as espécies no eixo x de acordo com os valores da composição isotópica de $\delta D_{\%o}$ do xilema das plantas. Da esquerda para a direita, as espécies que apresentam os valores mais negativos para os menos negativos. Deste modo, as plantas estão distribuídas pelas que apresentam as raízes mais profundas até as que apresentam as raízes mais superficiais. As linhas que ligam os pontos indicam os meses de junho (pontilhada), julho (tracejada) e agosto (contínua). Optamos por colocar essa linha ligando os pontos para facilitar a visualização gráfica da variação entre os meses estudados. A média é o ponto de intersecção entre a barra e a linha e as barras em cada ponto representam o desvio padrão.....61

Figura 14. Média do potencial hídrico da madrugada (Ψ_{pd}) (A) e potencial hídrico do meio dia (Ψ_{md}) (B) de 15 espécies plantas de campo de altitude, Parque Estadual de Campos do Jordão, Serra da Mantiqueira. Ordenamos as espécies no eixo x de acordo com os valores da composição isotópica de δD_{xil} das plantas. Da esquerda para a direita, as espécies que apresentam os valores mais negativos para os menos negativos. Deste modo, as plantas estão distribuídas pelas que apresentam as raízes mais profundas até as que apresentam as raízes mais superficiais. As linhas que ligam os pontos indicam os meses de junho (pontilhada), julho (tracejada) e agosto (contínua). Optamos por colocar essa linha ligando os pontos para facilitar a visualização gráfica da variação entre os meses estudados. A média é o ponto de intersecção entre a barra e a linha e as barras em cada ponto representam o desvio padrão..... 62

Figura 15. Relações entre a profundidade do sistema radicular (δD_{xil}) e o potencial hídrico da madrugada (Ψ_{pd}) do mês agosto e entre a variação do potencial hídrico da madrugada (Ψ_{pd}) nos meses de junho e agosto para 15 espécies de plantas de campo rupestre no

Parque Nacional Serra da Canastra - MG (A e C) e 15 espécies de plantas de campos de altitude no Parque Estadual de Campos do Jordão, Serra da Mantiqueira – SP (B e D). Cada ponto é a média aritmética da composição isotópica do δD da água do xilema das plantas no auge da estação seca. A linha contínua representa uma reta ajustada da regressão linear entre variáveis. Os números indicam as espécies que foram estudadas nessa pesquisa, e a legenda de cada número encontra-se na tabela 1.....63

Figura 16. Relações entre a profundidade do sistema radicular (δD_{xil}) e o potencial hídrico do meio dia (Ψ_{md}) do mês agosto e entre a variação do potencial hídrico do meio dia (Ψ_{md}) nos meses de junho e agosto para 15 espécies de plantas de campo rupestre no Parque Nacional Serra da Canastra - MG (A e C) e 15 espécies de plantas de campos de altitude no Parque Estadual de Campos do Jordão, Serra da Mantiqueira – SP (B e D). Cada ponto é a média aritmética da composição isotópica do δD da água do xilema das plantas no auge da estação seca. A linha contínua representa uma reta ajustada da regressão linear entre variáveis. Os números indicam as espécies que foram estudadas nessa pesquisa, e a legenda de cada número encontra-se na tabela 1..... 64

Figura 17. Condutância estomática máxima ($g_s \text{ max}$) para a comunidade de plantas de campo rupestre (CR), Parque Nacional Serra da Canastra - MG e da comunidade de plantas de campo de altitude (CA), Parque Estadual de Campos do Jordão, Serra da Mantiqueira - SP (B e D). Essas medidas foram feitas no intervalo das 8h30 as 10h30 da manhã. O ponto central representa a mediana dos valores de $g_s \text{ max}$ de todos os indivíduos de cada comunidade medidos de junho a agosto de 2012. Os limites das caixas representam a amplitude interquartil e as barras os valores extremos. Os resultados dos testes estatísticos estão representados na tabela 4.....65

Tabela 4. Resultados da análise de variâncias (ANOVA) comparando as médias de $g_s \text{ max}$ do campo rupestre, Parque Nacional Serra da Canastra - MG e do campo de altitude, Parque Estadual de Campos do Jordão – SP, nos meses de junho a agosto de 2012 (Figura 17). Estão mostrados os graus de liberdade do fator (gl), os quadrados médios (QM), o valor de F de cada fator e o nível de significância p.....65

Figura 18. Condutância estomática máxima ($g_s \text{ max}$) de 15 espécies de campo rupestre, Parque Nacional da Serra da Canastra – MG (A) e de campo de altitude, Parque Estadual de Campos do Jordão, Serra da Mantiqueira – MG (B) . Ordenamos as espécies no eixo x de acordo com os valores da composição isotópica de $\delta D_{\text{‰}}$ do xilema das plantas. Da esquerda para a direita, as espécies que apresentam os valores mais negativos para os menos negativos. Deste modo, as plantas estão distribuídas pelas que apresentam as raízes mais profundas até as que apresentam as raízes mais superficiais. As linhas que ligam os pontos indicam os meses de junho (pontilhada), julho (tracejada) e agosto (contínua). Optamos por colocar essa linha ligando os pontos para ficar fácil a visualização gráfica da variação entre os meses estudados. A média é o ponto de intersecção entre a barra e a linha e as barras em cada ponto representa o desvio padrão.....66

Figura 19. Correlação entre a profundidade do sistema radicular (δD_{xil}) e coeficiente de variação da condutância máxima $g_{s\ max}$ considerando os valores medidos entre os meses de junho, julho e agosto de 2012 para 15 espécies de plantas de campo rupestre no Parque Nacional da Serra da Canastra - MG (A) e 15 espécies de plantas de campos de altitude no Parque Estadual de Campos do Jordão, Serra da Mantiqueira – SP (B). Cada ponto representa a média aritmética da composição isotópica de $\delta D\%$, do xilema das plantas coletadas no auge da estação seca. No eixo y, o coeficiente de variação da $g_{s\ max}$ nos três meses avaliados obtido pela razão entre o desvio padrão e a média aritmética de cada espécie. A linha continua representa uma reta ajustada pela regressão linear entre as duas variáveis. Os números indicam as espécies que foram estudadas nessa pesquisa, e a legenda de cada numero encontra-se na tabela 1. Apenas o campo rupestre apresentou uma relação entre essas variáveis.....67

Sumário

1. Introdução.....	02
2. Materiais e Métodos.....	12
2.1. Áreas de estudo.....	12
2.2. Escolha das espécies.....	14
2.3 Variáveis abióticas.....	15
2.4. Medidas fisiológicas.....	15
2.5. Escavações de raízes.....	17
2.6. Caracterização Isotópica.....	17
2.7. Análises estatísticas.....	21
3. Resultados.....	23
3.1. Caracterização do meio abiótico.....	23
3.2. Morfologia dos sistemas subterrâneos.....	23
3.3. Composição isotópica.....	26
3.4. Potencial hídrico.....	29
3.5. Condutância estomática.....	31
4. Discussão.....	33
5. Conclusão.....	44
6. Figuras e Tabelas.....	46
7. Referências bibliográficas.....	68



1. Introdução

Compreender os mecanismos que permitem a coexistência de espécies e a diferenciação de nicho em comunidades de plantas é um assunto que sempre despertou o interesse de muitos ecólogos (Tilman, 1997; Chesson *et al.*, 2004; Silvertown, 2004; Westoby & Wright, 2006; Araya *et al.*, 2010; Peñuelas *et al.*, 2011). Os conjuntos de espécies locais, que constituem as comunidades de plantas, passam por diversos filtros ambientais que podem explicar a estrutura das comunidades e a coexistência das espécies (Lambers *et al.*, 1998; Araya *et al.*, 2010). Esses filtros são os resultados de eventos histórico-evolutivos, das limitações impostas pelo ambiente e das interações biológicas (Lambers *et al.*, 1998).

Dentre os muitos modelos propostos para explicar o efeito das interações biológicas na diferenciação de nicho entre as espécies (Crawley, 1997), o modelo de partição de recursos ou a utilização diferencial de recursos indicam as possibilidades de mecanismos que promovem a diferenciação de nicho em uma escala espaço-temporal (Sharitz & McCormick, 1973; Chesson *et al.*, 2004; Silvertown, 2004). As variações da disponibilidade de cada recurso representam um eixo do nicho no qual as espécies apresentam uma distribuição segregada ao longo desse eixo (Silvertown, 2004). Nesse sentido, a existência de contínuos de variação de caracteres morfofuncionais em comunidades vegetais em uma escala local e global constitui uma evidência de que as espécies particionam os recursos e também estão relacionadas com as estratégias ecológicas das espécies (Grime, 1974; Westoby *et al.*, 2008). Por exemplo, a capacidade fotossintética, o tempo de vida das folhas e a concentração de nitrogênio foliar puderam ser preditas por características morfológicas das folhas (Reich *et al.*, 1997). Já às estratégias de uso de água,

condutividade hidráulica, e à taxa relativa de crescimento puderam ser preditas por características morfológicas da madeira (Hacke *et al.*, 2001). Ocorrem demandas conflitantes (“*trade-offs*”) na história de vida das plantas em relação a esses aspectos, ou seja, há um investimento diferencial de recursos na construção ou na eficiência de uma característica funcional em detrimento de outra (Westoby *et al.*, 2008).

Considerando os recursos utilizados pelas plantas, a partição e a conservação de recursos hídricos têm se mostrado importantes para a coexistência das espécies em comunidades vegetais e na diferenciação de atributos funcionais (Eamus, 1999; Meinzer *et al.*, 1999; Silvertown *et al.*, 1999; Oliveira, 2005; Bartelheimer *et al.*, 2010). Silvertown (2004) sugere que a variação na disponibilidade hídrica seja uma dimensão do nicho das espécies vegetais, na qual representa um complexo de recursos e condições associados, pois muitos outros recursos e condições variam de acordo com a disponibilidade de água no ambiente. Deste modo, as plantas devem manter um balanço hídrico positivo que é realizado principalmente por meio das estratégias de absorção e armazenamento de água nos sistemas subterrâneos e das estratégias relacionadas ao fluxo de água no xilema e nas folhas (Larcher, 2000; Lambers *et al.*, 1998).

As raízes e as folhas são as principais interfaces das plantas com o meio externo, possibilitando a formação de um contínuo solo-planta-atmosfera. Cada órgão da planta por onde a água circula fornece determinada resistência ao fluxo de água que segue nesse contínuo (Larcher, 2000). É de se esperar que as formas e as profundidades dos sistemas subterrâneos apresentem um efeito na forma com que as plantas lidam com o recurso hídrico ao longo do circuito hidráulico. Logo, a profundidade do sistema radicular é um atributo chave que pode influenciar o modo como plantas lidam com as variações na disponibilidade dos recursos hídrico (Shenk & Jackson, 2002).

Diversos estudos avaliando a composição de isótopos estáveis da água do solo e do xilema das plantas têm se mostrado eficiente para avaliar como ocorre a distribuição de raízes em perfis verticais de profundidade do solo (Meizer *et al.*, 1999; Jackson *et al.*, 1999, Dawson *et al.*, 2002; Oliveira, 2005). Os isótopos de determinado elemento químico são caracterizados por apresentarem o mesmo número de prótons e diferentes números de nêutrons (Dawson *et al.*, 2002). A análise da composição isotópica de hidrogênio (δD) e oxigênio ($\delta^{18}O$) da água proveniente das amostras da água de diferentes profundidades em um perfil de solo, conjuntamente com avaliações da composição isotópica da água do xilema das plantas, pode indicar a profundidade do solo onde as raízes estão absorvendo água. Os resultados demonstram a proporção de $^{18}O/^{16}O$ ou $^2H/H$ da amostra da água, quanto maior quantidade ^{18}O ou 2H da amostra mais enriquecida ela é (Dawson *et al.*, 2002). Em períodos de estiagem, a água de solos superficiais é influenciada por um constante processo de evaporação dos átomos mais leves, e por isso os perfis mais superficiais do solo tendem a apresentar um enriquecimento em isótopos estáveis pesados (Ehleringer & Dawson, 1992). A parte da água que infiltra no solo deve ser menos enriquecida em isótopos estáveis pesados, com a diminuição desses valores à medida que se aumenta a profundidade. Logo, raízes profundas acessam as porções do solo com maior quantidade de água, sendo menos enriquecida em isótopos pesados, ao passo que raízes superficiais acessam as porções do solo com menor quantidade de água, sendo mais enriquecida em isótopos pesados.

É possível usar os valores de δD ou $\delta^{18}O$ da água do xilema como um indicador da profundidade das raízes para verificar como as raízes estão distribuídas em perfis verticais de profundidade do solo (Dawson *et al.*, 2002). As partes das plantas que não sofrem evaporação, tais como caules suberizados e porções intermediárias da porção subterrânea e

da parte aérea das gramíneas e herbáceas, não apresentam fracionamento isotópico, assim, os valores da composição isotópica da água do xilema dessas partes devem refletir à composição isotópica da profundidade do solo, ou da fonte na qual as plantas estão extraindo a maior proporção de água (Dawson & Ehleringer, 1992). Nesse sentido, é possível testar se em uma mesma comunidade os atributos radiculares, tal como a profundidade das raízes, estimada pela composição isotópica da água do xilema, está relacionado com outros atributos hidráulicos das plantas usando a composição isotópica da água do xilema como estimativa da profundidade dos sistemas subterrâneos.

O déficit de pressão de vapor atmosférico é a força motriz da transpiração e a quantidade de água no solo é um fator crucial para o abastecimento hídrico da planta, deste modo, plantas devem alcançar um equilíbrio dinâmico para manter um status hídrico favorável à manutenção da integridade hidráulica do contínuo solo-planta-atmosfera (Larcher, 2000; McDowell, 2011). O movimento de água no xilema das plantas deve-se às diferenças de potencial hídrico (Ψ) entre os compartimentos das plantas, ou seja, cada compartimento apresenta um estado termodinâmico da água que é derivada da energia livre das moléculas de água que são capazes de realizar trabalho, deste modo, a água sempre caminha de um compartimento de maior potencial para um de menor potencial hídrico (Larcher, 2000). O potencial hídrico é utilizado para verificar o status hídrico da planta em um determinado momento, ele depende das características de cada tecido vegetal sendo influenciado pelos processos de transpiração e das condições de umidade do solo, por isso é uma medida integradora desses dois fatores (Lambers *et al.*, 1998). Ao passo que as condições de umidade se alteram, as plantas necessitam regular as taxas de perda de água por meio de um controle ativo, e manter o potencial hídrico dos tecidos dentro de um limite crítico suportado por cada espécie (Choat *et al.*, 2012).

Os estômatos são a principal via de trocas gasosas entre a folha e atmosfera e as plantas são capazes de modular a transpiração de acordo com as possibilidades e as necessidades do seu balanço hídrico por meio da regulação da abertura estomática (Oren *et al.*, 1999; Larcher, 2000). Variações quantitativas da abertura estomática podem ser determinadas por meio de medições porométricas, na qual é possível obter valores de condutância estomática. A condutância estomática representa a condutividade do vapor de água expressa em termos de fluxo molar de água liberada por unidade de área no tempo, ela apresenta uma relação linear com a abertura dos estômatos (Larcher, 2000). A causa inicial para uma redução temporária no grau de abertura estomática pode ser devido à redução da intensidade luminosa, o ar seco (especialmente quando associado ao vento), o déficit hídrico, temperaturas extremas ou gases tóxicos (Larcher, 2000). Além disso, os valores condutância estomática máxima ($g_{s\ max}$) também dependem das relações filogenéticas entre as espécies devido às diferenças nas estruturas dos estômatos, pelo arranjo do aparato estomático e pela densidade estomática das folhas, essas características anatômicas representam componentes específicos para a capacidade máxima de transpiração (Larcher, 2000).

As plantas precisam regular as taxas transpiratórias para manter um balanço hídrico satisfatório e manter a integridade do seu sistema hidráulico (McDowell *et al.*, 2008). Contudo, pouco se sabe sobre a existência de correlações e demandas conflitantes entre profundidade dos sistemas radiculares e outros atributos hidráulicos relevantes do balanço hídrico vegetal como o potencial hídrico e a condutância estomática. As adaptações nos ramos são importantes para a regulação da transpiração e armazenamento da água e as adaptações nas raízes são importantes para a absorção e armazenamento de água, e a sobrevivência em condições de anoxia (Huber & Linder, 2012). Muitos estudos sugerem

que a diversidade de estratégias radiculares, principalmente em ambientes mais áridos, estão relacionadas com a partição de nicho e a coexistência de múltiplas espécies (Walter, 1971; Ehleringer *et al.*, 1991; Meizer *et al.*, 1999; Jackson *et al.*, 1999, Oliveira, 2005; Huber & Linder, 2012; Rossatto *et al.*, 2012; Ward *et al.*, 2012).

Diferenças nas características abióticas entre ecossistemas influenciam em como a água estará disponível para as plantas afetando o balanço hídrico das comunidades vegetais diversas (Cain, 1950; Breshears *et al.*, 2009). Dentre outros fatores, o balanço hídrico da comunidade também depende do tipo e porosidade do solo, da razão de infiltração, das taxas de escoamento superficial e da drenagem profunda, que influenciarão padrões de evapotranspiração (ET) (Schwinning, 2010). A variação espaço-temporal nas condições de umidade do solo resultam em diferenças na disponibilidade de água para grupos de plantas que co-ocorrem (Breshears *et al.*, 2009). A disponibilidade de água em um perfil vertical de solo é influenciada pelo balanço hídrico de uma comunidade e tem sido usada para verificar como se dá a distribuição vertical de raízes de diferentes grupos de plantas em perfis de solo.

Walter (1971) propôs um modelo que a coexistências de gramíneas e plantas lenhosas em savanas tropicais se deve por causa de uma segregação espacial em um perfil de solo. Nessa hipótese, a coexistência entre gramíneas e plantas lenhosas ocorre porque as plantas exploram diferentemente dois estratos do solo. As raízes das gramíneas utilizam predominantemente as porções superficiais do solo, ao passo que as raízes de plantas lenhosas devem explorar as porções mais profundas do solo (Walter, 1971; Walker & Noy-Meir, 1982; Ward *et al.*, 2012). Embora, Walter (1971) tenha proposto esse modelo para explicar a coexistência dessas formas de vida contrastantes, em uma fisionomia específica de savana tropical que ocorrem em solos arenosos e com precipitação média anual entre

100-600 mm (Ward *et al.*, 2012), esse modelo de dois estratos foi amplamente discutido se é aplicável em diferentes biomas mundiais (Walker & Noy-Meir, 1982; Casper & Jackson, 1997; Shenk, 2006; Nippert & Knapp; 2007; Breshears *et al.*, 2009; Rossatto *et al.*, 2012; Ward *et al.*, 2012). Recentemente, Rossatto e colaboradores (2012) propõem à existência de um terceiro nicho que seria uma adição de uma categoria à hipótese de dois estratos de Walter. Para eles as gramíneas usam a água proveniente de solo superficial, as plantas lenhosas usam a água proveniente de solo profundo e o terceiro nicho é ocupado por plantas que os autores denominaram como um grupo de ervas, no cerrado brasileiro. Entretanto, muitos outros estudos indicam que a distribuição de raízes nesse perfil de solo é uma variável contínua e não categórica (Meizer *et al.*, 1999; Jackson *et al.*, 1999; Shenk & Jackson, 2002).

Em uma análise global dos padrões de enraizamento em diferentes gradientes de precipitação, Shenk e Jackson (2002) encontraram que a diversidade de profundidade radicular depende das variáveis climáticas relacionadas ao suprimento e a demanda por água. Eles demonstram que a separação espacial em um perfil de solo é mais prevalente entre as plantas que habitam os ecossistemas áridos. Se a competição por recursos hídricos limitados de solo simultaneamente ocorre, as plantas desses ecossistemas devem apresentar estratégias mais econômicas e eficientes do uso de água. Deste modo, pode haver uma intensa seleção na profundidade de enraizamento, tipos morfológicos e de comportamentos de uso de água que favorece a separação espaço-temporal dos recursos hídricos entre as espécies que coabitam uma comunidade (Oliveira, 2005).

Ambientes montanhosos ou chapadas em regiões tropicais são considerados ambientes mais áridos do que montanhas equivalentes em latitudes médias (Leuschner, 2000). Esses ambientes são caracterizados por uma grande amplitude diária de temperatura,

sazonalidade na precipitação e presença de eventos de neblina e orvalho que suprem parte da demanda de água da vegetação principalmente nos ambientes montanhosos com maiores altitudes (Korner, 2003; Oliveira *et al.*, 2005; Lima, 2010; Eller, 2012). Estudos realizados em ambientes alpinos temperados sugerem a existência de grandes diferenças entre a morfologia de raízes das espécies, mesmo entre aquelas que apresentam a mesma forma de vida (Pohl *et al.*, 2011). Estes resultados contrastam com modelos teóricos que utilizam formas de vida das plantas em comunidade vegetais como preditoras da profundidade do sistema radicular (Walter, 1971; Rossatto *et al.*, 2012). Além disso, modelos matemáticos sugerem que em ambientes áridos ou locais onde há um período de déficit hídrico mais acentuado, espera-se encontrar uma maior diversidade morfológica e funcional de raízes entre as espécies que coexistem (Jackson *et al.*, 2000; Schenk & Jackson, 2002).

