

UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ  
CENTRO DE CIÊNCIAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

ANA CAROLINA PETISCO DE SOUZA

DIFERENÇAS DE BROTAMENTO FOLIAR ENTRE  
PLANTAS JUVENIS E ADULTAS EM ESPÉCIES DE CAATINGA COM MADEIRAS DE  
DENSIDADES CONTRASTANTES

Fortaleza  
2016

ANA CAROLINA PETISCO DE SOUZA

DIFERENÇAS DE BROTAMENTO FOLIAR ENTRE  
PLANTAS JUVENIS E ADULTAS EM ESPÉCIES DE CAATINGA COM MADEIRAS DE  
DENSIDADES CONTRASTANTES

Monografia apresentada ao curso de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para a obtenção do Título de Bacharel em Biologia.

Orientador: Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa.

Fortaleza

2016

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação  
Universidade Federal do Ceará  
Biblioteca de Ciências e Tecnologia

- 
- S713d Souza, Ana Carolina Petisco de.  
Diferenças de brotamento foliar entre plantas juvenis e adultas em espécies de caatinga com madeiras de densidades contrastantes. / Ana Carolina Petisco de Souza. – 2016.  
28 f. : il.; color.
- Monografia (Graduação) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Departamento de Biologia, Curso de Ciências Biológicas, Fortaleza, 2016.  
Orientação: Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa.
1. Fenologia vegetal. 2. Ciências biológicas. 3. Caatinga - Plantas. I. Título.

---

CDD 570

ANA CAROLINA PETISCO DE SOUZA

DIFERENÇAS DE BROTAMENTO FOLIAR ENTRE  
PLANTAS JUVENIS E ADULTAS EM ESPÉCIES DE CAATINGA COM MADEIRAS DE  
DENSIDADES CONTRASTANTES

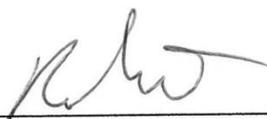
Monografia apresentada ao curso de  
Ciências Biológicas da Universidade  
Federal do Ceará, como requisito parcial  
para a obtenção do Título de Bacharel em  
Biologia.

Aprovada em 05/02/2016.

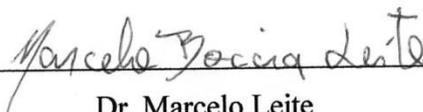
BANCA EXAMINADORA



Prof. Dr. Rafael Carvalho Costa (Orientador)  
Universidade Federal do Ceará (UFC)



Prof. Dra. Roberta Boscaini Zandavalli  
Universidade Federal do Ceará (UFC)



Dr. Marcelo Leite  
PPGERN (UFC)

## AGRADECIMENTOS

Ao concluirmos etapas da vida devemos olhar para trás e agradecer àqueles que, de alguma forma, fizeram parte dessa caminhada.

A Deus, por me conceder Mentores que me orientaram e confortaram.

Ao professor Rafael Carvalho da Costa, pela paciência, amizade, sabedoria e orientação ao longo do desenvolvimento desde trabalho.

A minha primeira orientadora, Maria Izabel Gallão, por me ajudar nos primeiros passos dentro da academia.

A todos os professores que fizeram parte dessa jornada.

Aos servidores da Fazenda Experimental Vale do Curu por toda a simpatia e o suporte concedidos durante as visitas ao campo.

Aos amores da minha vida: pais, irmãos, vó e Nina, pelo apoio e amor incondicionais, por rirem e chorarem comigo. Tudo com eles, nada sem eles.

A minha cunhada Marina, pela preocupação nos últimos dias de trabalho.

Aos meus queridos amigos e companheiros de campo Eliêta e Demontier por não me deixarem sozinha, e em especial ao Gabriel por todo o suporte, amor, conselhos e amizade.

Ao Ronaldo César, pela paciência e disponibilidade em me ajudar com estatística.

Aos amigos de infância Bryan, Renato, Murilo e Priscilla e a meus colegas de curso pelos bons momentos, em especial a Aryelli, Ednardo, Ênio, Ruthe, Gleicyanne e Iago. Amo vocês!

Ao Jorge Alberto amigo de todas as horas.