No Brasil, campos rupestres (CR) e campos de altitude (CA) são vegetações campestres que ocorrem em cadeias montanhosas ou chapadas. O CR ocorre em locais onde o clima predominante apresenta grande sazonalidade climática, com uma redução marcada da precipitação e um aumento do déficit de pressão de vapor nos meses de inverno. Além disso, as plantas do CR se desenvolvem predominantemente sobre uma matriz de rocha quartzítica, pedregosa e com solo raso (Scarano, 2007; Jacobi *et al.*, 2007). O CA ocorre geralmente em altitudes acima de 1.500 m associados a rochas ígneas ou metamórficas, como granito e gnaisse (Benites *et al.*, 2003). O clima predominante nesses campos é geralmente úmido e frio, com certa estacionalidade climática nos meses de inverno, todavia parte da demanda hídrica na estação seca pode ser complementada pelo constante aporte de neblina (Lima, 2010; Eller, 2012).

Tanto o CR quanto o CA apresentam mosaicos de arbustos, arvoretas, plantas herbáceas e plantas na forma de rosetas inseridas em uma matriz de gramíneas (Benites *et*

al., 2003). Essas variedades de formas de vida podem apresentar grandes contrastes quanto à profundidade do sistema radicular e das respostas às condições de umidade do solo e da atmosfera, assim utilizando os ambientes descritos acima, é possível testar se ambientes mais áridos selecionam maior diversidade de estratégias radiculares hidráulicas que ambientes mais úmidos (Schenk & Jackson, 2002) e se as formas de vida dessas comunidades de plantas são boas preditoras da profundidade do sistema radicular (Walter, 1971; Rossatto *et al.*, 2012).

Diferenças nas características abióticas entre esses dois complexos vegetacionais de altitude determinam diferenças no balanço hídrico dessas comunidades. Profundidade do sistema radicular e condutância estomática são atributos que respondem a mudanças na disponibilidade de água de ecossistemas e que, portanto, influenciam fortemente os padrões de evapotranspiração. Assim, esperamos que diferenças nas condições e recursos hídricos entre as duas comunidades determinem diferentes estratégias de uso de água pela vegetação. Diante disso, o nosso objetivo é responder: quais são os padrões de aquisição e estratégias de uso de água por plantas que coexistem no CR e no CA? Nossa hipótese é que há uma diversidade de formas de raízes com grande variação intra e interespecífica em ambas as comunidades e que diferentes espécies devem explorar água em diferentes gradientes de profundidade, conforme prevê a hipótese de segregação de nicho em gradientes hidrológicos (Silvertown, 1999; Araya *et al.*, 2010). Esperamos que as plantas no CR apresentem maior variação de profundidade radicular, partindo da premissa que ambientes mais áridos selecionam maior diversidade de raízes que ambientes mais úmidos (Schenk & Jackson, 2002). Espécies com raízes mais profundas devem se manter hidratadas (com menores variações no potencial hídrico) e devem controlar menos a condutância estomática no período mais seco em relação às plantas de raízes superficiais. Já

para o CA, esperamos encontrar maior proporção de plantas com raízes superficiais já que a disponibilidade de recursos hídricos é bem distribuída ao longo do ano.

MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Áreas de Estudo

Realizamos esse estudo em comunidades de plantas de duas formações vegetais de altitude, que ocorrem em áreas disjuntas e são contrastantes em relação às variáveis abióticas. Uma comunidade de CR localizada no Parque Nacional da Serra da Canastra (PNSC), Minas Gerais e outra comunidade de CA localizada no Parque Estadual de Campos do Jordão (PECJ), Serra da Mantiqueira (SM), São Paulo.

2.1.1. Parque Nacional da Serra da Canastra

O PNSC é uma unidade de conservação que compreende uma área regularizada de 71.525 ha. Sua área protege uma pequena fração do domínio fitogeográfico do cerrado, sendo uma região com grande diversidade de formações vegetais dentre elas os campos rupestres (Silveira, 2010). Nossa área de pesquisa está situada no interior do parque (20°15'40"S e 46°25'25"W), próxima à entrada principal, no município de São Roque de Minas – MG. A altitude da área corresponde a 1.200 m e o clima é estacional sendo que o período de inverno é seco, marcado por escassez de chuvas entre os meses de junho a meados de setembro e o período de verão é quente e chuvoso (figura 1). A média anual de precipitação da região da Serra da Canastra obtida por uma série temporal de quinze anos de dados (1995-2010) é de 1.293 mm. A temperatura média anual varia de 19°C a 23°C durante esses quinze anos (CEMIG, 2010).

A geomorfologia da área é caracterizada pelos Remanescentes de Cadeias Dobradas com dobras formadas por rochas de quartzito. Essa característica distingue a formação de complexos rupestres sobre rocha quartzítica das formações de complexo rupestre de rocha ígnea (Benites *et al.* 2003). O relevo da área é plano a levemente inclinado com acúmulo de neossolo litólico distrófico moderadamente drenado. Esses solos são normalmente rasos,

formados por uma estreita camada organo-arenosa misturada a uma malha de cascalho espessa proveniente da rocha matriz (IBDF, 1981).

Os componentes da vegetação do CR correspondem a diversas espécies lenhosas, herbáceas, rosetas e gramíneas que crescem sobre o solo pedregoso. Ocorre um elevado número de espécies pertencentes às famílias Poaceae, Cyperaceae, Eriocaulaceae, Xyridaceae e Velloziaceae. Além disso, há um componente lenhoso importante em que predominam arbustos e subarbustos das famílias Asteraceae, Melastomataceae, Myrtaceae e Primulaceae (Santana *et al.*, 2011). As plantas dessas famílias fixam suas raízes em fendas da rocha ou aglomeram-se em pequenas depressões dentro de um afloramento rochoso (Benites *et al.*, 2003).

2.1.2. Parque Estadual de Campos do Jordão (PECJ)

O PECJ é uma unidade de conservação inserida no complexo da SM do Estado de São Paulo. Sua área abrange uma extensão de 8.172 ha, na qual está inserido o domínio fitogeográfico da Mata Atlântica. É uma região com duas formações vegetais principais, a floresta ombrófila mista e os campos de altitude (Souza, 2008). Nossa área de estudo compreende uma região de campo de altitude situada no interior do parque, próxima à estrada de São José dos Alpes que liga o município de Campos do Jordão ao município de Guaratinguetá (22°42'28"S e 45°27'24"W). A área de estudo está localizada a 1.905 m de altitude. O clima é do tipo mesotérmico com verões brandos e um período de estiagem no inverno (Souza, 2008). A média anual de precipitação obtida por uma série temporal de 14 anos de dados (1994-2008) é de 1723,2 mm sendo que os períodos de maior precipitação ocorrem nos meses de outubro a março. (Figura 1). A temperatura média anual variou de 10°C a 19°C nesse mesmo período (CIAGRO, 2009). Além disso, essa região apresenta influência das massas de ar provenientes das regiões subtropicais, temperadas e polares.

Devido ao efeito orográfico, há um constante aporte de neblina que pode suprir parte da demanda hídrica de algumas plantas (Lima, 2010; Eller, 2012).

A geomorfologia da área é caracterizada pela formação do planalto da SM. Esse planalto é um sistema formado principalmente por rochas ígneas com predomínio de granitos, gnaisses e rochas de grau metamórfico intermediário. Essa característica distingue a formação de complexos rupestres sobre rocha quartzítica (Benites *et al.* 2003). O solo da área é raso, proveniente da decomposição de uma rocha granítica, caracterizada por uma camada estreita organo-argilosa úmida sobre uma linha de pedras de granulação média (Benites *et al.*, 2003).

A vegetação de CA é dominada por um estrato adensado de gramíneas e herbáceas das famílias Poaceae, Eriocaulaceae e Asteraceae. Também ocorre um estrato contínuo e esparsos de espécies lenhosas nas quais as famílias predominantes são Asteraceae, Melastomataceae, Verbenaceae e Primulaceae. O gênero *Baccharis* da família Asteraceae é dominante na comunidade (Meireles *et al.*, 2009).

2.2. Escolha das espécies

Amostramos espécies visualmente conspícuas que englobassem a maior variação possível de formas de vida nas duas comunidades (tabela 1). Usamos “espécies” como unidade amostral do trabalho com o objetivo de verificar a diversidade de estratégias de aquisição, uso e conservação de água das comunidades. Para isso, estabelecemos seis parcelas circulares com raio de 4 m e uma área de 50 m² distribuídas de modo assistemático com uma distância mínima de 100 metros entre as parcelas totalizando, 300 m² em cada área de estudo. Deste modo, trabalhamos com as 15 espécies que apareceram na maioria das parcelas em cada área de estudo, totalizando 30 espécies diferentes. Nós escolhemos quatro indivíduos por espécie dentro das parcelas para fazer as escavações das raízes e para

fazer as medidas fisiológicas do potencial hídrico e da condutância estomática. Escolhemos sempre indivíduos que apresentassem a mesma classe de tamanho de acordo com as características específicas de cada espécie. Fizemos esse procedimento para evitar que as variações intraespecíficas do tamanho dos indivíduos interferissem na profundidade das raízes e na fisiologia dos organismos (Niinemets, 2010).

2.3. Variáveis abióticas

Nós monitoramos as variáveis abióticas utilizando uma estação micrometeorológica completa (Campbell Scientific). Nós instalamos essa estação em uma região aberta, em ambas as áreas de estudo. Com essa estação, obtivemos uma série de dados climáticos contínuos como: temperatura e umidade do ar (Campbell Scientific – Vaisala), quantidade de precipitação (Campbell Scientific TB4-L15), velocidade e direção do vento (Campbell Scientific 034B-L34) e conteúdo relativo de água no solo dos 30 cm superficiais do solo (Campbell Scientific CS616-L150 13932-17). Com os dados de temperatura e umidade do ar, calculamos o déficit de pressão de vapor atmosférico (DPV) (Jones, 1992).

2.4. Medidas fisiológicas.

Para compreender as diferentes estratégias de uso e conservação de água por plantas dessas comunidades, analisamos dois parâmetros ecofisiológicos relacionados ao funcionamento hidráulico das plantas: o potencial hídrico e a condutância estomática. Fizemos essas medidas nos meses de junho, julho e agosto de 2012, pois nesses meses historicamente há um decréscimo da umidade do ar e do solo em ambas as regiões (figura 1). Nesse sentido, investigamos as respostas fisiológicas das plantas em função desses decréscimos. Escolhemos os indivíduos seguindo o procedimento explicado no tópico escolhas das espécies.

2.4.1. Potencial hídrico: Medimos o potencial hídrico da madrugada (Ψ_{pd}) e o potencial hídrico do meio dia (Ψ_{md}) em 15 espécies de cada comunidade utilizando uma bomba de pressão (Modelo 1000, PMS, EUA). Fizemos essas medidas coletando uma folha de quatro indivíduos diferentes por espécie estudada. Nós ensacamos toda a parte aérea das plantas no dia anterior às medidas do Ψ_{pd} , pois esse procedimento evita a influencia da transpiração noturna nos valores de Ψ_{pd} , de modo que o potencial hídrico da planta fosse o mais aproximado possível do potencial hídrico do solo ao redor das raízes (Rosado *et al.*, 2011). Com esse procedimento é possível fazer inferências relativas à profundidade do solo na qual as plantas estão absorvendo água pelas raízes. Assim, plantas com raízes superficiais devem apresentar valores mais negativos à medida que a seca se estende, ao passo que plantas com raízes profundas devem manter os valores de potenciais hídricos menos negativos (Scholz *et al.*, 2012).

Nós calculamos a variação do potencial hídrico da madrugada ($\Delta\Psi_{pd}$) e do potencial hídrico do meio dia ($\Delta\Psi_{md}$) por meio da subtração do Ψ de junho (mês mais úmido) e do Ψ de agosto (mês mais seco) para verificar o efeito da profundidade do sistema radicular nas reduções do potencial hídrico entre os meses.

2.4.2. Condutância Estomática: Medimos a condutância estomática ($g_{s\ max}$) em relação ao vapor de água (g_s) usando um porômetro Delta-T Devices AP4. Selecionamos duas folhas de cada indivíduo, sendo quatro indivíduos por espécie em 15 espécies de cada comunidade. Essas folhas estavam totalmente expandidas e com aspecto saudável. Assim, medimos a condutância estomática das plantas nos períodos de transpiração máxima entre 8h30-10h30 (Larcher, 2000). Para as espécies que possuíam folhas muito pequenas, colocamos um conjunto de folhas de modo que encobrisse toda a área na câmera de leitura do porômetro para fazer as medidas.

Nós calculamos o coeficiente de variação da $g_{s\ max}$ de cada espécie considerando os valores medidos nos meses de junho, julho e agosto. O coeficiente de variação é o resultado, expresso em percentagem, da divisão do desvio padrão pela média aritmética de um parâmetro estatístico. Esse coeficiente elimina a desproporção de valores de uma variável que apresenta médias muito distantes entre si (Díaz & López, 2007), como no caso da condutância estomática que também dependem das relações filogenéticas entre as espécies devido às diferenças nas estruturas dos estômatos, pelo arranjo do aparato estomático e pela densidade estomática das folhas (Larcher, 2000).

2.5. Escavação de Raízes

Escavamos as raízes de três a cinco indivíduos por espécie para fazer as coletas dessas raízes utilizando uma pá de jardinagem e uma vassoura pequena para remover a terra solta em um raio de 30 cm ao redor dos indivíduos e até uma profundidade que variou entre 30 e 50 cm. Além disso, usamos uma enxada para coletar as plantas que apresentaram raízes muito finas e delicadas, levamos essas plantas ao laboratório junto com o torrão de terra e lavamos as raízes até soltar todo o solo preso a elas. O objetivo dessas escavações foi obter informações da morfologia dos sistemas subterrâneos e das variações intraespecíficas e interespecíficas das plantas das comunidades de CR e CA (Oliveira, 2005). Assim, após as escavações e coletas, levamos essas plantas para o laboratório para fazermos uma descrição morfológica e para fotografar as raízes.

2.6. Caracterização Isotópica

2.6.1. Coleta de Solos

Utilizamos um trado para fazer seis furos no centro das seis parcelas estabelecidas em ambas as áreas. Coletamos amostras de solo desses furos nos seguintes perfis de profundidade 5, 15, 30, 60 e 90 cm e armazenamos essas amostras em tubos plásticos tipo

falcon de 50 ml. Fechamos fortemente esses tubos com uma fita parafilme para evitar a evaporação da água contida no solo, pois a evaporação causa fracionamento da proporção de isótopos pesados em uma amostra de água (Ehleringer & Dawson, 1992). Mantivemos as amostras em refrigeração em geladeira (7°C) até a extração da água dessas amostras. No CR usamos de duas a seis unidades amostrais (n=2-6) por perfil de solo avaliado, por causa de falhas no processo de destilação, principalmente nos perfis superficiais do solo. No CA usamos um seis unidades amostras (n=6) para todos os perfis do solo.

Fizemos esse mesmo procedimento de coleta para obter o conteúdo volumétrico de água de cada perfil de solo. Para isso, pesamos as amostras coletadas para obter a massa úmida, posteriormente colocamos essas amostras para secar em uma estufa com temperatura de 60° durante três dias. Finalmente, pesamos novamente as amostras para obter a massa seca. Calculamos o conteúdo gravimétrico de água (CGA) de cada perfil a partir da seguinte fórmula:

$$CGA = (Mu - Ms) \div Ms$$

em que Mu é a massa úmida e Ms é a massa seca da amostra de solo coletado. O CGA é expresso em g.g⁻¹.

2.6.2. Coleta de Plantas

Coletamos de dois a três segmentos de caules suberizados com cerca de três centímetros de comprimento dos arbustos e arvoretas (n=2-6 indivíduos por espécie) e das regiões intermediárias entre a porção subterrânea e a parte aérea de gramíneas e plantas herbáceas, ou seja, regiões tais que não estão sujeitas ao processos de evaporação, nas comunidades de CR (setembro/2011) e na comunidade de CA (agosto/2012). Nós armazenamos as amostras das plantas coletadas do mesmo modo que as amostras de solo.

Usamos o método de destilação criogênica do Laboratório de Ecologia Isotópica do CENA-USP, Piracicaba-SP para extrair a água do solo e do material vegetal (Ehlenringer *et al.*, 2000). Colocamos a água extraída em tubos *ependorfs* selados com parafilme para evitar a evaporação da água nesse recipiente. Mantivemos as amostras em refrigeração até a análise da composição isotópica.

2.6.3. Linha meteórica de água

Coletamos amostras da água de eventos de chuva, neblina (apenas no CA) e de um riacho (apenas no CR) para construir a linha meteórica de água de cada comunidade.

É esperado uma forte relação linear entre ^{18}O e ^2H , pois a razão de fracionamento evaporativo deve ser constante para os dois isótopos. Um fracionamento diferencial de ^{18}O e ^2H ocorre como uma função da umidade durante a evaporação primária do vapor de água do oceano e como uma função da temperatura durante a evaporação secundária ou da condensação (Graig, 1961). Toda vez que uma amostra de água passa por mudanças de estado, uma das fases ficará isotopicamente mais leve (empobrecida), enquanto outra ficará isotopicamente mais pesada (enriquecida). Na condensação o fracionamento isotópico depende da temperatura, sendo que quanto menor a temperatura, maior será o fracionamento. Esses dois fatores afetam a inclinação e a intercepção da linha meteórica de água de modo que cada local deve apresentar um tipo de linha meteórica de água (Graig, 1961).

Instalamos uma estrutura coletora de água da neblina na área do PECJ (figura 2). Construímos esse coletor de acordo com o desenho proposto por Fisher e Still (2007). Esse modelo de coletor é montado como duas harpas horizontais e perpendiculares que se cruzam ao meio formando um x. A lógica desse processo é que a neblina, quando atinge os fios de pesca, forma pequenas gotas condensadas na superfície da linha. Quando essas

gotas se saturam, elas escorrem por gravidade acompanhando a linha. A água então foi armazenada em uma garrafa âmbar de 2 l contendo uma fina camada de óleo mineral com espessura suficiente para evitar a evaporação da água da neblina coletada. Nós montamos todo esse aparato em uma parcela de exclusão de chuva cuja área era de 16 m². Essas parcelas são usadas para um experimento de longa duração pertencente ao Laboratório de Ecologia Funcional de Plantas – UNICAMP, Campinas-SP. Assim, garantimos que a água coletada do coletor era proveniente da neblina e não da chuva (figura 2).

Além disso, coletamos a água da chuva quando estivemos em trabalho de campo. Na área do CR coletamos a água de um riacho próximo da área de coleta das plantas. Fizemos isso, pois a água desse riacho provavelmente representa a composição isotópica da água do lençol freático. Essas amostras foram coletadas e armazenadas da mesma maneira que as amostras de solo e das plantas.

2.6.4. Análise de isótopos

As análises de isótopos estáveis de hidrogênio (δD) e oxigênio ($\delta^{18}O$) da água proveniente das amostras coletadas foram feitas no Laboratório de Isótopos Estáveis da Universidade de Utah, USA. A técnica de análise consiste na mensuração da razão de oxigênio ($^{18}O/^{16}O$) e da razão deutério ($^2H/H$) usando um analisador elementar de conversão em alta temperatura acoplado a um espectrômetro de massa (Thermo Finnigan Delta Plus XL). Esta técnica converte a água em CO₂ e H₂. Posteriormente, esses gases são separados pelo analisador elementar e então são enviados ao espectrômetro de massa para análise individual das razões de isótopos de cada elemento. Os dados são expressos em delta (δ) cuja notação é ‰ relativo ao padrão internacional V-SMOW (Gofiantini 1978) como:

$$\delta = (R_{\text{amostra}}/R_{\text{padrão}} - 1) \times 1000$$

em que R_{amostra} é a razão $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ou $^2\text{H}/\text{H}$ da amostra da água e $R_{\text{padrão}}$ é razão de isótopos pesados e leves do padrão internacional V-SMOW.

2.6.5. Modelo de Mistura

Nós usamos um modelo de mistura do software Isoerror 1.04 desenvolvido por Phillips e Gregg (2001) para verificar a contribuição proporcional de água que a profundidade de 5 a 30 cm e 60 a 90 cm fornecem como fonte de água para as plantas. Nesse sentido, a composição isotópica da água do xilema é a mistura da composição isotópica das possíveis fontes de água utilizadas pelas plantas nesses intervalos.

2.7. Análises estatísticas

Nós usamos o programa STATISTICA 7.0 para fazer todos os testes estatísticos desse estudo. Fizemos uma ANOVA de um fator com uma análise *post-hoc* de Tukey HSD para amostras desiguais para determinar as diferenças da composição isotópica de δD entre as espécies.

Os dados originais de potencial hídrico (Ψ_{pd} e Ψ_{md}) e de condutância estomática ($g_{s \text{ max}}$) não apresentaram distribuição normal. Deste modo, nós transformamos os dados de potencial hídrico em valores positivos multiplicando por uma constante -1, e posteriormente ajustamos todos os dados calculando a raiz quadrada dos valores de cada parâmetro, de modo a atender as premissas da análise de variância. Nós submetemos os dados a uma ANOVA fatorial para determinar as diferenças do Ψ_{pd} , Ψ_{md} e $g_{s \text{ max}}$ entre as comunidades e entre os meses. Além disso, fizemos uma ANOVA fatorial com uma análise *post-hoc* de Tukey HSD para determinar as diferenças de cada espécie entre meses e entre as espécies em cada mês.

Além disso, esses dados transformados foram submetidos a uma análise de regressão para testar se a profundidade do sistema radicular (estimada pelo δD) é um bom preditor do funcionamento hidráulico para as plantas de CR e CA. Assim, fizemos regressões lineares simples entre δD e $\Psi_{pd \text{ agosto}}$, entre o δD e $\Delta\Psi_{pd \text{ junho-agosto}}$, entre δD e Ψ_{md} , entre δD e o coeficiente de variação de $g_s \text{ max}$.

3. RESULTADOS

3.1. Caracterização do meio abiótico

A precipitação na área de CR no período de estudo (janeiro 2012 a agosto 2012) foi de 1.194 mm, inferior à da área de CA que foi de 1.852 mm (Figura 3). Os valores médios mensais do DPV foram maiores no CR que na CA sendo que os meses de julho e agosto foram os que apresentaram a atmosfera mais seca em ambas as comunidades. O CR também apresentou menor conteúdo relativo de água nos primeiros 30 cm de profundidade do solo no mês de agosto que a área CA (média de 28% no CR e de 63% no CA). Estes dados sugerem que o déficit hídrico para a vegetação na área de CR é maior que na área de CA.

3.2. Morfologia dos sistemas subterrâneos

3.2.1. *Campo rupestre*

A maioria das arvoretas e arbustos do CR apresentou sistema radicular constituído por uma raiz pivotante primária mais desenvolvida que as raízes secundárias (figura 4, números de 1 a 4 e 6).

Além disso, as raízes dessas plantas apresentaram uma grande variação morfológica, que lhes permite explorar as fissuras da malha de cascalho existente em todo o perfil do solo. Essas raízes estreitam sua espessura, ultrapassam pequenas frestas e após ultrapassar a fissura na rocha se espessam novamente (figura 5, ver setas em imagens de C a F).

Com exceção de *C. pubescens* e *M. guianensis* (figura 4, números 4 e 10), todas as plantas as arvoretas e arbustos do CR apresentaram um padrão de enraizamento dimórfico, ou seja, com raízes laterais plagiotrópicas espessadas crescendo paralelamente a superfície

do solo e uma raiz pivotante protuberante que cresce no sentido ortotrópico, ou seja, diretamente para baixo (figura 4, números de 1 a 3 e 6). O espessamento das raízes pivotantes variou muito entre essas espécies. Além disso, *E. seidelii* apresentou sistemas radiculares com grande variação intraespecífica, sendo que algumas plantas apresentaram raízes menos espessas e profundas (observação pessoal). *M. guianensis* também apresentou uma grande variação intraespecífica em seu sistema radicular, com raízes pivotantes pouco desenvolvidas ou inexistentes. Essa espécie apresenta um tipo de sistema subterrâneo gemífero no qual observamos brotamentos de clones a partir de gemas (figura 4, número 4).

C. pubescens é uma planta de hábito arbustivo que apresentou um sistema subterrâneo difuso, tipo sobolífero (figura 4, número 10). Esse tipo de sistema radicular apresenta crescimento horizontal com ramos que brotam a partir desse sistema, formando rametas com aspectos herbáceos e muito próximos entre si (Apezzato-da-Gloria, 2003). Durante as escavações observamos que vários indivíduos (considerando apenas o que estava acima do solo, ou rametas) apresentavam uma distribuição agregada na comunidade (observação pessoal), mas que revelaram ser a mesma planta quando escavamos suas raízes.

V. warmingiana e *Mikania* sp. apresentaram xilopódios de caráter gemífero (figura 4, número 9 e 11). *V. warmingiana* apresentou muitas raízes adventícias pouco espessadas, ao passo que a espécie *Mikania* sp. apresentou raízes bem mais espessas que cresciam de modo plagiotrópico ao solo. Algumas raízes menos espessas brotavam desse xilopódio e cresciam no sentido ortotrópico.

O restante das espécies apresentou um sistema radicular fasciculado típico de monocotiledôneas. As espécies do gênero *Vellozia* formam rosetas e apresentam um pequeno caule achatado envolto por uma série de bainhas foliares secas. Primórdios de

gemas radiculares de origem endógena crescem em direção ao solo, abaixo dessas bainhas. As raízes das três espécies possuem um espessamento semelhante e que crescem para todas as direções no solo (figura 4, números 5, 7 e 8).

R. consanguinea (Cyperaceae) forma pequenas espigas que se desenvolvem a partir de um bulbo subterrâneo, com muitas raízes adventícias pouco espessadas que se espalham em todas as direções do solo (figura 4, número 12). Um mesmo padrão de sistema subterrâneo foi encontrado para as gramíneas do CR. De modo geral, elas apresentam rizomas subterrâneos que crescem de forma aglomerada, e de onde partem pequenos bulbos que dão origem à parte aérea da planta (figura 4, número 13 a 15).

3.2.2. Campo de altitude

De modo geral, as plantas de CA apresentam raízes mais superficiais que as do CR. Tendo como base observações morfológicas, podemos afirmar que 11 das 15 espécies apresentam raízes superficiais, sendo que a presença de raízes laterais plagiotrópicas mais desenvolvidas é um traço predominante nessa comunidade (figura 6). A maioria das espécies arvoretas e arbustivas apresentou um tipo de sistema radicular primário fibroso, em que as raízes secundárias são mais desenvolvidas do que as raízes primárias (Alonso & Machado, 2007).

Apenas *Baccharis* sp.1, *G. brasiliensis* e *Myrsine* sp. apresentaram sistema radicular semelhante ao dimórfico (figura 6, números 2 a 4). Entretanto, as raízes pivotantes dessas espécies são menos desenvolvidas que as observadas no CR (figura 5). As espécies arbustivas *L. umbricata*, *M. coriacea*, *Baccharis* sp.2, *B. curitibensis* e *B. crista* apresentam raízes mais superficiais, com dominância de raízes superficiais laterais e espessas (figura 6, números 8, 9, 10, 12 e 15). *M. coriacea* apresentou um tipo de raiz gemífera na qual observamos brotamentos de clones a partir de gemas subterrâneas (figura

6, número 9). Além disso, *Baccharis* sp.2 apresentou uma grande variação intraespecífica do sistema radicular (observação pessoal).

Várias espécies como *Mikania* sp., *L. erostrata*, *Vernonia* sp., e *L. itatiae* apresentam xilopódios (figura 6, números 5, 6, 7 e 11). Para essas espécies, o tamanho do xilopódio variou muito tanto intra quanto interespecificamente e as raízes crescem em todas as direções do solo. *Eryngium* sp. apresenta uma estrutura tuberosa rizomatosa com inúmeras raízes laterais circundando essa estrutura. Essas raízes são geralmente espessas e crescem lateralmente em ângulos de 45° (figura 6, número 1).

As formas graminóides apresentam um padrão de ramificação fasciculado típico de monocotiledôneas e ocorrem na forma cespitosa. As plantas crescem a partir de rizomas subterrâneos, em que o perfilho é o resultado do brotamento de gemas nesses rizomas.

3.3. Composição isotópica

3.3.1. Linha meteórica da água

A composição isotópica da água da chuva do CR variou de -53 a -13‰ (variação de 40‰) (δD) e de -8,2 a -3‰ (variação de 5,2‰) ($\delta^{18}O$) (figura 7). A composição isotópica de δD de diferentes eventos de precipitação e neblina no CA variou de -77,9 a -0,8‰ (variou 77,1‰) (δD) enquanto que a composição isotópica de $\delta^{18}O$ variou de -11,4 a -0,8‰ (variou 10,6‰) (figura 7). A inclinação da linha meteórica para o CA foi um pouco maior que para o CR.

3.3.2. Composição isotópica do solo e da água do xilema das plantas

Observamos em ambas as áreas um gradiente da composição isotópica de δD , sendo a água da superfície do solo mais enriquecida nos isótopos pesados (figura 9 e 11). Encontramos uma relação positiva significativa entre o conteúdo gravimétrico de água (CGA) e o δD da água do solo no CR ($r^2=0,97$; $p=0,0015$) mas não no campo de altitude

CA ($r^2=0,52$; $p=0,16$) (figura 8 e 10). A composição isotópica média no solo superficial (5 cm) do campo rupestre foi de -21‰ com um CGA médio de $0,01 \text{ g.g}^{-1}$ e de -79‰ com um CGA médio de $0,06 \text{ g.g}^{-1}$ no solo a 90 cm de profundidade (figura 8). Um perfil menos acentuado pode ser observado no solo do campo de altitude, em que a composição isotópica de δD da água do solo superficial (5 cm) foi de -15‰ com um CGA de $0,09 \text{ g.g}^{-1}$ e de -33‰ com um CGA de $0,11 \text{ g.g}^{-1}$ no solo a 90 cm de profundidade (figura 9B). A composição isotópica da água do solo do campo de altitude foi em geral mais enriquecida em isótopos pesados que a água do solo do campo rupestre. O δD da água do xilema das plantas de campo rupestre variou de -95 a -26‰ (figura 9A) e entre -77 a -12‰ para o campo de altitude (figura 11A).

3.3.2.1. Campo Rupestre

As quatro espécies com forma graminóide da área de CR não apresentaram diferenças nos valores da composição isotópica da água do xilema ($\delta\text{D}_{\text{xil}}$) entre elas (Figura 9A) (ANOVA post-hoc Tukey HSD; $p>0,05$) indicando sobreposição do uso de água do solo superficial. Em média 75% da água do solo utilizada por essas plantas foi proveniente da profundidade entre 5 a 30 cm (tabela 2). Já as formas de arvoretas e arbustivas absorvem água de perfis mais profundos do solo. Por exemplo, *E. seidelii*, *M. clausenii* e *L. aurea* apresentaram os valores mais negativos de δD , sendo que 100% da água usado pelas plantas foi proveniente da profundidade entre 60 e 90 cm (tabela 2). Além disso, *E. seideli*, *M. clausenii* e *L. aurea* não apresentaram semelhanças nos valores de δD (ANOVA post-hoc Tukey HSD, $p<0,05$) em relação às quatro gramíneas de raízes superficiais, evidenciando que esse conjunto arvoreta e arbustos de fato, apresenta maior profundidade do sistema radicular. A espécie *M. guianensis* apresentou uma grande variação de valores ($77\text{‰} \pm 35$) indicando que pode explorar a água do solo em uma grande variação de profundidade.

Esses dados corroboram nossas observações morfológicas de grande variação intraespecífica dos tipos radiculares.

Entre esses dois extremos de profundidade do sistema radicular, encontramos um contínuo de variação da δD_{xil} , indicando que as espécies exploram água de diferentes profundidades no solo (figura 9A). Com base nesses dados, inferimos que há uma grande sobreposição de uso de água no solo entre 30 e 60 cm. Por exemplo, a espécie arbustiva *C. pubescens* é uma planta que apresenta um sistema radicular difuso, tipo sobolífera (figura 4.10) e não apresenta semelhanças nos valores de δD_{xil} comparados aos de *E. seidelii* (ANOVA post-hoc Tukey HSD, $p < 0,05$), que é uma das plantas de raiz mais profundas do nosso estudo. Isso demonstra que ela não deve ter nenhum tipo de raiz pivotante. *C. pubescens* é uma espécie arbustiva que apresenta sobreposição de uso de água no solo superficial junto com as gramíneas. Cerca de 60% da água utilizada por essa planta foi proveniente dos 5 a 30 cm de profundidade (tabela 2). Encontramos uma grande sobreposição dos sistemas radiculares das espécies do gênero *Vellozia*, e *Mikania* sp. que estavam utilizando em média 80% da água proveniente entre 60 e 90 cm de profundidade do solo (tabela 2).

3.3.2.2. Campo de altitude

O CA apresentou menor amplitude de variação dos dados de δD e $\delta^{18}O$ quando comparado com o CR, além disso a δD não foi muito diferente entre ao longo do perfil de profundidade. *Eryngium* sp. apresentou os valores mais negativos de δD da água do xilema (de -49 a -91‰), bastante distintos dos valores de δD das camadas de solo amostradas e das outras espécies na área (ANOVA post-hoc Tukey HSD, $p < 0,001$), sugerindo que esta espécie explora provavelmente fontes mais profundas no solo (figura 11A) (> 1m) por isso não foi possível determinar a proporção da contribuição da água de cada perfil (tabela 2). *Baccharis* sp.1, *G. brasiliensis* e *Myrsine* sp. também apresentaram os menores valores

médios da composição isotópica de δD da água do xilema, sendo que o solo mais profundo entre 60 e 90 cm contribui com 100% da água utilizada pelas plantas (figura 11A) (tabela 2). *Gramínea 3*, *Gramínea 4* e *B. crispera* estavam utilizando em média 91% da água proveniente entre 5 a 30 cm de profundidade do solo (tabela 2), com valores da composição isotópica da água do xilema semelhante ao da água do solo nos primeiros 15 cm do solo (figura 11A). Essas plantas apresentaram diferenças em relação ao δD_{xil} das plantas de raízes profundas anteriormente citadas (ANOVA _{post-hoc} Tukey HSD, $p < 0,005$).

As espécies *B. curitibensis*, *L. itatiaie*, *Baccharis* sp.2, *M. coriacea*, *L. umbricata*, *Vernonia* sp., *L. erostrata* e *Mikania* sp. apresentam uma sobreposição quanto ao uso de água das profundidades entre 15 e 60 cm no solo, sendo que em média essas espécies estavam utilizando 40% da água proveniente da profundidade entre 5 a 30 cm no perfil do solo (tabela 2). *Baccharis* sp.2 apresentou uma grande variação na composição isotópica da água, corroborando nossas observações de grande variação intraespecífica da morfologia do sistema radicular (observação pessoal).

3.4. Potencial Hídrico

O Ψ_{pd} variou de -1,6 a -0,1 MPa para as plantas do CR, e de -1,40 a -0,15 MPa para as plantas do CA nos três meses estudados. A amplitude de variação dos valores de Ψ_{pd} para a comunidade do CR foi maior que no CA, além disso, ambas as comunidades apresentaram reduções do Ψ_{pd} médio de junho a agosto (figura 12).

As plantas do CR apresentaram maior amplitude de variação do Ψ_{md} (-4,55 a -0,40 MPa) em comparação com as plantas de CA (-3,65 a 0,45 MPa) em todos os meses (figura 12). Contudo, não houve diferenças entre as comunidades e entre os meses (tabela 3).

3.4.1. Campo Rupestre

No CR, 53% das espécies (*E. seidelii*, *M. clausenii*, *L. aurea*, *M. guianensis*, *Vellozia* sp., *M. cuneata*, *Mikania* sp. e *Loudetiopsis* sp.) mantiveram o Ψ_{pd} constante ao longo da estação seca (ANOVA_{post-hoc Tukey HSD}; $p>0,05$; figura 13A). As espécies *E. seidelii*, *M. clausenii*, *L. aurea*, *M. guianensis* e *M. cuneata*, apresentam raízes que podem absorver a água de perfis mais profundos que 60 cm como evidenciado pelos resultados de isótopos (figura 9). O restante das espécies apresentaram mudanças significativas do Ψ_{pd} no mês mais seco (ANOVA_{post-hoc Tukey HSD}; $p<0,05$). A espécie *Gramínea 2* apresentou a maior mudança no valor de Ψ_{pd} dentre todo o conjunto de espécies avaliado (-1,6 a -0,2 MPa; figura 13).

Mikania sp, *C. pubescens*, *L. aurea*, *Vellozia* sp.2, *V. nivea*, *M. cuneata* e *M. clausenii* não apresentaram mudanças significativas no Ψ_{md} entre junho a agosto (ANOVA_{post-hoc Tukey HSD}; $p>0,05$). As outras espécies apresentaram reduções significativas nos valores de Ψ_{md} (ANOVA_{post-hoc Tukey HSD}; $p<0,05$) (figura 13B).

3.4.2. Campo de altitude

Em contraste com as espécies do CR, a maioria das espécies do CA reduziram significativamente o Ψ_{pd} entre os meses de junho a agosto (ANOVA_{post-hoc Tukey HSD}; $p<0,05$). Das quinze espécies estudadas apenas *Eryngium* sp. manteve o Ψ_{pd} constante entre junho a agosto (ANOVA_{post-hoc Tukey HSD}; $p>0,05$) (figura 14A).

Em relação ao Ψ_{md} , das 15 espécies estudadas nessa comunidade, apenas *L. umbricata*, *L. erostrata*, *Gramínea 4*, *Vernonia* sp. e *M. coriacea* apresentaram mudanças significativas no Ψ_{md} ao longo dos meses (ANOVA_{post-hoc Tukey HSD}; $p<0,05$) (figura 14B).

3.4.3. Relações entre δD e Ψ_{pd} e Ψ_{md} .

A profundidade do sistema radicular (estimada pelo δD_{xil}) correlacionou-se ($r^2=0,34$; $p=0,01$) com o Ψ_{pd} do mês mais seco (agosto) no CR (figura 15A). Quando

desconsideramos os dois “outliers” (ponto 8 e 14; *Vellozia* sp.2 e *Loudetiopsis* sp.), a correlação torna-se mais forte ($r^2=0,70$; $p=0,0002$). Correlação entre as mesmas variáveis foi encontrada no CA ($r^2=0,52$; $p=0,002$) (figura 15B), todavia, quando removemos *Eryngium* sp. dessa análise, a correlação torna-se não significativa ($r^2=0,12$; $p=0,21$, figura não apresentada).

A variação do Ψ_{pd} entre junho e agosto foi positivamente relacionada com a profundidade radicular (δD_{xil}) das espécies no CR, ou seja, espécies com sistema radicular mais profundo mantiveram o Ψ_{pd} mais constante ao longo da estação seca ($r^2=0,35$; $p=0,01$) (figura 15C). Se desconsiderarmos dois “outliers” (ponto 8 e 14), a relação torna-se mais forte ($r^2=0,70$; $p=0,0003$ figura não apresentada). No CA, essa correlação também foi significativa, e a profundidade das raízes explica 47% da variação do Ψ_{pd} entre os meses (figura 15D) . Contudo, se não considerarmos um “outlier” (*Eryngium* sp., ponto 1) a relação perde a significância estatística ($r^2=0,15$; $p=0,14$ figura não apresentada).

A profundidade do sistema radicular (δD_{xil}) não está relacionada com o Ψ_{md} do mês mais seco (agosto) tanto no CR ($r^2=0,004$; $p=0,80$) quanto no CA ($r^2=0,01$; $p=0,70$) (figura 16A e B). A variação do Ψ_{md} entre junho a agosto também não está relacionada com a profundidade do sistema radicular (δD_{xil}) tanto no CR ($r^2=0,08$; $p=0,29$) quanto no CA ($r^2=0,14$; $p=0,17$) (figura 16B e C).

3.5. Condutância estomática.

A média de $g_{s\ max}$ para a comunidade de CR foi maior que a encontrada para o CA (ANOVA fatorial, $p<0,05$; tabela 4). A amplitude de variação dos valores de $g_{s\ max}$ para as espécies de campo rupestre também foi maior (21 a 590 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) que a encontrada para a comunidade de campo de altitude (17 a 348 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Não encontramos um efeito significativo da interação entre comunidades e os meses (tabela 4).

3.5.1. Campo Rupestre

A magnitude da variação de $g_{s\ max}$ das plantas de campo rupestre foi maior que a das plantas de campo de altitude (figura 18A). No campo rupestre, as espécies *L. aurea* e *Gramínea 2* apresentaram o maior ($590\ \text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e o menor ($21\ \text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) valor de $g_{s\ max}$. Nessa comunidade, fica evidente uma redução na $g_{s\ max}$ ao longo dos meses. Com exceção de *M. clausenii* e *M. cuneata* todas as outras espécies apresentaram reduções significativas nos valores de $g_{s\ max}$ nesse período (ANOVA post-hoc Tukey HSD; $p < 0,05$) (Figura 18A). A maior magnitude de variação foi apresentada por *Mikania sp.* (152 a $543\ \text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$).