## RESUMO

Em florestas estacionais temperadas o brotamento foliar adiantado de plantas juvenis tem sido documentado em espécies que têm vantagens adaptativas proporcionadas pelo escape de sombreamento e herbivoria decorrentes desse comportamento. Em florestas estacionais tropicais, o mesmo não foi observado, mas a intensa herbivoria e o sombreamento na estação chuvosa são fatores limitantes que poderiam ser superados com o adiantamento do brotamento foliar. Devido à restrição hídrica ao brotamento antecipado, esse comportamento é esperado em espécies que possuem formas de reserva d'água. Assim, foi suposto que plantas jovens estariam sujeitas a um sombreamento comparável a outras regiões onde a luz é limitante, e aqueles de espécies que possuem capacidade de reservar água brotariam antecipadamente, respondendo a gatilhos fenológicos diferenciados das plantas adultas. Para verificar essas ideias, foi estudado o ambiente de luz, a fenologia foliar e sua relação com variáveis meteorológicas de vinte indivíduos adultos e vinte juvenis de *Cochlospermum vitifolium* (baixa densidade de madeira) e *Poincianella bracteosa* (alta densidade de madeira) em uma floresta estacional tropical. Fotos hemisféricas foram realizadas ao nível das plantas juvenis e a média de abertura de dossel foi comparada a outros tipos de vegetação. O brotamento e a expansão foliar foram acompanhados durante dez semanas na transição entre o período seco e chuvoso, as diferenças das datas médias em que cada indivíduo apresentou cada fenofase foram testadas e foram realizados testes de correlação com variáveis meteorológicas. A abertura de dossel variou amplamente durante o período seco e chuvoso e o sombreamento do período chuvoso é comparável a outras regiões onde a luz é limitante. Ambas as espécies brotaram durante a estação seca, com indivíduos de *C. vitifolium* brotando antes e a assincronia no brotamento foliar entre classes foi identificada apenas nos indivíduos juvenis de *P. bracteosa*. Não houve diferenças na data média de expansão foliar entre adultos e juvenis das duas espécies, e *C. vitifolium* levou mais tempo para expandir suas folhas. Juvenis de *P. bracteosa* demonstram possível escape de sombreamento, o que não ocorre para *C. vitifolium*, pois ambas as classes são precoces. Os mecanismos que tornam possível o brotamento na seca por parte de *P. bracteosa* não estão claros e é necessário serem investigados.

**Palavras-chave:** Escape de sombreamento. Fenologia foliar. Gatilhos fenológicos.

## ABSTRACT

In seasonal temperate forests early budding juvenile plants have been documented in species that have adaptive benefits of the shading escape and herbivory currents this behavior. In tropical seasonal forests, the same was not observed, but the intense herbivory and shading in the rainy season are limiting factors that could be overcome with early budding. Due to water restriction to early budding, this behavior is expected in species that have forms of reserve water. Thus, it was assumed that young plants would be subject to shading comparable to other regions where light is limiting, and those species that have the capacity to store water sprout in advance, responding to different phenological triggers of adult plants. To check these ideas, we studied the light environment, leaf phenology and its relationship with meteorological variables of twenty adults and twenty juvenile *Cochlospermum vitifolium* (low wood density) and *Poincianella bracteosa* (high wood density) in a seasonal tropical forest. Hemispherical photos were taken at the level of juvenile plants and canopy opening average was compared to other types of vegetation. The budding and leaf expansion were followed for ten weeks in the transition between the dry and rainy season, the differences in average dates on which each individual presented each phenophase were tested and correlation tests were performed with meteorological variables. The opening canopy varied widely during the dry and rainy season and the rainy season shading is comparable to other areas where light is limiting. Both species sprouted during the dry season, with individuals of *C. vitifolium* sprouting before and asynchrony in the leaf budding between classes was identified only in juvenile individuals of *P. bracteosa*. There were no differences in the average date of leaf expansion between adults and juveniles of both species, and *C. vitifolium* took longer to expand its leaves. Juvenile *P. bracteosa* demonstrate possible shading escape, which does not occur for *C. vitifolium* because both classes are early. The mechanisms that make it possible to delay the budding by *P. bracteosa* are unclear and need to be investigated.