3.5.2. Campo de altitude

No campo de altitude, a magnitude de variação da $g_{s\ max}$ entre os meses foi inferior à do campo rupestre (figura 18B). As espécies *Baccharis sp.1*, *Mikania sp.* e *Vernonia sp.* não apresentaram diferenças na $g_{s\ max}$ nos três meses estudados (ANOVA post-hoc Tukey HSD; $p < 0,05$). O restante das espécies dessa comunidade apresentou diferenças na $g_{s\ max}$ entre os meses (ANOVA post-hoc Tukey HSD; $p > 0,05$). *L. erostrata* foi a espécie que apresentou a maior magnitude de valores de $g_{s\ max}$ e além disso, a maior variação entre os meses ($117\ \text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ a $348\ \text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Por outro lado, *Gramínea 4* apresentou a menor variação entre os meses (18 a $127\ \text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) (figura 18B).

3.5.3. Relações entre δD e $g_{s\ max}$

A variação sazonal de $g_{s\ max}$ correlacionou-se significativamente com a profundidade radicular das espécies (figura 19A) ($r^2=0,78$; $p=0,00004$) no CR, ou seja, plantas com raízes mais profundas controlam menos a condutância estomática que plantas com raízes superficiais. Não encontramos correlação entre essas variáveis no CA (Figura 19B).

4. Discussão

Partição de recursos hídricos e diversidade morfológica radicular de espécies coexistentes em campos rupestres e campos de altitude

A amplitude de variação dos valores de $\delta D_{\%}$ do xilema das plantas sugere que há uma grande variação interespecífica de uso de água em perfis verticais do solo nessas comunidades. Esse dado é relevante, pois indica que a profundidade das raízes de espécies coexistentes em comunidades vegetais representa um atributo contínuo de plantas com raízes superficiais até plantas com raízes profundas (Jackson *et al.*, 1995; Weltzin & McPherson, 1997; Jackson *et al.*, 1999; Meinzer *et al.*, 1999; Straton *et al.*, 2000; Rossatto *et al.*, 2012).

Tanto no CR quanto no CA há uma variedade de formas de vida como graminóide, rosetas, arvoretas, arbustos e herbáceas (Benites *et al.*, 2003). Nós demonstramos que as formas de vida podem explorar concomitantemente a água na mesma profundidade do solo e também em profundidades diferentes. Nas duas comunidades, os valores de δD_{xil} das formas graminóides indicam que esse grupo apresenta os sistemas subterrâneos estritamente superficiais. De fato, estudos indicam que 80% das formas graminóides em todo o mundo possuem raízes nos primeiro 30 cm do solo (Jackson *et al.* 1996). Contudo, o recurso hídrico proveniente do solo superficial não é usado estritamente pelas formas graminóides. Encontramos plantas arbustivas que utilizam a maior proporção de água proveniente do solo superficial (ex.: *C. pubescens*, *B. curitibensis*, *Baccharis sp.2*, e *M. guianensis*) e plantas em formas de rosetas que utilizam a maior proporção de água proveniente de regiões mais profundas do solo (*Vellozia sp.1*; *Eringyum sp.*) Ainda, a contribuição da água do solo profundo para absorção de água por plantas herbáceas do CR

foi duas vezes maior que a contribuição da porção mais superficial do solo. Além disso, há espécies que apresentaram grande variação de tipos radiculares, conforme verificamos nas escavações das raízes, e uma grande variação na δD_{xil} . Não sabemos se essas variações intraespecíficas na morfologia e profundidade radiculares são respostas plásticas ou geneticamente determinadas. Hipotetizamos que a grande heterogeneidade de recursos (água e nutrientes) e de condições no solo (presença de rochas e fissuras) demandam ajustes radiculares em microescala e determinam morfologias contrastantes de crescimento abaixo do solo (Oliveira, 2005).

Além disso, nós também demonstramos que nas comunidades de plantas estudadas há uma diversidade interespecífica de formas de sistemas subterrâneos. Entre as 30 espécies estudadas, encontramos plantas que apresentam raízes dimórficas, xilopódios, raízes lenhosas estritamente superficiais, raízes finas superficiais, rizomas, bulbos e até mesmo uma planta que apresenta sistema subterrâneo difuso, tipo sobolífera (Apezato-da-Glória, 2003). As espécies de arvoretas e arbustivas apresentaram um predomínio de sistemas radicular primário fibroso com muitas raízes finas no CA e um predomínio de sistema radicular primário pivotante no CR (Alonso & Machado, 2007).

Nós observamos que as plantas que apresentaram um sistema radicular primário pivotante no CR são capazes de desviar das rochas ou estreitar sua espessura para ultrapassar fissuras na malha de cascalho do solo. Após ultrapassar as fissuras, estas podem se espessar novamente. Poot & Lambers (2003) demonstraram experimentalmente que as raízes das plantas *Hakea oldfieldii* e *Hakea tuberculata* do oeste da Austrália são capazes de forragear pelo mesmo caminho que a água infiltra dentro da rocha. Esses ajustes morfológicos estão de acordo com os modelos propostos para comunidades vegetais que ocorrem sobre matrizes rochosas, que predizem que espécies tendem a apresentar grande

plasticidade morfológica para explorar água em fissuras ou mesmo estocada na rocha, possibilitando a hidratação das plantas mesmo em períodos secos (Zwieniecki & Newton, 1995; Schenk, 2006; Schwinning, 2010). Esse padrão de morfologia radicular encontrado no campo rupestre difere de espécies em outras áreas do Cerrado, tais como o cerrado *stricto sensu*, que também apresentam um elevado investimento em raízes profundas, mas que crescem em latossolos bem drenados e sem impedimentos mecânicos (Franco, 2002).

Observamos sistemas radiculares dimórficos em sete espécies nas áreas estudadas (figura 4 e 6). Esse tipo de sistema radicular parece ser frequente em outras fitofisionomias do Cerrado, em savanas africanas, em florestas na Amazônia, e em comunidades de plantas australianas (Ludwig *et al.*, 2004; Groom, 2004; Oliveira *et al.*, 2005). Embora não investigamos o uso sazonal de água por essas plantas, podemos inferir que a vantagem adaptativa desse sistema radicular seria permitir que as plantas também utilizem a água tanto do solo superficial quanto do solo profundo de acordo com a disponibilidade de água nos perfis do solo que variam muito temporalmente (Le Roux *et al.*, 1995; Filella & Peñuelas, 2003). Apesar de algumas plantas do CA apresentarem esse tipo de raiz, foi na comunidade de CR que esse padrão foi mais frequente (figura 4).

Em nosso estudo, encontramos que raízes de várias espécies herbáceas ou rosetas podem atingir regiões mais profundas do solo. Por exemplo, a contribuição da água proveniente do solo profundo foi alta para as três espécies de *Vellozia* e para as plantas herbáceas no CR. No campo de altitude, a espécie em forma de roseta *Eryngium* sp. apresentou os valores de δD mais negativos dentre todas as espécies dessa comunidade, podendo ser considerada a espécie com maior profundidade radicular dentre todas as espécies avaliadas nessa comunidade. Alternativamente, essa espécie pode apresentar algum tipo de fracionamento isotópico no processo de absorção de água, mas isso requer

estudos adicionais. Ainda, espécies arbustivas tais como *M. clausenii*, *M. cuneata* e *L. aurea* obtém água de uma profundidade média de 60 a 90 cm e, contrariamente, outras espécies arbustivas como *C. pubescens*, *B. curitibensis* e *B. crista* são totalmente dependente da água do solo superficial, com sobreposição radicular com gramíneas.

Com exceção da forma graminóide, esses resultados contrastam com os de outros estudos que consideram formas de vida como bom preditores de profundidade do sistema radicular (Rossatto *et al.*, 2012) e com a hipótese de dois estratos proposta por Walter (1971), para explicar a coexistência das espécies em savanas tropicais. De acordo com esse modelo, as gramíneas são melhores competidoras no uso de água em solos superficiais, enquanto plantas lenhosas utilizam os recursos hídricos exclusivamente de solos profundos em savanas tropicais. Recentemente, Rossatto *et al.* (2012) sugeriram que no Cerrado, gramíneas explorariam solos superficiais, espécies lenhosas solos profundos e ervas possuiriam raízes nas porções intermediárias do solo, sugerindo que estas explorariam um terceiro “nicho”. Entretanto, a classificação “erva” é um termo muito genérico e não há um consenso definido para definir formas categóricas em escala global (Blondel 2003). Essa classificação mantém a ideia que a profundidade do sistema radicular é um atributo categórico (Walter, 1971) e não contínuo como sugerido em estudos anteriores (Jackson *et al.*, 1995; Weltzin & McPherson, 1997; Jackson *et al.*, 1999; Meinzer *et al.*, 1999; Straton *et al.*, 2000).

A amplitude de variação de profundidade de sistemas radiculares é mais acentuada no CR do que no CA, o que estaria de acordo com modelos teóricos que predizem que em ambientes mais áridos, a limitação de recursos hídricos seleciona maior diversidade de estratégias relacionadas ao uso e à conservação de água (Meinzer *et al.*, 1999; Shenk & Jackson, 2002). No CA, por exemplo, onde o recurso hídrico não é tão limitante quanto no

CR, nós encontramos que dois terços das espécies avaliadas nesse estudo apresentam a composição isotópica da água do xilema bem mais enriquecida, muito semelhante à da água do solo nos primeiros 30 cm de profundidade indicando que as raízes nessa comunidade são mais superficiais do que no CR. De modo geral, é esperado que, em diversas comunidades, quando o recurso hídrico não é limitante, as plantas apresentem raízes superficiais, principalmente devido aos seguintes fatores: i) baixo custo de construção, manutenção e absorção dos recursos; ii) maior disponibilidade de nutrientes na porção superficial do solo; iii) baixa probabilidade de deficiência de oxigênio; iv) solos superficiais apresentam menor restrição física para o desenvolvimento das raízes (Shenk & Jackson, 2002; Shenk, 2006). Nesse sentido, Shenk (2006) sugere que plantas devem manter as raízes superficiais sempre que possível.

Além disso, no CA, no período de estiagem, a água da neblina pode servir como fonte de água para as plantas umedecendo o solo e/ou possibilitando a absorção pelas folhas (Lima, 2010, Eller, 2012). O perfil da água do solo no CA é muito enriquecido isotopicamente e há poucas diferenças entre as médias da composição de δD da água do solo em relação às diferentes profundidades (figura 11B). Na linha meteórica para essa região é possível notar que δD da água de diferentes eventos de neblina é geralmente mais enriquecida que a água das chuvas (veja a setas na figura 7). A precipitação da neblina na comunidade de CA nos meses de junho, julho e agosto de 2012, ou seja, os meses que antecederam a coleta de isótopos pode ter causado um enriquecimento da água ao longo do perfil do solo. Esses resultados são consistentes com os resultados encontrados por Dawson (1998), que demonstrou durante três anos que a composição isotópica da água da neblina é mais enriquecida que da água da chuva em uma floresta nebulosa da Califórnia. Possivelmente, a água da neblina está servindo como uma fonte de água adicional para as

plantas do CA. Investigações adicionais são necessárias para concluirmos se o enriquecimento de δD da água dos perfis superficiais do solo deve-se ao fracionamento evaporativo desse estrato do solo ou pela contribuição da neblina nessa comunidade ou por ambos (ver Dawson *et al.*, 2002).

Como água parece não ser tão limitante no CA, a segregação vertical de raízes no perfil do solo fica menos expressiva no nível da comunidade. Esse fato pode ser explicado pelo modelo de partição de nicho, proposto por Lotka-Volterra que prediz que quando um dado recurso não é limitante, as espécies não competem entre si por este recurso, de modo que há pouca segregação entre elas em relação ao eixo do nicho avaliado (Silvertown, 2004). Recentemente, Kukowski e colaboradores (2012) encontraram grande sobreposição de uso de água em uma profundidade do solo entre espécies que coexistem em bosques temperados estadunidenses. Eles argumentam que a sobreposição em uma dimensão do nicho hidrológico deve separar as espécies mais fortemente em outras estratégias hidráulicas. Vale ressaltar que estamos nos referindo a apenas um eixo do nicho relacionado às respostas das raízes em relação à disponibilidade de água no sistema. Isso não quer dizer que as plantas não se diferenciam em outros atributos fisiológicos, ou mesmo que outros recursos como nutrientes (McKane *et al.*, 2002) ou distúrbios, não estejam influenciando nas relações de coexistência dessas espécies (Chesson *et al.*, 2004).

Profundidade do sistema radicular é um bom preditor do funcionamento hidráulico para plantas de campos rupestres e campos de altitude?

Profundidade do sistema radicular e condutância estomática são atributos essenciais para entendermos a ecohidrologia de ecossistemas e para prevermos como comunidades responderão a mudanças previstas nos padrões de precipitação (McDowell, 2011). Em

nosso estudo no CR, encontramos que profundidade radicular estimada pelos valores do δD_{xil} é um bom preditor do status hídrico das plantas no período mais seco, ou seja, espécies com sistema radicular profundo mantiveram o Ψ_{pd} mais constante ao longo da estação seca. Já no CA, independentemente da profundidade radicular, a maioria das espécies apresentaram grandes variações do Ψ_{pd} . Além disso, verificamos que profundidade do sistema radicular é um bom preditor do grau de regulação estomática na comunidade de CR, mas não no CA. Descrevemos isso com base na relação desse parâmetro com o coeficiente de variação da condutância estomática nesta comunidade, ou seja, no CR, plantas com raízes profundas fecham menos os estômatos que as plantas de raízes superficiais no final da estação seca. Já no CA esse controle foi realizado independentemente da profundidade das raízes das plantas. Esses resultados sugerem a existência de um eixo de variação hidráulica na comunidade do CR em que água é um recurso limitante, tendo em um extremo, espécies com sistemas radiculares superficiais e forte ajuste estomático e em outro extremo, espécies com raízes profundas e fraca regulação estomática durante a seca. Apesar de intuitivo, a existência desse eixo de variação funcional em uma escala global ainda é desconhecida em outras comunidades que ocorrem em climas maiores períodos de déficit hídrico, assim como no CR.

Plantas que apresentam os sistemas subterrâneos superficiais no CR estão sujeitas a fortes variações em relação à disponibilidade de água e em geral apresentam estratégias de escape durante a estação seca para sobreviver nessa estação desfavorável. Essas plantas apresentam uma redução da atividade fisiológica usando as reservas de carboidratos e investindo em moléculas osmoticamente ativas para manter o metabolismo operante e o turgor dos tecidos (Souza *et al.*, 2005; Scholz *et al.*, 2012). Além disso, algumas espécies, principalmente as gramíneas, apresentam uma redução da área foliar durante o período

seco, ou mesmo podem apresentar metabolismo C4 que é uma adaptação a ambientes abertos, quentes e secos (Sarmiento & Monasterio, 1983; Edwards & Smith, 2010). Nossos resultados corroboram estudos realizados em outras fitofisionomias do Cerrado que demonstram uma boa relação entre a profundidade das raízes e o Ψ_{pd} (Franco *et al.*, 2005). Recentemente, Rossatto *et al.* (2012) também demonstraram que plantas do Cerrado que extraem a água de regiões mais profundas do solo são capazes de alcançar altos níveis de hidratação dos tecidos durante a noite.

A ausência de relação entre a profundidade das raízes (δD_{xil}) e o Ψ_{pd} no CA pode ocorrer devido ao desequilíbrio entre Ψ_{pd} da planta e o potencial hídrico do solo (Ψ_{solo}), ou seja, uma planta pode apresentar potenciais mais negativos que o solo durante a noite mesmo que o solo esteja bem hidratado. Observamos em nosso estudo que as plantas que apresentam as raízes mais profundas reduziram significativamente o Ψ_{pd} entre os meses. Vários mecanismos contribuem para que ocorram esses desequilíbrios. As plantas podem apresentar transpiração noturna, estar hidraulicamente isoladas do solo seco e se manterem hidratadas, ou mesmo possuir uma concentração substancial de solutos apoplásticos nos espaços intercelulares que reduz o potencial hídrico das plantas mesmo que o solo esteja bem hidratado (Donovan *et al.*, 2003). No nosso caso, podemos desconsiderar a transpiração noturna, pois ensacamos toda a parte aérea das plantas nos dias anteriores às medidas do potencial hídrico da madrugada. Como não medimos o potencial hídrico do solo (Ψ_{solo}) em diferentes profundidades, pode ser que todas as plantas tenham raízes restritas ao perfil de 90 cm e que o Ψ_{pd} das plantas esteja apenas refletindo reduções do Ψ_{solo} ocorridas na camada entre 0 e 90 cm (profundidade máxima radicular que investigamos).

Todavia, Donovan e colaboradores (2003) demonstraram experimentalmente que plantas de um deserto frio da Califórnia, submetidas a um experimento de irrigação e seca, apresentaram um desequilíbrio entre o potencial hídrico foliar e o potencial hídrico do solo. Eles ensacaram a parte aérea das plantas para evitar a transpiração noturna, e verificaram que o Ψ_{pd} da planta estava mais negativo que o potencial hídrico do solo, mesmo no tratamento com irrigação. Eles sugerem que as plantas acumulam solutos apoplásticos como um mecanismo adicional para regular o turgor dos tecidos, causando um desequilíbrio entre o Ψ_{pd} e o Ψ_{solo} (Donovan *et al.*, 1999; 2001).

A absorção foliar de água é um mecanismo importante de aquisição de água para algumas plantas que ocorrem na Serra da Mantiqueira e pode influenciar as relações hídricas das espécies (Lima 2010; Eller 2012). Lima (2010) identificou experimentalmente que *Myrsine umbellata*, uma espécie que ocorre em CA, apresentou valores semelhantes de Ψ_{pd} quando irrigadas no solo ou nebulizadas na parte aérea, independentemente das condições de umidade do solo. Nesse estudo, a autora sugere que a absorção da água foliar pode ocorrer pela agregação de umidade a porções concentradas de açúcares presentes em substâncias mucilaginosas no interior das folhas. Os acúmulos substanciais de solutos apoplásticos nos espaços intercelulares podem causar um desequilíbrio entre o potencial hídrico das plantas e o potencial hídrico do solo como proposto por Donovan e colaboradores (2001). Deste modo, sugerimos que o Ψ_{pd} das espécies nessa comunidade pode sofrer influência da regulação e manutenção de substâncias osmoticamente ativas no interior dos tecidos. Nesse sentido, sugerimos que essas substâncias devem reter a água no interior dos tecidos e quando medimos o potencial hídrico com a bomba de pressão, necessitamos injetar mais pressão para remover as moléculas de água retidas nessa solução hipertônica da folha. Estudos são necessários para compreender se a manutenção de folhas

hipertônicas cria gradientes de potencial hídrico e com isso maior é a absorção de água da neblina para o interior do mesófilo em plantas de CA (Lima, 2010).

Em relação à condutância estomática, nós verificamos que as plantas com raízes superficiais apresentaram maior variação da condutância estomática entre os meses, de modo que apresentam maior restrição estomática do que as plantas de raízes profundas, o que seria um mecanismo de preservação do contínuo hidráulico entre o solo e a atmosfera (Sperry *et al.*, 2002). Como consequência, essas plantas devem apresentar maior redução da atividade fisiológica do que as plantas de raízes profundas, já que o fechamento estomático inibe a captação de CO₂ utilizada na fotossíntese (Chapin III *et al.*, 2002; McDowell *et al.*, 2008). Apesar de ser um mecanismo relativamente bem conhecido de resposta à seca, pouco se sabe sobre a variação interespecífica desse importante atributo fisiológico em comunidades naturais. Os poucos estudos realizados no Cerrado sugerem que espécies arbóreas apresentam forte controle estomático em resposta ao aumento da demanda evaporativa da atmosfera (Franco *et al.*, 2005; Goldstein *et al.*, 2008). Nossos resultados demonstram que algumas espécies respondem à seca de forma semelhante, mas outras espécies mantêm os estômatos abertos na estação seca como sugerido em estudos pioneiros no Cerrado (*M. clausenii* e *M. cuneata*) (Ferri, 1944)

Nós também verificamos que a profundidade das raízes não apresenta correlação com a variação da $g_{s\ max}$ entre os meses. Provavelmente, nessa comunidade as condutâncias estomáticas sejam mais influenciadas pelas relações entre o DPV atmosférico e da velocidade do vento que das condições de umidade do solo (Oren *et al.*, 1999). O vento na área do CA é constante e muito forte esse componente interfere na condutância estomática, pois reduz a camada limítrofe em torno de cada folha, alterando as condições de temperatura e umidade da superfície foliar, aumentando sua transpiração (Chapin III *et al.*,

2002). Nesse sentido, propomos que a condutância estomática na comunidade do campo de altitude seja uma variável resposta que depende muito mais de outros fatores do que das condições da umidade do solo.

Não encontramos nenhuma relação entre a profundidade das raízes e a variação do Ψ_{md} entre os meses, tanto no CA quanto no CR. O Ψ_{md} está relacionado com a resistência à seca e à cavitação dos vasos do xilema (Choat *et al.*, 2012). Portanto, a falta de relação entre a profundidade do sistema radicular e o Ψ_{md} sugere um desacoplamento do Ψ_{md} das condições de umidade do solo em ambas as comunidades (Bhaskar & Ackerly, 2006), ou seja, independentemente das estratégias radiculares, as plantas apresentam diferentes mecanismos de manutenção dos valores do Ψ_{md} entre os meses. Exemplos na literatura demonstram que as espécies que diferem em relação ao Ψ_{md} também diferem quanto à sua capacitância hidráulica, ou seja, da capacidade dos tecidos de armazenar água (Bhaskar & Ackerly, 2006). Scholz e colaboradores (2007) demonstram que há forte relação entre Ψ_{md} e a capacitância hidráulica das plantas do Cerrado, sendo que a água estocada nos tecidos tem uma importante função na regulação do déficit de água diário nas espécies. Esse padrão pode ser o mesmo no CA, demonstrando que a capacitância das plantas pode ser mais relevante que a profundidade das raízes para a explicação da variação do Ψ_{md} entre os meses. Contudo, ainda são necessários mais estudos para compreender papel da capacitância para espécies de CR. As plantas precisam regular as taxas transpiratórias para manterem sua integridade hidráulica, seja por controle estomático ou por uma regulação ativa de moléculas solúveis que controlam o turgor das células e condutância hidráulica (McDowell, 2011). Esse fato se dá independentemente da magnitude de valores de Ψ_{md} , já

que as plantas devem operar dentro da margem de segurança hidráulica intrínseca de cada espécie (Choat, *et al*, 2012).

5. Conclusão

Com nosso estudo demonstramos a partição de água entre espécies coexistentes e sugerimos que este é um mecanismo importante para coexistência de espécies em comunidades de campo de altitude e campo rupestre. Corroboramos a ideia de que as espécies da comunidade de campo de altitude teriam mais raízes superficiais, contrastando com o campo rupestre, ambiente mais árido que selecionou maior variação interespecífica na profundidade do sistema radicular. Esses resultados corroboram a ideia proposta por Schenk e Jackson (2002), que prediz que em ambientes áridos as plantas apresentam maior diversidade de estruturas radiculares. Além disso, apresentamos evidência de “trade-offs” entre dois atributos funcionais importantes: profundidade das raízes (δD_{xil}) e o grau de fechamento estomático pelas plantas de campo rupestre, sugerindo a existência de um novo eixo de variação funcional que pode ser investigado em outras comunidades que ocorrem em ambientes com uma estação seca marcada. Finalmente demonstramos que a profundidade das raízes é um traço das plantas que, em muitos casos não se relaciona com as formas de vida das plantas. Encontramos arbustos que são estritamente dependentes da água proveniente do solo superficial e herbáceas que são totalmente dependentes do solo mais profundo do perfil avaliado, demonstrando que nem sempre as formas de vidas podem ser usadas como preditoras da profundidade das raízes em comunidades vegetais.

Estudos recentes realizados em plantas na Serra da Mantiqueira têm demonstrado certo desacoplamento das plantas em relação às condições de umidade do solo (Lima, 2010; Eller, 2012). Nós também fornecemos mais uma evidência em relação a esse aspecto, pois demonstramos que a condutância estomática e o potencial hídrico das plantas antes do

amanhecer e ao meio-dia na estação seca funcionam independentemente da profundidade do sistema radicular na comunidade do CA.

6. Figuras e Tabelas

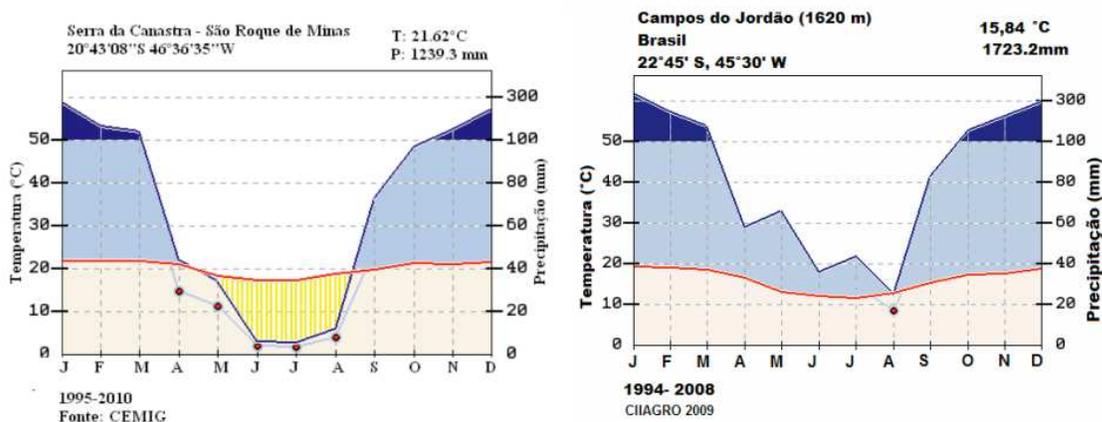


Figura 1. Diagramas climáticos para a região do Parque Nacional da Serra da Canastra (MG), correspondente ao período de 1995-2010, e da região do Parque Estadual de Campos de Jordão (SP) correspondente ao período de 1994 a 2008. As linhas vermelhas representam as médias mensais da temperatura e as linhas azuis, médias mensais de precipitação. Pontos de intersecção entre as duas linhas e a área com traços amarelos representam períodos de déficit hídrico. Áreas azuis claras correspondem ao período úmido, e azuis escuras ao período superúmido (acima de 100 mm por mês).



Figura 2. Estrutura coletora de água da neblina montada no interior do Parque Estadual de Campos do Jordão-SP. Esse coletor foi construído baseado no desenho proposto por Fisher e Still (2007).

Tabela 1. Lista de espécies estudadas em uma área de campo rupestre no Parque Nacional da Serra da Canastra, MG e em uma área de campo de altitude no Parque Estadual de Campos do Jordão, SP.

Comunidade	Família	Espécies	Hábito de Vida	Números Gráficos
Campo Rupestre	Asteraceae	<i>Eremanthus seidelii</i>	Arvoreta	1
		<i>Mikania</i> sp.	Herbácea	9
		<i>Vernonia warmingiana</i>	Herbácea	11
	Cyperaceae	<i>Rhynchospora cosanguinea</i>	Graminóide	12
	Fabaceae	<i>Mimosa clausenii</i>	Arbusto	2
	Melastomataceae	<i>Microlicia cuneata</i>	Arbusto	6
		<i>Leandra aurea</i>	Arbusto	3
	Myrtaceae	<i>Campomanesia pubescens</i>	Arbusto	10
	Poaceae	<i>Loudetiopsis</i> sp	Graminóide	13
		<i>Gramínea 1</i>	Graminóide	14
		<i>Gramínea 2</i>	Gramínea	15
	Primulaceae	<i>Myrsine guianensis</i>	Arvoreta	4
	Velloziaceae	<i>Vellozia nivea</i>	Roseta	7
		<i>Vellozia</i> sp.1	Roseta	5
		<i>Vellozia</i> sp.2	Roseta	8
	Campo de Altitude	Apiaceae	<i>Eryngium</i> sp	Roseta
Asteraceae		<i>Baccharis crispa</i>	Herbácea	15
		<i>Baccharis curitibensis</i>	Arbusto	12
		<i>Baccharis</i> sp.1	Arbusto	2
		<i>Baccharis</i> sp.2	Arbusto	10
		<i>Mikania</i> sp.	Herbácea	5
		<i>Vernonia</i> sp.	Herbácea	7
Melastomataceae		<i>Lavosiera umbricata</i>	Arbusto	8
		<i>Leandra erostrara</i>	Herbácea	6
		<i>Leandra itatiae</i>	Herbácea	11
Primulaceae		<i>Myrsine coriacea</i>	Arbusto	9
		<i>Myrsine</i> sp.	Arvoreta	4
Rubiaceae		<i>Galianthe brasiliensis</i>	Arbusto	3
Poaceae		<i>Gramínea 3</i>	Graminóide	13
	<i>Gramínea 4</i>	Graminóide	14	

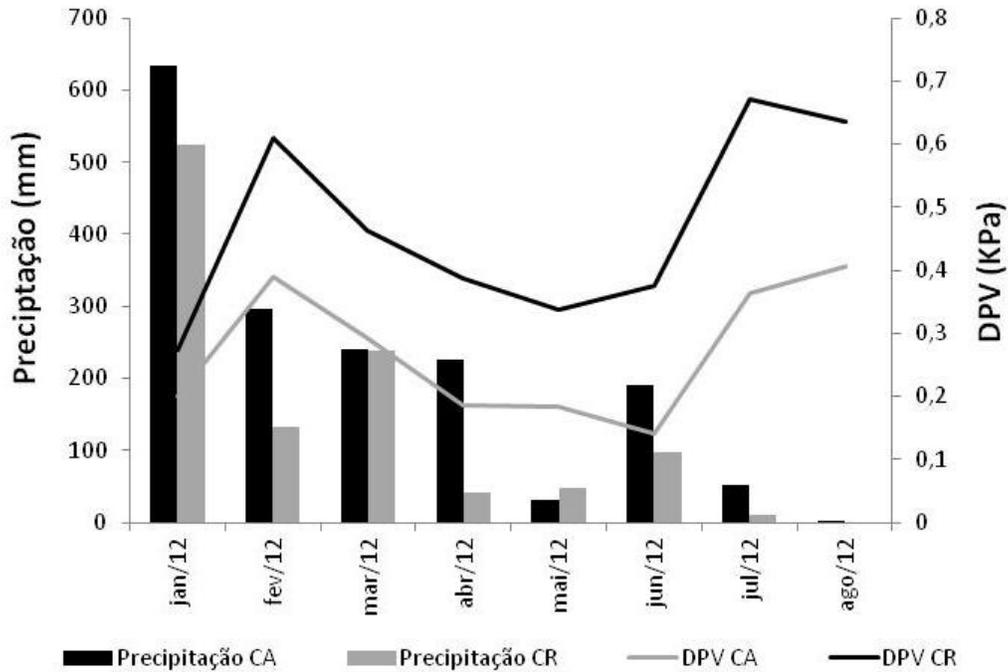


Figura 3. Precipitação mensal total (barras) e média do déficit de pressão de vapor atmosférico – DPV (linhas) durante o período de estudo (janeiro a agosto de 2012) para a área de campo de altitude (CA: barra preta e linha preta) localizado no Parque Estadual de Campos do Jordão-SP e para a área de campo rupestre (CR: barra cinza e linha cinza) localizada no Parque Nacional da Serra da Canastra – MG.





Figura 4. Sistemas subterrâneos de 15 espécies de plantas do campo rupestre do Parque Estadual da Serra da Canastra, MG. Os números representam as espécies indicadas na tabela 1 e nas figuras 15, 16 e 19.

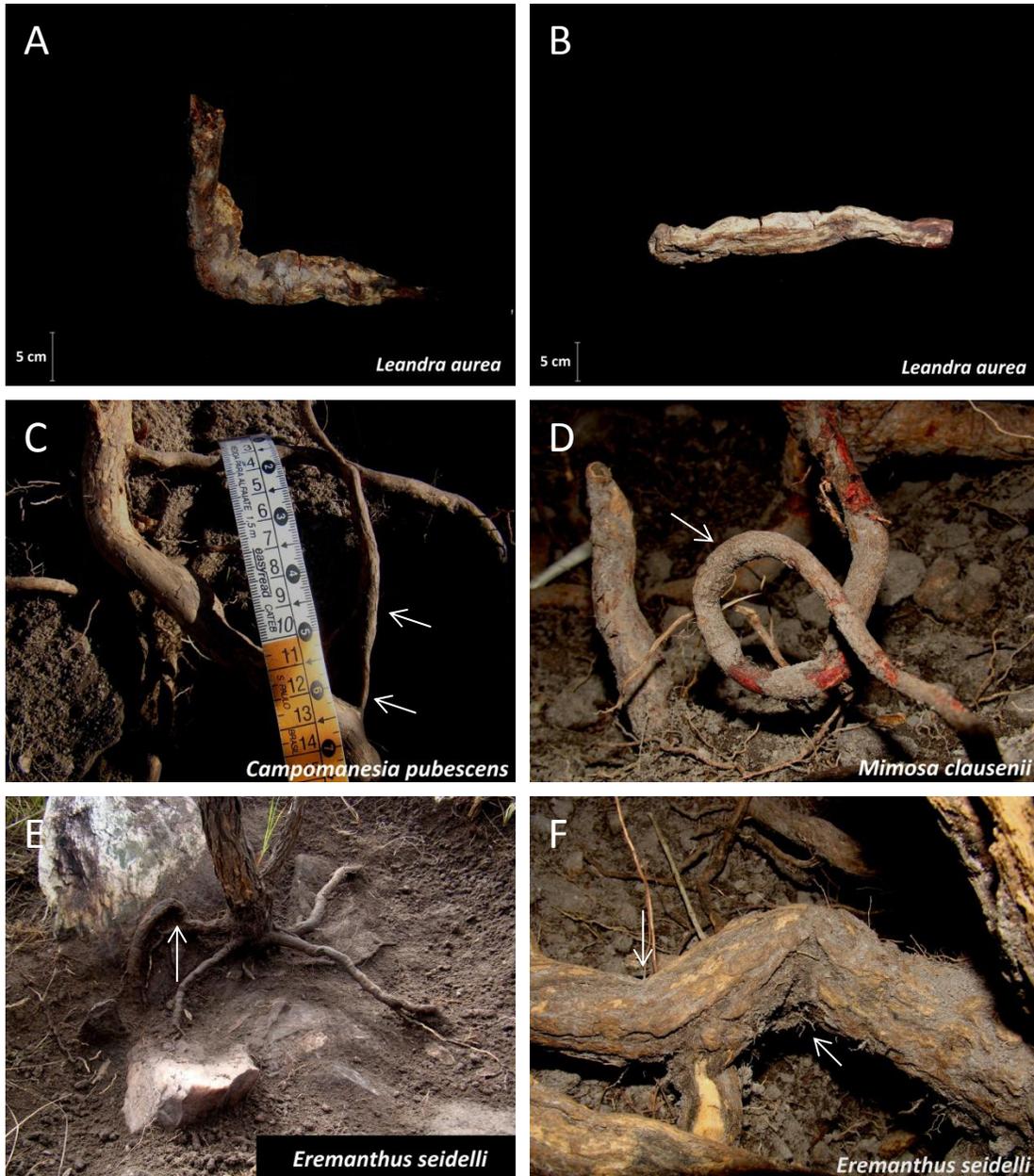
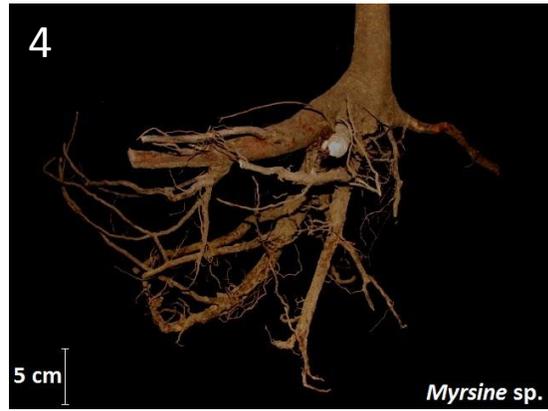


Figura 5. Exemplos de sistemas subterrâneos com ajustes morfológicos para desviar de rochas (setas D e E), para ultrapassar frestas na matriz rochosa (setas C e F) de quatro espécies de plantas lenhosas de campo rupestre no Parque Nacional da Serra da Canastra, MG. As figuras A e B mostram um fragmento de raiz pivotante da espécie *Leandra aurea* na qual é possível notar um achatamento na morfologia da raiz.



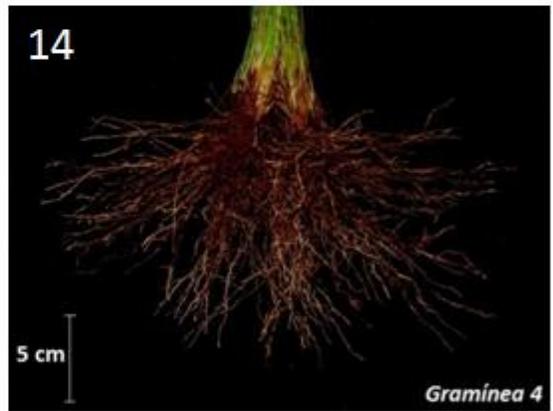
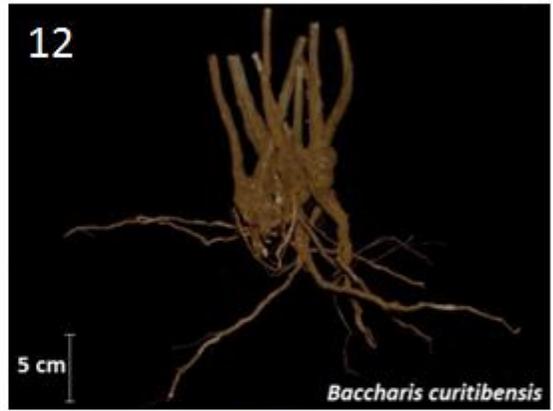


Figura 6. Sistemas subterrâneos de 15 espécies de plantas de campo rupestre do Parque Estadual da Serra da Canastra, MG. Os números representam as espécies indicadas na tabela 1e e nas figuras 15, 16 e 19.

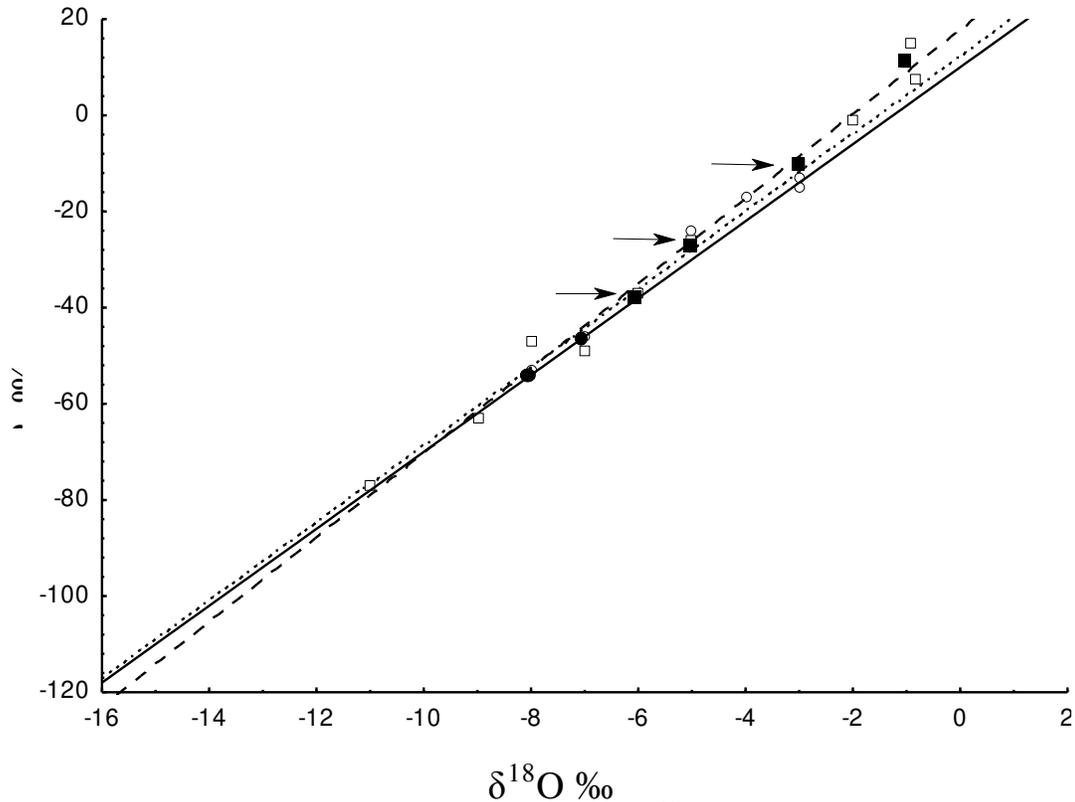


Figura 7. Linhas meteóricas com os dados de δD e $\delta^{18}O$ de eventos de precipitação do campo rupestre do Parque Nacional da Serra da Canastra – MG (PNSC, linha pontilhada) e de campo de altitude do Parque Estadual de Campos do Jordão, Serra da Mantiqueira – SP (PECJ, linha tracejada). A linha contínua representa a linha meteórica global obtida a partir da equação $\delta D = 8 * \delta^{18}O + 10$. Quadrados preenchidos representam eventos de neblina e os sem preenchimentos de chuva no PECJ. As setas apontando para os quadrados preenchidos indicam a água da neblina coletada de junho a agosto antes das coletas de solo e de plantas. Amostras coletadas entre janeiro e novembro de 2012. Círculos preenchidos representam a água de um riacho e os círculos não preenchidos eventos de chuva no PNSC. Amostras coletadas entre setembro de 2011 e novembro de 2012. A linha dessa regressão linear simples representa a linha meteórica do PECJ ($\delta D = 8,7 * \delta^{18}O + 20,38$) e do PNSC ($\delta D = 8,33 * \delta^{18}O + 16,71$).