**Keywords:** Shade avoidance. Leaf phenology. Phenological triggers.

## SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	8
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	11
3.1 Área de estudo .....	11
3.2 Espécies estudadas.....	11
3.3 Coleta de dados.....	11
3.3.1 Fotos hemisféricas.....	11
3.3.2 Fenologia foliar .....	12
3.3.4 Dados Meteorológicos.....	12
3.5 Análise de dados .....	13
3.5.1 Fotos hemisféricas.....	13
3.5.2 Fenologia.....	13
3.5.3 Dados meteorológicos .....	13
4 RESULTADOS .....	15
4.1. Abertura de dossel. ....	15
4.2 Fenologia foliar.....	17
4.3 Correlações clima x fenologia .....	18
5 DISCUSSÃO.....	19
5.1 Sombreamento .....	19
5.2 Brotamento foliar .....	19
5.2.1 Adultos .....	19
5.2.2 Juvenis.....	20
5.3 Expansão foliar .....	22
6. CONCLUSÃO.....	23
REFERÊNCIAS .....	24

## 1 INTRODUÇÃO

A transição entre fenofases foliares é influenciada por mudanças em fatores bióticos e abióticos, que funcionam como gatilhos fenológicos (LIETH, 1974). Nas regiões de climas temperados combinações de temperaturas de inverno e primavera e, mais especificamente, das mudanças de fotoperíodo (BASLER & KÖRNER, 2012) são utilizados pela maioria das plantas lenhosas para controlar quando ocorrerá brotamento foliar na primavera (RICHARDSON & O'KEEFE, 2009; POLGAR & PRIMACK, 2011). Portanto, o alongamento dos dias, o aumento de temperatura e a disponibilidade da água nos solos (GROFFMAN et al., 2012), e o resfriamento mínimo ao final do inverno são estímulos para a quebra de dormência das gemas (CAFARRA & DONNELLY, 2011, BASLER & KÖRNER, 2012, LAUBE et al., 2014). O processo de expansão foliar na primavera pode levar várias semanas e o controle do brotamento foliar é importante para evitar congelamento de tecidos vegetais mais frágeis durante as temperaturas baixas do inverno (POLGAR & PRIMACK, 2011).

Em regiões tropicais estacionais a temperatura não é fator determinante para brotamento foliar (REICH & BORCHERT, 1984). Nessas regiões ocorrem períodos de seca que podem durar entre quatro a oito meses, dependendo da localização geográfica (SINGH & KUSHWAHA, 2005), e o brotamento foliar é fortemente influenciado pelas chuvas (REICH & BORCHERT, 1984; SINGH & KUSHWAHA, 2005; NANDA, MURTHY & SURESH, 2013). Isso porque o déficit hídrico limita a capacidade de manter a folhagem, sendo um melhor custo benefício brotar a cada estação chuvosa do que tolerar um período prolongado de baixo ganho de carbono (REICH, 1995). A influência da água fica clara quando em épocas normalmente secas surgem rápidos fluxos de formação e queda foliar após chuvas esporádicas (SILVEIRA, MARTINS & ARAÚJO, 2013). Por outro lado, pode haver variações entre espécies nas respostas de fenofases foliares devido à capacidade dos indivíduos de utilizar a água presente em solos profundos em regiões semiáridas (BORCHERT, 1994; WILLIAMS et al., 1997; CAMPANELLA & BERTILLER, 2010) e à resistência das folhas ao início do período seco (CAMPANELLA & BERTILLER, 2010).

Tanto nas regiões temperadas como tropicais, o enfoque tem sido em fenologia foliar de plantas adultas. Entretanto, plantas juvenis além de enfrentar os mesmos fatores limitantes das adultas, também sofrem com a restrição luminosa ao recrutamento e crescimento no interior da floresta (LIEFFERS et al., 1999; CHACÓN & ARMESTO, 2005). Em ambientes estacionais, essa restrição é proporcionada pelo fechamento do dossel ao longo da primavera e estação chuvosa em áreas de floresta contínua e, em clareiras, pelo recebimento de menos luz

e por menor tempo devido ao ângulo agudo de entrada da luz determinado pela altura do dossel e posição do sol no céu (CANHAM et al., 1990). Além disso, o ar quente e seco, a maior predação de insetos e maior quantidade de folhas com defensivos químicos da parte superior do dossel fazem com que as condições do sub-dossel sejam mais favoráveis aos herbívoros, representando outro fator limitante a ser enfrentado por indivíduos mais jovens (COLEY & BARONE, 1996).