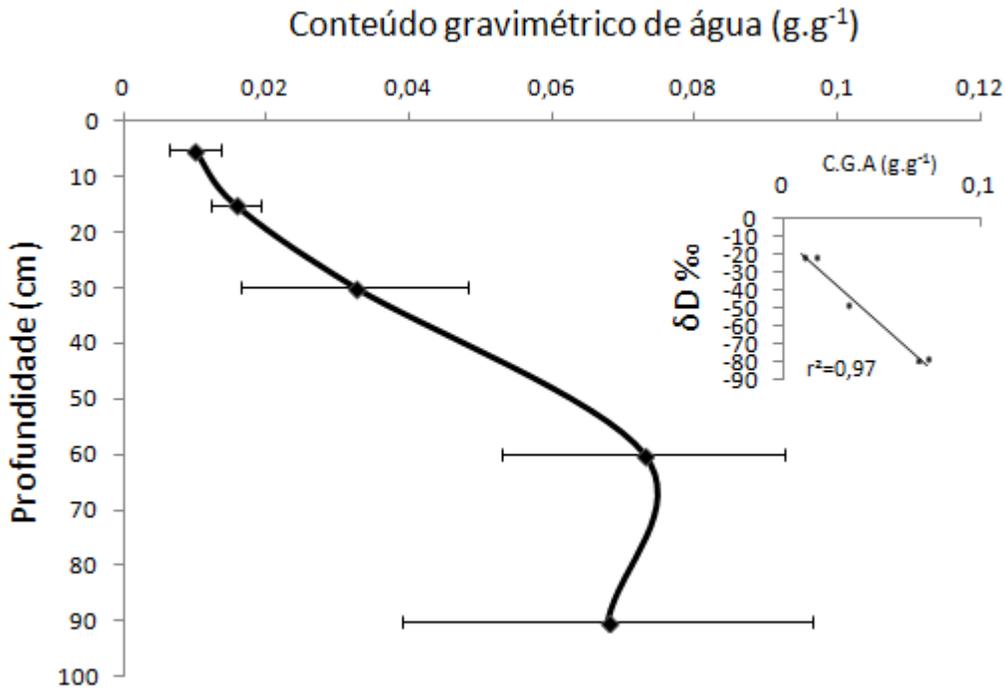


Figura 8. Conteúdo gravimétrico de água no solo nas profundidades 5, 15, 30, 60 e 90 cm, coletados no mês de setembro de 2011, em um Campo Rupestre, Parque Nacional da Serra da Canastra - MG. Os pontos representam a média aritmética e as barras representam o desvio padrão em torno da média. (n=6 por profundidade). A caixa acima e a direita representa um gráfico da correlação entre o conteúdo gravimétrico de água no solo e a composição isotópica de δD ‰ do solo nas diferentes profundidades ($r^2=0,97$; $p=0,0015$).

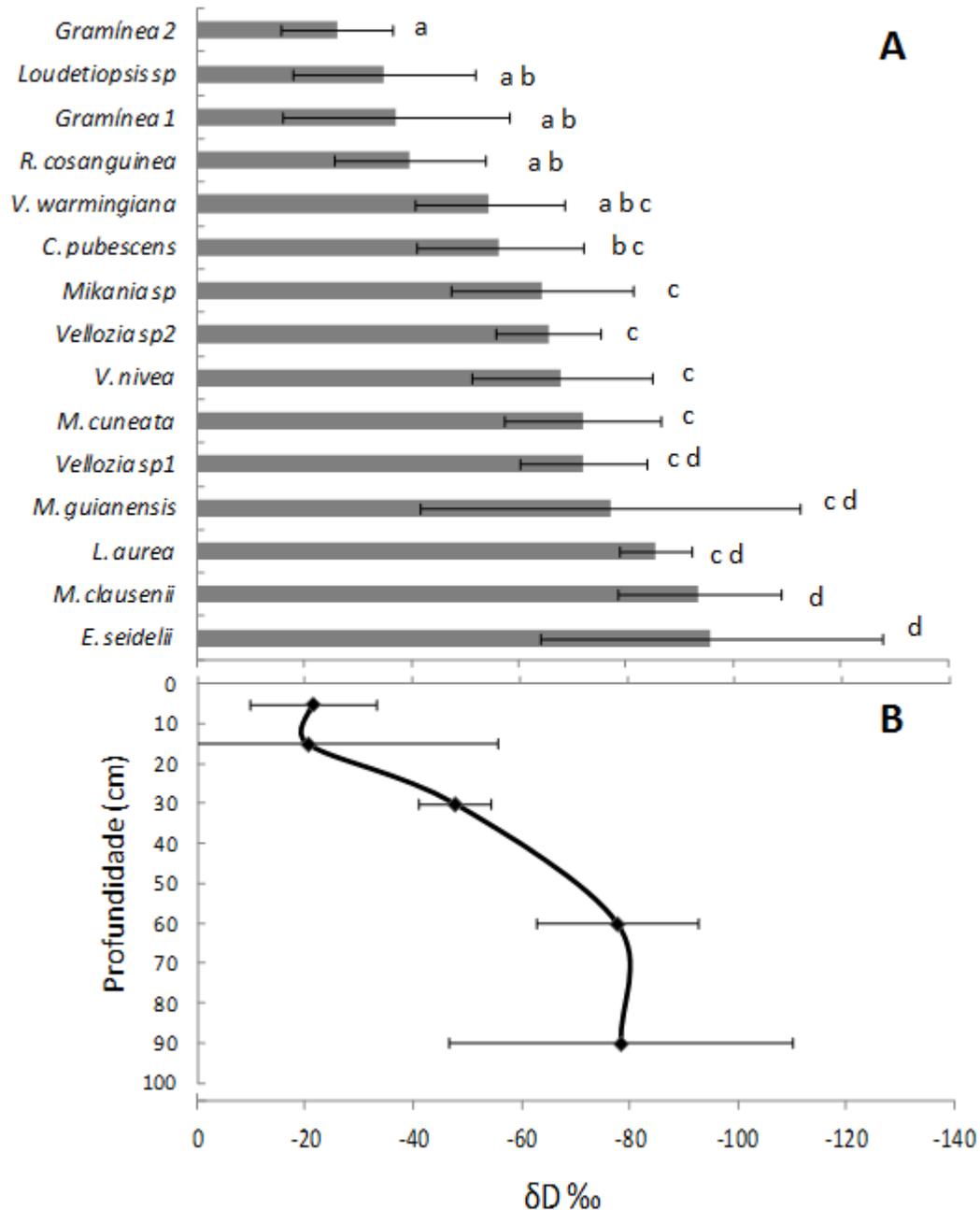


Figura 9. A- Média da composição isotópica de δD ‰ da água do xilema de 15 espécies de plantas coletadas em setembro de 2011 no campo rupestre, no Parque nacional da Serra da Canastra – MG. As colunas representam a média aritmética e as barras representam o desvio padrão em torno da média (n=2-6 indivíduos por espécie). As barras com letras distintas indicam diferenças entre as espécies. B- Média da composição isotópica de δD da água do solo coletados nas profundidades 5, 15, 30, 60 e 90 cm no mesmo período (n=3-6 por profundidade). Os pontos representam a média aritmética e as barras representam o desvio padrão em torno da média.

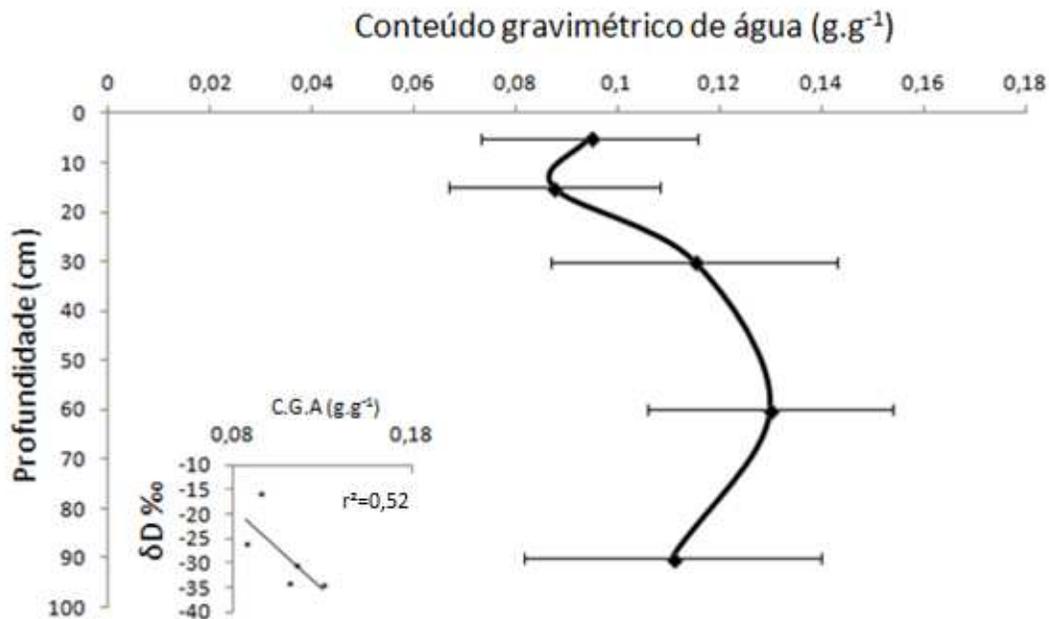


Figura 10. Conteúdo gravimétrico de água no solo nas profundidades 5, 15, 30, 60 e 90 cm, coletados no mês de agosto de 2012 em campo de altitude, localizado no Parque Estadual de Campos do Jordão, Serra da Mantiqueira-SP. As colunas representam a média aritmética e as barras representam o desvio padrão em torno da média ($n=4$ por profundidade). A caixa abaixo à esquerda representa um gráfico da correlação entre o conteúdo gravimétrico de água no solo e a composição isotópica de $\delta\text{D}\text{‰}$ da água do solo nas diferentes profundidades avaliadas ($r^2=0,52$, $p=0,16$).

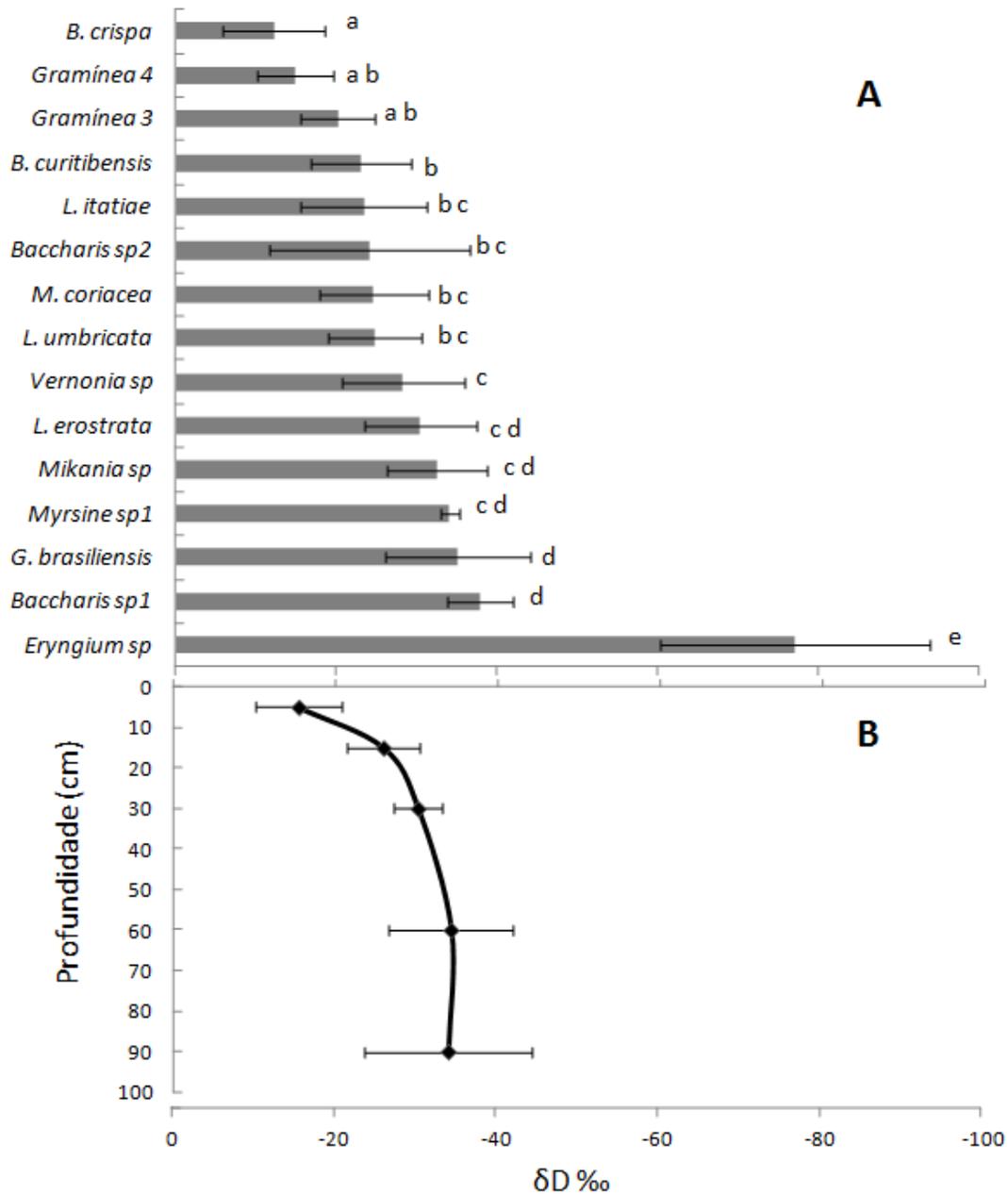


Figura 11. A- Média da composição isotópica de δD ‰ do xilema de 15 espécies de plantas coletadas em agosto de 2012 em campo de altitude, Serra da Mantiqueira – SP. Os pontos representam a média aritmética e as barras representam o desvio padrão em torno da média (n=4-6 indivíduos por espécie). As barras com letras distintas indicam diferenças entre as espécies. B- Média da composição isotópica de δD da água do solo nas profundidades 5, 15, 30, 60 e 90 cm coletados no mesmo período (n=3-6 por profundidade). Os pontos representam a média aritmética e as barras representam o desvio padrão em torno da média.

Tabela 2. Contribuição em percentagem (%) de água em que as profundidades entre 05-30 e 60-90 cm proporcionam como fontes de água usadas pelas plantas de campo rupestre no Parque Nacional da Serra da Canastra, MG e pelas plantas de campo de altitude no Parque Estadual de Campos do Jordão, SP obtidas a partir dos resultados estimados pelo modelo de mistura. Ind = indeterminado.

Comunidade	Espécies	Média 5-30 cm (%)	DP	Média 60-90 cm (%)	DP
Campo Rupestre	<i>E. seidelii</i>	0	-	100	-
	<i>M. clausenii</i>	0	-	100	-
	<i>L. aurea</i>	0	-	100	-
	<i>M. guianensis</i>	11	-	88	48
	<i>Vellozia sp1</i>	11	22	88	22
	<i>M. cuneata</i>	11	22	88	22
	<i>V. nivea</i>	18	21	81	21
	<i>Vellozia sp2</i>	22	19	77	19
	<i>Mikania sp</i>	24	20	75	20
	<i>C. pubescens</i>	61	18	38	18
	<i>V. warmingiana</i>	58	21	41	21
	<i>R. cosanguinea</i>	67	15	32	15
	Gramínea 1	71	17	28	17
	<i>Loudetiopsis sp</i>	75	23	24	23
	Gramínea 2	100	10		10
Campo de Altitude	<i>Eryngium sp</i>	ind	ind	ind	ind
	<i>Baccharis sp1</i>	0	-	100	-
	<i>G. brasiliensis</i>	0	-	100	-
	<i>Myrsine sp1</i>	0	-	100	-
	<i>Mikania sp</i>	6	25	93	25
	<i>L. erostrata</i>	17	24	82	24
	<i>Vernonia sp</i>	29	24	70	24
	<i>L. umbricata</i>	48	20	51	20
	<i>M. coriacea</i>	49	19	50	19
	<i>Baccharis sp2</i>	52	30	47	30
	<i>L. itatiae</i>	57	21	43	21
	<i>B. curitibensis</i>	57	18	42	18
	Gramínea 3	73	14	27	14
	<i>Poaceae sp2</i>	100	15	0	-
	Gramínea 4	100	19	0	-

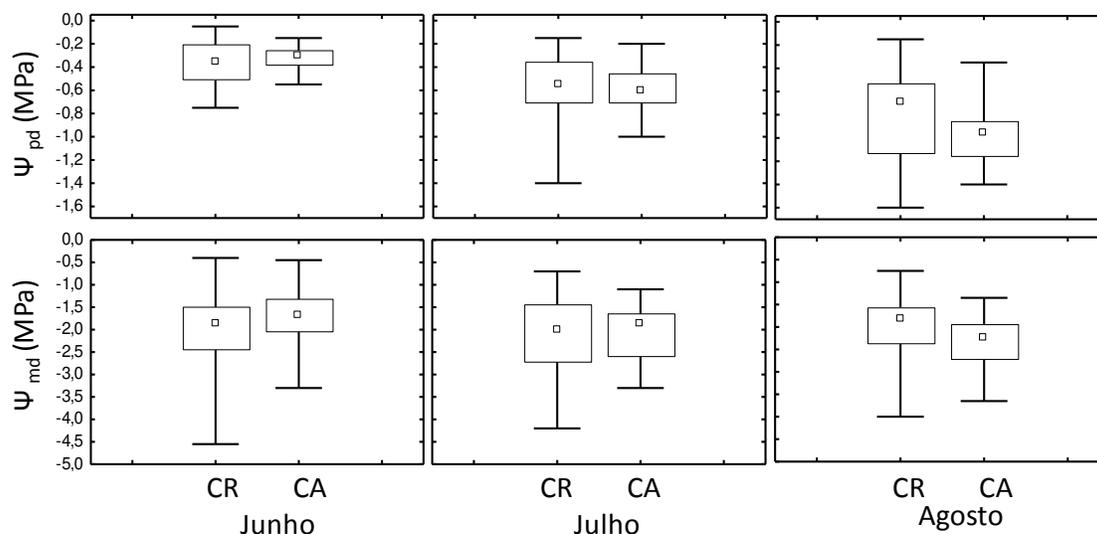


Figura 12. Potencial hídrico da madrugada (Ψ_{pd}) e do meio dia (Ψ_{md}) da comunidade de plantas de campo rupestre (CR), Parque Nacional Serra da Canastra - MG e da comunidade de plantas de campo de altitude (CA), Parque Estadual de Campos do Jordão, Serra da Mantiqueira - SP. O ponto central representa a mediana dos valores de Ψ_{pd} e de Ψ_{md} de todos os indivíduos de cada comunidade medidos de junho a agosto de 2012. Os limites das caixas representam a amplitude interquartil e as barras os valores extremos. As comunidades não apresentaram diferenças entre elas em nenhum dos três meses (Tabela 2).

Tabela 3- Resultados da análise de variâncias (ANOVA) comparando as médias do Ψ_{pd} e do Ψ_{md} do campo rupestre (CR), Parque Nacional Serra da Canastra - MG e do campo de altitude (CA), Parque Estadual de Campos do Jordão – SP, nos meses de junho, julho e agosto de 2012 (Figura 12). Estão mostrados os graus de liberdade do fator (gl), os quadrados médios (QM), o valor de F de cada fator e o nível de significância p.

Fator	gl	QM	F	p
Ψ_{pd} comunidade	1	0,017	0,78	0,37
Ψ_{pd} mês	2	1,2	57,3	0,001
Ψ_{pd} comunidade*mês	2	0,044	2,07	0,13
Ψ_{md} comunidade	1	0,004	0,170	0,70
Ψ_{md} mês	2	0,053	2,01	0,14
Ψ_{md} comunidade*mês	2	0,047	1,75	0,18

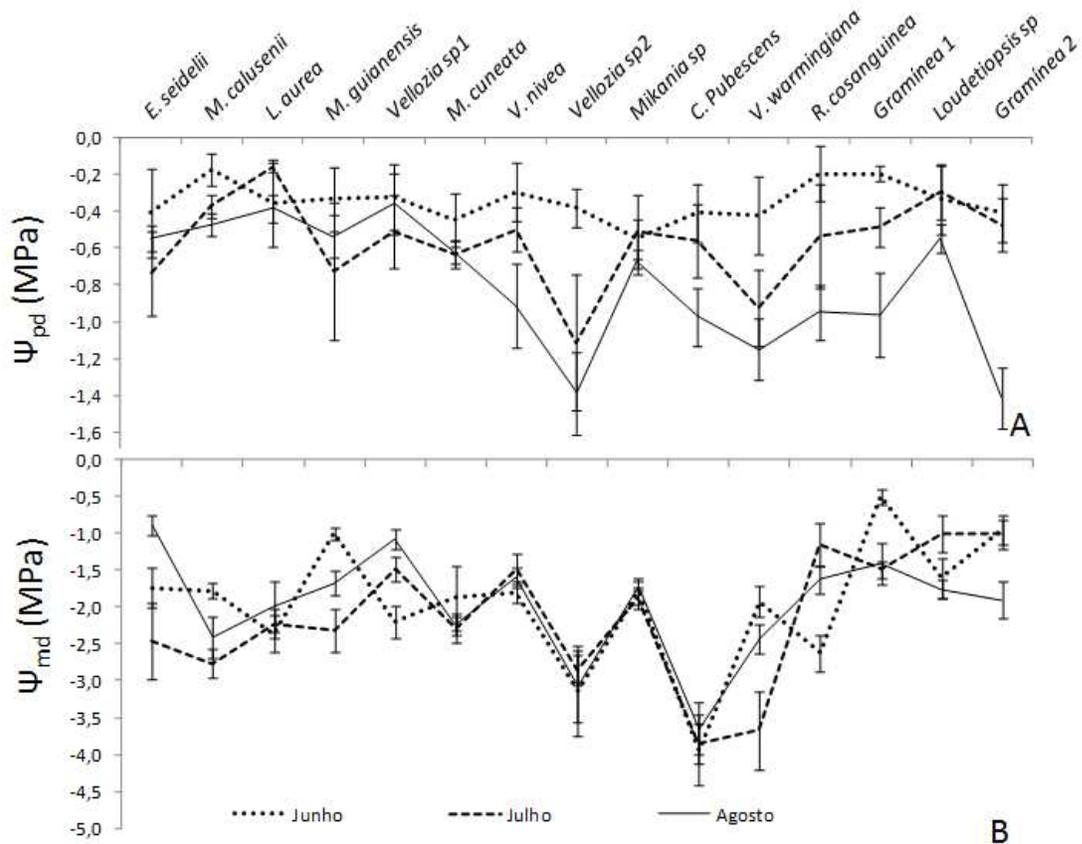


Figura 13. Potencial hídrico da madrugada (Ψ_{pd}) (A) e potencial hídrico do meio dia (Ψ_{md}) (B) de 15 espécies plantas de campo rupestres, Parque Nacional da Serra da Canastra - MG. Ordenamos as espécies no eixo x de acordo com os valores da composição isotópica de δD_{xii} . Da esquerda para a direita, as espécies que apresentam os valores mais negativos para os menos negativos. Deste modo, as plantas estão distribuídas pelas que apresentam as raízes mais profundas até as que apresentam as raízes mais superficiais. As linhas que ligam os pontos indicam os meses de junho (pontilhada), julho (tracejada) e agosto (contínua). Optamos por colocar essa linha ligando os pontos para facilitar a visualização gráfica da variação entre os meses estudados. A média é o ponto de intersecção entre a barra e a linha e as barras em cada ponto representam o desvio padrão.

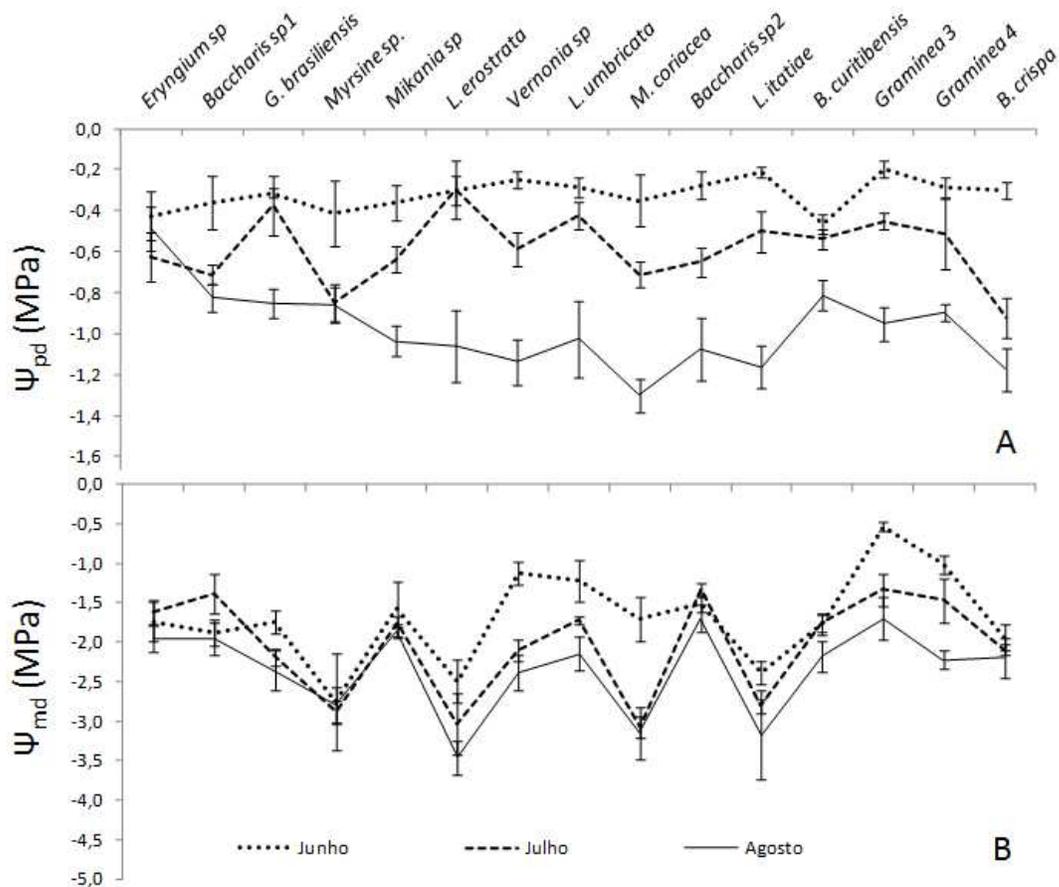


Figura 14. Média do potencial hídrico da madrugada (Ψ_{pd}) (A) e potencial hídrico do meio dia (Ψ_{md}) (B) de 15 espécies plantas de campo de altitude, Parque Estadual de Campos do Jordão, Serra da Mantiqueira. Ordenamos as espécies no eixo x de acordo com os valores da composição isotópica de δD_{xil} das plantas. Da esquerda para a direita, as espécies que apresentam os valores mais negativos para os menos negativos. Deste modo, as plantas estão distribuídas pelas que apresentam as raízes mais profundas até as que apresentam as raízes mais superficiais. As linhas que ligam os pontos indicam os meses de junho (pontilhada), julho (tracejada) e agosto (contínua). Optamos por colocar essa linha ligando os pontos para facilitar a visualização gráfica da variação entre os meses estudados. A média é o ponto de intersecção entre a barra e a linha e as barras em cada ponto representam o desvio padrão.

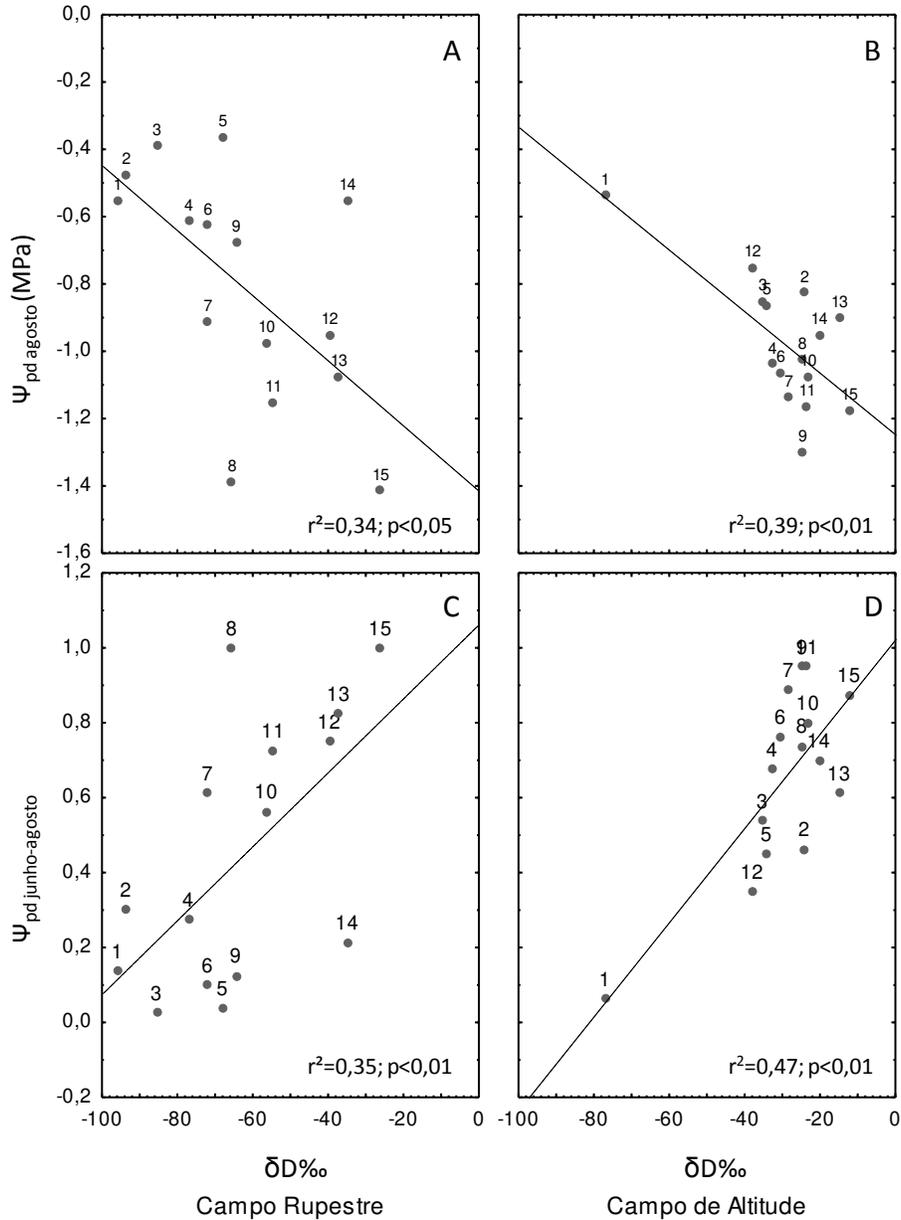


Figura 15. Relações entre a profundidade do sistema radicular (δD_{xil}) e o potencial hídrico da madrugada (Ψ_{pd}) do mês de agosto e entre a variação do potencial hídrico da madrugada (Ψ_{pd}) nos meses de junho e agosto para 15 espécies de plantas de campo rupestre no Parque Nacional Serra da Canastra - MG (A e C) e 15 espécies de plantas de campos de altitude no Parque Estadual de Campos do Jordão, Serra da Mantiqueira – SP (B e D). Cada ponto é a média aritmética da composição isotópica do δD da água do xilema das plantas no auge da estação seca. A linha contínua representa uma reta ajustada da regressão linear entre variáveis. Os números indicam as espécies que foram estudadas nessa pesquisa, e a legenda de cada número encontra-se na tabela 1.

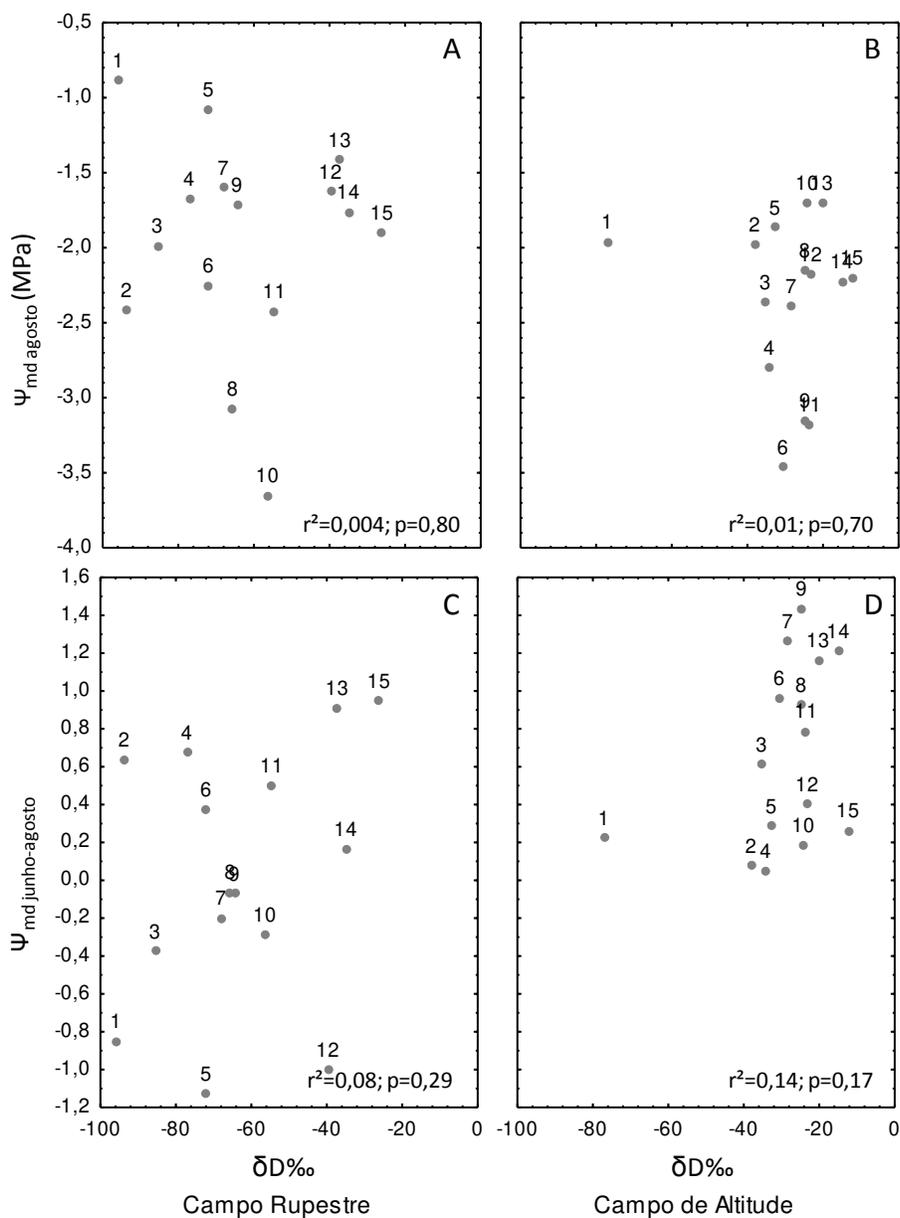


Figura 16. Relações entre a profundidade do sistema radicular (δD_{xil}) e o potencial hídrico do meio dia (Ψ_{md}) do mês agosto e entre a variação do potencial hídrico do meio dia (Ψ_{md}) nos meses de junho e agosto para 15 espécies de plantas de campo rupestre no Parque Nacional Serra da Canastra - MG (A e C) e 15 espécies de plantas de campos de altitude no Parque Estadual de Campos do Jordão, Serra da Mantiqueira - SP (B e D). Cada ponto é a média aritmética da composição isotópica do δD da água do xilema das plantas no auge da estação seca. A linha contínua representa uma reta ajustada da regressão linear entre variáveis. Os números indicam as espécies que foram estudadas nessa pesquisa, e a legenda de cada número encontra-se na tabela 1.

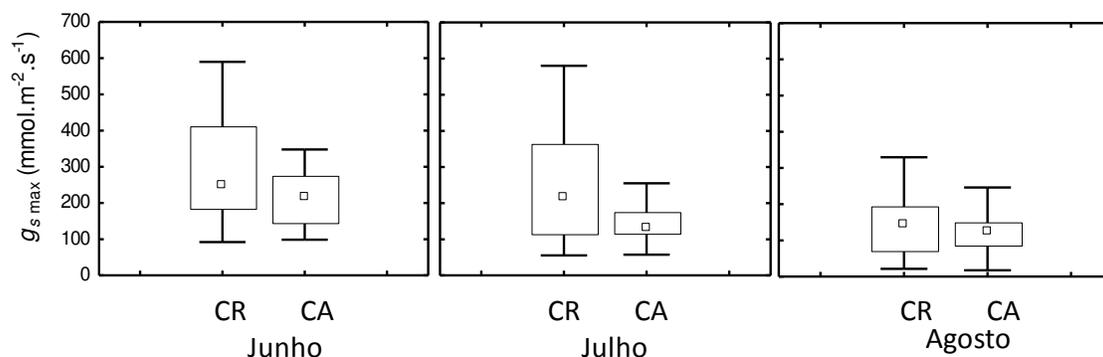


Figura 17. Condutância estomática máxima ($g_{s \max}$) para a comunidade de plantas de campo rupestre (CR), Parque Nacional Serra da Canastra - MG e da comunidade de plantas de campo de altitude (CA), Parque Estadual de Campos do Jordão, Serra da Mantiqueira - SP. Essas medidas foram feitas no intervalo das 8h30 as 10h30 da manhã. O ponto central representa a mediana dos valores de $g_{s \max}$ de todos os indivíduos de cada comunidade medidos de junho a agosto de 2012. Os limites das caixas representam a amplitude interquartil e as barras os valores extremos. Os resultados dos testes estatísticos estão representados na tabela 4

Tabela 4. Resultados da análise de variâncias (ANOVA) comparando as médias de $g_{s \max}$ do campo rupestre, Parque Nacional Serra da Canastra - MG e do campo de altitude, Parque Estadual de Campos do Jordão – SP, nos meses de junho a agosto de 2012 (Figura 17). Estão mostrados os graus de liberdade do fator (gl), os quadrados médios (QM), o valor de F de cada fator e o nível de significância p.

Fator	gl	QM	F	p
$g_{s \max}$ comunidade	1	90,7	8,14	0,005
$g_{s \max}$ mês	2	158,1	14,21	0,001
$g_{s \max}$ comunidade*mês	2	12,7	1,14	0,323

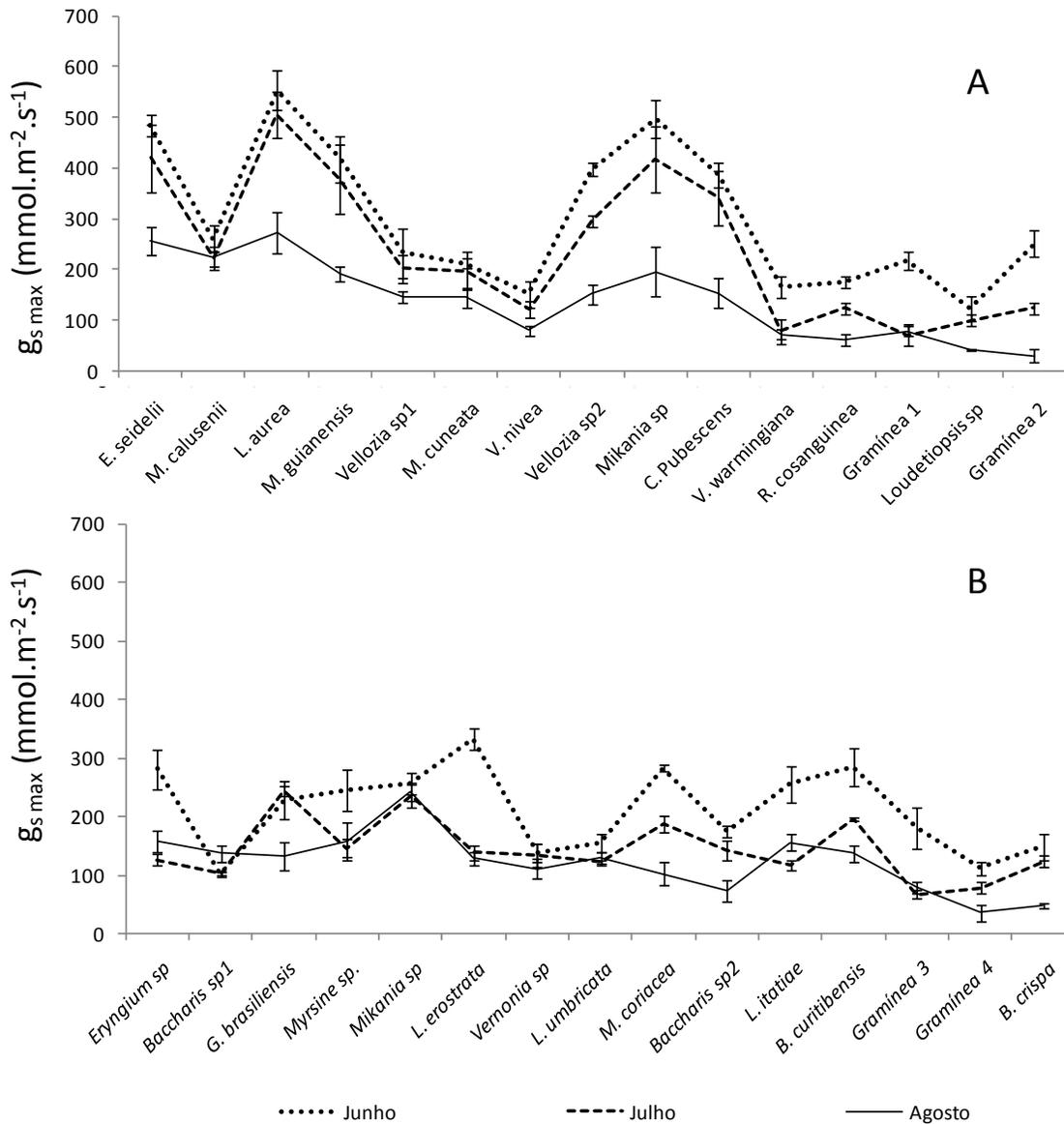


Figura 18. Condutância estomática máxima ($g_s \text{ max}$) de 15 espécies de campo rupestre, Parque Nacional da Serra da Canastra – MG (A) e de campo de altitude, Parque Estadual de Campos do Jordão, Serra da Mantiqueira – MG (B). Ordenamos as espécies no eixo x de acordo com os valores da composição isotópica de $\delta D\text{‰}$ do xilema das plantas. Da esquerda para a direita, as espécies que apresentam os valores mais negativos para os menos negativos. Deste modo, as plantas estão distribuídas pelas que apresentam as raízes mais profundas até as que apresentam as raízes mais superficiais. As linhas que ligam os pontos indicam os meses de junho (pontilhada), julho (tracejada) e agosto (contínua). Optamos por colocar essa linha ligando os pontos para ficar fácil à visualização gráfica da variação entre os meses estudados. A média é o ponto de intersecção entre a barra e a linha e as barras em cada ponto representa o desvio padrão.