A fenologia foliar de indivíduos jovens vem recebendo atenção, especialmente em regiões temperadas, por divergir em comparação aos adultos de mesma espécie, apresentando um brotamento foliar adiantado (SEIWA, 1998a,b, 1999; AUGSPURGER & BARLETT, 2003; AUGSPURGER, CHEESEMAN & SALK, 2005; RICHARDSON & O'KEEFE, 2009; VITASSE, 2013;). O comportamento permite aproveitar o período de luz antes do sombreamento completo, chamado de “escape do sombreamento”, resultando em produção aumentada de carbono; além de escape de herbivoria, garantindo a sobrevivência e crescimento de indivíduos jovens (SEIWA, 1998a,b; AUGSPURGER, CHEESEMAN & SALK, 2005; AUGSPURGER, 2008). Este adiantamento pode se ser de oito a 40 dias (SEIWA, 1988b; AUGSPURGER & BARLETT, 2003; AUGSPURGER, CHEESEMAN & SALK, 2005; VITASSE, 2013).

Apesar do escape de sombreamento ter sido extensamente observado nas regiões temperadas, os fatores que desencadeiam este tipo de comportamento ainda são amplamente discutidos. Uma das ideias é de que o adiantamento do brotamento foliar seria uma resposta dos indivíduos a variações dos microclimas ao longo do perfil vertical do dossel (AUGSPURGER & BARLETT, 2003) e que o adiantamento do brotamento diminuiria conforme o jovem se tornasse adulto e atingisse a camada superior do dossel (SEIWA, 1998 a,b). Por outro lado, outros estudos têm encontrado evidências de que o adiantamento faz parte de uma programação ontogenética definida endogenamente, ocorrendo independentemente de variações de luz sob o dossel, em clareiras e bordas, (AUGSPURGER, CHEESEMAN & SALK, 2005) e altura (VITASSE, 2013). Seja a resposta plástica ou ontogenética, os limiares de temperatura e fotoperíodo necessários para quebra de dormência de gemas podem variar de espécie para espécie (CAFARRA & DONNELLY, 2011; LAUBE et al., 2014). Portanto, o nível de antecipação deve estar relacionado com o equilíbrio entre os benefícios do escape de sombreamento (SEIWA, 1998a; AUGSPURGER, CHEESEMAN & SALK, 2005; AUGSPURGER, 2008), e os prejuízos causados por herbivoria (SEIWA, 1998a) e os riscos de congelamento (VITASSE, 2014).

Não existem estudos que testem diretamente a assincronia do brotamento foliar entre plantas juvenis e adultas co-específicas em florestas estacionais tropicais, provavelmente porque a luz dificilmente é considerada fator limitante em florestas estacionais secas. Porém, segundo Reich (1995), a restrição luminosa na estação chuvosa não só ocorre, como também afeta o desenvolvimento e a sobrevivência de plantas no sub-dossel. No período chuvoso, o crescimento de ervas, arbustos e o fechamento do dossel podem contribuir para que a luz chegue com intensidade reduzida ao nível do solo (SILVEIRA et al., 2012). Portanto, o brotamento foliar antecipado em relação ao início das chuvas em florestas estacionais tropicais pode resultar em maior ganho de carbono (REICH, 1995), além de também proporcionar uma forma de escape de herbivoria, que é considerada mais intensa nos trópicos que em regiões temperadas (COLEY & BARONE, 1996).

Há espécies de ambientes tropicais estacionais secos cuja fenologia foliar de indivíduos adultos não responde a padrões de chuvas e sim ao fotoperíodo e pequenas variações de temperatura, possivelmente por possuírem raízes profundas ou madeira de baixa densidade capaz de armazenar água (RIVERA et al, 2002; CHAPOTIN et al, 2006; LIMA & RODAL, 2010). Estas características conferem independência do período chuvoso para início de fenofases foliares, e podem favorecer o brotamento antecipado.