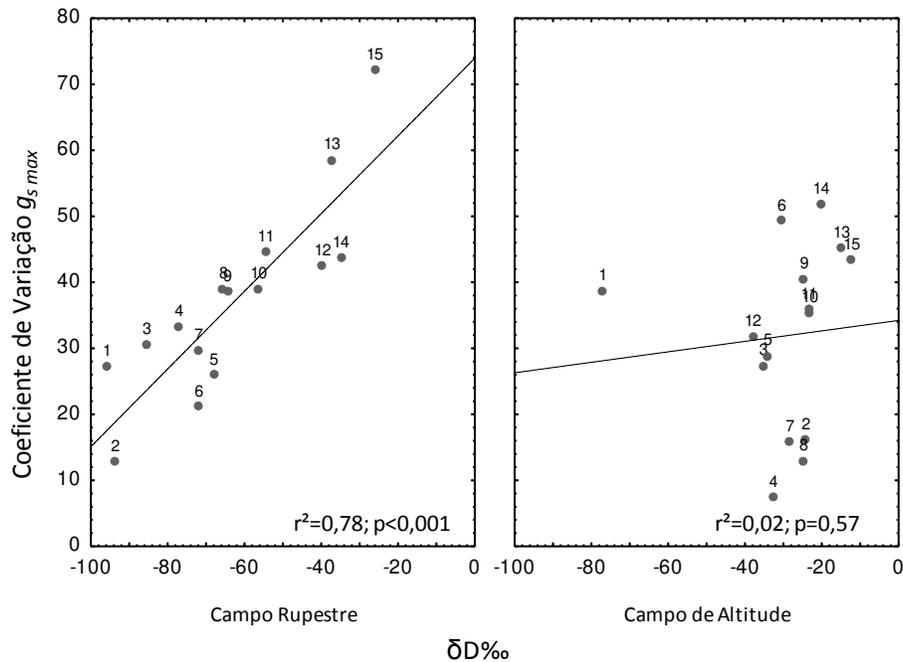


Figura 19. Correlação entre a profundidade do sistema radicular (δD_{xil}) e coeficiente de variação da condutância máxima $g_{s \max}$ considerando os valores medidos entre os meses de junho, julho e agosto de 2012 para 15 espécies de plantas de campo rupestre no Parque Nacional da Serra da Canastra - MG (A) e 15 espécies de plantas de campos de altitude no Parque Estadual de Campos do Jordão, Serra da Mantiqueira – SP (B). Cada ponto representa a média aritmética da composição isotópica de $\delta D_{\text{‰}}$, do xilema das plantas coletadas no auge da estação seca. No eixo y, o coeficiente de variação da $g_{s \max}$ nos três meses avaliados obtido pela razão entre o desvio padrão e a média aritmética de cada espécie. A linha contínua representa uma reta ajustada pela regressão linear entre as duas variáveis. Os números indicam as espécies que foram estudadas nessa pesquisa, e a legenda de cada número encontra-se na tabela 1. Apenas o campo rupestre apresentou uma relação entre essas variáveis.

7. Referências Bibliográficas

- Alonso A.A. & Machado S.R. (2007). Morphological and developmental investigations of the underground system of *Erythroxylum* species from Brazilian cerrado. *Australian Journal of Botany*, 55:749-758.
- Araya Y.N. Silvertown J., Gowing D.J., McConway K.J., Linder H.P. & Midgley G. (2010). A fundamental, eco-hydrological basis for niche segregation in plant communities. *New Phytologist* 189:253-258.
- Apezato-da-Gloria, B. (2003). Morfologia de sistemas subterrâneos, histórico e evolução do conhecimento no Brasil. A.S. Pinto. Piracicaba-SP.
- Bartelheimer M., Gowing D. & Silvertown J. (2010). Explaining hydrological niches: the decisive role of below-ground competition in two closely related *Senecio* species. *Journal of Ecology* 98:126-136.
- Benjamin, L. (2004). Development of a local meteoric water line for southeastern Idaho, western Wyoming, and south central Montana. U.S Geological Survey, Scientific Investigations Report 2004-5126.
- Benites V.M., Caiafa A.N., Mendonça E.S., Schaefer C.E. & Ker J.C. (2003). Solos e vegetação nos complexos rupestres de altitude da Mantiqueira e do Espinhaço. *Floresta e Ambiente* 10(1):76-85.
- Bhaskar R. & Ackerly D.D. (2006). Ecological relevance of minimal seasonal water potentials. *Physiologia Plantarum* 127:353-359.
- Blondel, J. (2003). Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* 100:223-231.
- Breshears D.D., Myers O.B. & Barnes F.J. (2009). Horizontal heterogeneity in the frequency of plant available water with woodland intercanopy-canopy vegetation patch type rivals that occurring vertically by soil depth. *Ecohydrology* 2:503-519.
- Casper B.B. & Jackson, R.B. (1997). Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 545–570.
- Cain, S.A. (1950). Life-form and phytoclimate. *The Botanical Review*, 16(1):1-32.
- Chapin III F.S., Matson P.A. & Mooney, H.A. (2002). Principles of terrestrial ecosystem ecology. New York: Springer-Verlag.
- Chesson P., Gebauer R.L.E., Schwinning S., Huntly N., Wiegand K., Ernest M.S.K., Sher A., Novoplansky A. & Weltzin J.F. (2004). Resource pulse, species interactions and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia* 141:236-253.

- Choat B., Jansen S., Brodribb, T.J., Cochard H., Delzon S., Bhaskar R., Bucci S.J., Feild T.S., Gleason S.M., Hacke U.G., Jacobsen A.L., Lens F., Maherali H., Martínez-Vilalta J., Mayr S., Mencuccini M., Mitchell P.J., Nardini A., Pittermann J., Pratt R.B., Sperry J.S., Westoby M., Wright I.J., & Zanne, A.E. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491:752-755.
- Crawley M.J. (1997). *Plant Ecology*. Blackwell Science. Oxford
- Dawson T.E. (1998). Fog in the redwood forest: ecosystem inputs and use by plants. *Oecologia* 117:476-485.
- Dawson T.E., Mambelli S., Plamboeck, A.H., Templer P.H. & Tu K.P. (2002). Stable isotopes in plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:507-559.
- Díaz F.R. & López F.J.B. (2007). *Bioestadística*. Thomson
- Donovan L.A., Grisé D.J., West J.B., Pappert R.A., Alder N.N., & Richards J.H. (1999). Predawn disequilibrium between plant and soil water potentials in two cold-desert shrubs. *Oecologia* 120:209–217.
- Donovan L.A., Linton M.J. & Richards J.H. (2001). Predawn plant water potential does not necessarily equilibrate with soil water potential under well-watered conditions. *Oecologia* 129:328–335.
- Donovan L.A., Richards J.H. & Linton M.J. (2003). Magnitude and mechanism of disequilibrium between predawn plant and soil water potential. *Ecology* 84(2)463:470.
- Eamus D. (1999). Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *TREE* 4:11-16.
- Edwards E.J. & Smith S.A. (2010). Phylogenetic analyses reveal the shady history of C4 grasses. *PNAS*, 107:2532-2537.
- Ehleringer J.R., Phillips S.L., Schuster W.S.F. & Sandquist D.R. (1991). Differential utilization of summer rains by desert plants. *Oecologia* 88: 430-434.
- Ehleringer J.R. & Dawson, T.E. (1992). Water uptake by plants: perspectives from stable isotope composition. *Plant, Cell & Environment* 15:1073-1082.
- Ehleringer J.R., Roden J. & Dawson T.E. (2000). Assessing ecosystem-level water relations through stable isotope analyses. In: O.E. Sala, R.B. Jackson, H.A. Mooney and R.W. Howarth [eds.], *Methods in Ecosystem Science*. Springer-Verlag, New York.

- Eller C.B. (2012). A importância da neblina nas relações hídricas e no desempenho ecofisiológico de *Drimys brasiliensis* Miers (Winteraceae). Campinas: Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 2012. Dissertação de mestrado.
- Ferri M. (1944). Transpiração de plantas permanentes dos cerrados. Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letr. USP Botânica 4:159–224.
- Fisher D.T. & Still C.J (2007). Evaluating patterns of fog water deposition and isotopic composition on the California Channel Islands. Water Resource Research 43, W04420, doi:10.1029/2006WR005124.
- Filella I. & Peñuelas J. (2003). Partitioning of water and nitrogen in co-occurring Mediterranean woody shrub species of different evolutionary history. Oecologia 137:51-61.
- Franco A.C (2002). Ecophysiology of woody plants in The cerrados of Brazil Columbia University Press, New York.
- Franco A.C., Bustamante M., Caldas L.S., Goldstein G., Meinzer F.C., Kozovits, A.R., Rundel P. & Coradin V.T.R. (2005) . Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. Trees 19:326-335.
- Goldstein G., Meinzer F.C., Bucci S.J., Scholz F.G. Franco A.C. & Hoffmann W.A. (2008). Water economy of neotropical savanna trees: six paradigms revisited. Tree Physiology 28:395-404.
- Gonfiantini R. (1978). Standards for stable isotope measurements in natural compounds. Nature, 271:534-536.
- Graig H. (1961). Isotopic variations in meteoric waters. Science 133:1702-1703.
- Groom P.K. (2004). Rooting depth and plant water relations explain species distribution patterns within a sandplain landscape. Functional Plant Biology 31:423-428.
- Hacke U.G., Sperry J.S., Pockman W.T., Davis S.D. & McCulloh (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. Oecologia 126:457-461.
- IBDF - Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal (1981). Plano de manejo. Parque Nacional da Serra da Canastra. IBDF, Brasília.
- Jackson P.C., Meinzer F.C., Bustamante M., Goldstein G., Franco A., Rundel P.W., Caldas L., Iglér E., & Causin F. (1999). Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. Tree Physiology 19: 717-724.

- Jackson R.B., Canadell J., Ehleringer J.R., Mooney, H.A., Sala, O.E. & Schulze, E.D. (1996) A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* 108:389-411.
- Jackson R.B., Sperry J.S. & Dawson T.E. (2000). Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. *Trend in Plant Science* 5(11):482-488.
- Jacobi C.M., Carmo F.F., Vincent, R.C. & Stehmann, J.R. (2007). Plant communities on ironstone outcrops: a diverse and endangered Brazilian ecosystem. *Biodiversity and Conservation* 16:2185-2200.
- Jones H.G. (1992). *Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology*. Second Edition. Cambridge University Press, 85 p.
- Kukowski K.R., Schwinning S., & Schwartz B.F. (2012). Hydraulic responses to extreme drought conditions in three co-dominant tree species in shallow soil over bedrock. *Oecologia* 10.1007/s00442-012-2466-x.
- Lambers H., Chapin F.S. & Pons T.J. (1998). *Plant Physiological Ecology*. Springer Science + BusinessMedia, LLC
- Larcher W. (2000). *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos, RIMA.
- Le Roux X., Bariat T. & Mariotti A. (1995). Spatial partitioning of the soil water resource between grass and shrub components in a West African humid savanna. *Oecologia* 104:147-155.
- Leuschner C. (2000). Are high elevation in tropical mountains arid environment for plants? *Ecology* 81:1425-1436.
- Lima A.L. (2010). O papel ecológico da neblina e a absorção foliar de água em três espécies lenhosas de matas nebulares, SP-Brasil. Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas-SP, Brasil.
- Ludwig F., Dawson T.E., Prins H.H.T., Berendse F. & Kroon H. (2004). Below-ground competition between trees and grasses may overwhelm the facilitative effects of hydraulic lift. *Ecology Letters* 7:623-631.
- McDowell N.G., Pockman W.T., Allen C.D., Breshears D.D., Cobb N., Kolb T., Plaut J., Sperry J., West A., Williams D.G. & Yezzer E.A. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 178:719-739.
- McDowell N.G. (2011). Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology*, 155:1051-1059.

- McKane R.B., Johnson L.C., Shaver G.R., Nadelhoffer K.J., Rastetter, E.B., Fry, B., Giblin, A.E., Kielland K., Kwiatkowski B.L., Laundre., J.A. & Murray, G. (2002). Resource based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. *Nature* 415: 68-71.
- Meinzer F.C., Andrade J.L., Goldstein G., Holbrook N.M., Cavelier J. & Wright S.J. (1999). Partitioning of soil water among canopy trees in a seasonally dry tropical forest. *Oecologia* 121:293-301.
- Meireles L.D., Sheperd, G.J. & Kinoshita, L.S. (2008). Variações na composição florística e na estrutura fitossociológica de uma floresta ombrófila densa alto-montana na Serra da Mantiqueira, Monte Verde, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 31(4):559:574.
- Niinemets U. (2010). Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management*, 260:1623-1639.
- Nippert J.B. & Knapp A.K. (2007). Soil water partitioning contributes to species coexistence in tallgrass prairie. *Oikos* 116:1017-1029.
- Oliveira R.S. (2005). Comparative water use and water acquisition strategies of trees from the Brazilian Cerrado and Amazônia. California, USA: University of California Berkeley California USA. Doctor's Thesis..
- Oliveira R.S., Dawson T.E., Burgess S.S.O & Nepstad D.C. (2005). Hydraulic redistribution in three Amazonian trees. *Oecologia* 145:354-363.
- Oren R., Sperry J.S., Katul G.G., Pataki D.E., Ewers B.E., Phillips N. & Schafer K.V.R. (1999). Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal conductance to vapor pressure deficit. *Plant, Cell and Environment* 22:1515-1526.
- Peñuelas J., Terradas J. & Lloret F. (2011). Solving the conundrum of the plant coexistence: water in space and time matters most. *New Phytologist* 189:5-8.
- Phillips, D.L. and J.W. Gregg. (2001). Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia* 127: 171-179.
- Pohl M., Stroude R., Buttler A. & Rixen C. (2011). Functional traits and root morphology of alpine plants. *Annals of Botany* 108:537-545.
- Poot P. & Lambers H. (2008). Shallow-soil endemics: adaptive advantages and constraints of a specialized root-system morphology. *New Phytologist* 178:371-381.

- Reich P.B., Walters, M.B. & Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. (1997). From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 94:13730-13734.
- Rosado B.H.P., Oliveira R.S., Joly C.A., Aidar M.P.M. & Burgess, S.S.O. (2012). Diversity in nighttime transpiration behavior of woody species of the Atlantic Rain Forest, Brazil. *Agricultural and Forest Meteorology* 158:13-20.
- Rossatto D.R., Sternberg, L.S.L & Franco, A.C. (2012). The partitioning of water uptake between growth forms in Neotropical savanna: do herbs exploit a third water source niche? *Plant Biology*
- Santana O.A., Junior O.A.C., Gomes R.A.T., Junior A.F.C., Souza V.V., Oliveira S.N., Freitas L.F., Guimarães R.F. & Martins E.S. (2011). Inventário das espécies vegetais na Serra da Canastra, Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. *Espaço & Geografia* 14(1):53-77.
- Sarmiento G. & Monasterio M., (1983). Life forms and phenology. In Bourliere F, (eds.), *Ecosystems of the world XIII. Tropical Savannas*. Elsevier, Amsterdam, p. 79-108
- Scarano F.B. (2007). Rock outcrop vegetation in Brazil: a brief overview. *Revista Brasileira de Botânica* 30:561-568.
- Schenk H.J. & Jackson R.B. (2002). The global biogeography of roots. *Ecological Monographs* 72(3):311-328.
- Schenk H.J (2006) Root competition: beyond resource depletion. *Journal of Ecology* 94:725-739.
- Scholz F.G, Bucci S.J., Goldstein G., Meinzer F.C., Franco A.C. & Miralles-Wilhelm F. (2007). Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissue in neotropical savanna trees. *Plant, Cell and Environment* 30:236-248.
- Scholz F.G., Bucci S.J., Arias, N., Meinzer, F.C. & Goldstein, G. (2012). Osmotic and elastic adjustment in cold desert shrubs differing in rooting depth: coping with drought and subzero temperatures. *Oecologia*
- Schwinning S., Davis K., Richardson L. & Ehleringer J.R. (2002). Deuterium enriched irrigation indicates different forms of rain use in shrub/grass species of the Colorado Plateau. *Oecologia* 130:345-355.
- Schwinning S. (2010). The ecohydrology of roots in rocks. *Ecohydrology* 3:238-245.
- Sharitz R.R. & McCormick J.F. (1973). Population dynamics of two competing annual plant species. *Ecology* 54:723-740.

- Silveira M.F. (2010). Rubiaceae-Rubioideae Verdc, do Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. Campinas: Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas. Dissertação de mestrado.
- Silvertown J., Dodd M.E., Goiwng D.J.D. & Mountford J.O. (1999). Hidrologically defined niches reveal a basis for species richness in plant communities. *Nature* 400:61-63.
- Silvertown J. (2004). Plant coexintence and niche. *TREE*, 19:605-611.
- Souza A., Moraes M.G. & Ribeiro R.C.L.F. (2005). Gramíneas do cerrado: carboidratos não estruturais e aspectos ecofisiológicos. *Acta Botanica Brasilica* 19(1):81-90.
- Souza R.P.M. (2008). Estrutura da comunidade arbórea de trechos de florestas de Araucária no estado de São Paulo, Brasil. Piracicaba, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. Dissertação de mestrado.
- Sperry J.S., Hacke U.G., Oren R., & Comstock J.P. (2002). Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell and Environment* 25:251-263.
- Stratton L., Goldstein G. & Meinzer F.C. (2000). Temporal and spatial partitioning of water resources among eight woody species in a Hawaiian dry forest. *Oecologia* 124: 309-317.
- Tilman D. (1997). Mechanisms of plant competition. *Plant Ecology*. Blackwell Science, Oxford, England.
- Walker B.H. & Noy-Meir I. (1982). Aspects of the stability and the resilience of savanna ecosystems. In *Ecology of Tropical Savannas*. Eds. B.J. Huntley & B.H. Walker. Ecological Studies 42, Springer-Verlag, Berlin.
- Walter H. (1971). Ecology of tropical and subtropical vegetation. Oliver and Boyd, Edinburgh, UK.
- Ward D., Wiegand K. & Getzin S. (2012). Walter's two layer hypothesis revisited: back to the roots! *Oecologia* DOI 10.1007/s00442-012-2538-y.
- Weltzin J.F. & G.R. McPherson. (1997). Spatial and temporal soil moisture resource partitioning by trees and grasses in a temperate savanna, Arizona, USA. *Oecologia* 112:156-164.
- Westoby M. & Wright I.J. (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *TREE*, 21:261-268.

Westoby M., Falster D.S., Moles A.T., Vesk P.A. & Wright I.J. (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 33:125-159.

Zwieniecki M.A., Newton M. (1995). Roots growing in rock fissures—their morphological adaptation. *Plant and Soil* 172: 181–187.