Assim propomos que o escape de sombreamento é adaptativo para espécies que armazenam água no caule em ambientes tropicais estacionais. Pode-se supor que os indivíduos jovens dessas espécies são capazes de praticar o escape de sombreamento, pois estariam sujeitos à restrição luminosa e teriam acesso a uma reserva de água nos períodos que antecedem o início das chuvas. Isso ocorreria por possuírem gatilhos diferenciados em relação aos adultos ou às espécies de alta densidade de madeira. Neste estudo, investigamos essas questões comparando uma espécie de baixa densidade de madeira, capaz de armazenar água no caule, com outra de alta densidade de madeira. Especificamente buscamos responder os seguintes questionamentos:

1. Indivíduos juvenis, em região de floresta estacional tropical experimentam, durante o período chuvoso, abertura de dossel comparável a outros tipos de vegetação sempre verde ou florestas temperadas onde a luz é limitante?
2. Indivíduos das espécies com baixa densidade de madeira apresentam antecipação do brotamento em relação aos adultos co-específicos?
3. Seria possível identificar gatilhos que expliquem possíveis diferenças na ocorrência de fenofases entre fases de desenvolvimento e espécies?

### 3 MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 Área de estudo

O estudo foi realizado na Fazenda Experimental Vale do Curú (FEVC), localizada na cidade de Pentecoste (03° 47' 34" S; 39° 16' 13" W), Ceará, em região de caatinga conservada (cerca de 40 anos de pousio), com precipitação média anual de 817,70 mm. O clima é definido como tropical quente semi-árido (IPECE, 2009) e a vegetação é denominada savana estépica arborizada (conforme IBGE, 2012) caracterizada por dois estratos: arbustivo-árboreo lenhoso superior denso com alturas entre cinco e dez metros e outro inferior, gramíneo-lenhoso, com predomínio de plantas herbáceas anuais que formam, no período chuvoso, um estrato de cerca de um metro.

#### 3.2 Espécies estudadas

Na área estudada, Oliveira et al. (2014) classificou as espécies lenhosas em grupos funcionais diferentes, fornecendo uma lista que nos permitiu escolher as espécies a serem estudadas conforme nossos objetivos. Duas espécies arbóreas pertencentes a grupos funcionais contrastantes, principalmente em termos de densidade de madeira, foram escolhidas para as observações fenológicas: *Poincianella bracteosa* (Tul.) L.P. (Fabaceae) - *Catingueira*, que possui densidade de madeira de 0,65 g cm<sup>3</sup> e comportamento decíduo com baixa longevidade foliar, perdendo-as no início da seca; e *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) (L.) Spreng (Bixaceae) – *Pacotê*, 0,20 g cm<sup>3</sup> de densidade e que possui comportamento decíduo (OLIVEIRA et al, 2014).

#### 3.3 Coleta de dados

##### 3.3.1 Fotos hemisféricas

Para quantificar a abertura do dossel, em maio e agosto, durante a estação chuvosa e seca respectivamente, foram realizadas fotografias hemisféricas com lente grande angular “olho de peixe” para cada indivíduo juvenil das duas espécies a fim de quantificar o sombreamento que cada planta experimenta durante o período chuvoso e o quanto pode ser vantajoso brotar antecipadamente. A câmera foi posicionada na altura da planta com o

auxílio de um tripé estável e nivelada com nível bolha e orientada com a parte superior voltada para o norte. Para evitar excesso de luminosidade nas imagens, que poderiam sobrestimar a abertura, as fotografias foram feitas nos períodos próximos ao amanhecer e ao entardecer (5h30 – 8h30 e 16h30 – 17h30, respectivamente). A partir das fotos, foi calculada para cada planta a porcentagem de abertura de dossel utilizando o programa Gap Light Analyser (GLA). Por último, realizou-se levantamento bibliográfico de artigos que continham dados de abertura de dossel em outros tipos de vegetação, tanto tropicais quanto temperadas, no período úmido, a fim de se montar uma tabela comparativa.

### 3.3.2 Fenologia foliar

Para investigar a fenologia foliar das espécies selecionadas, em uma área pré-delimitada de 100 x 50 m, subdividida em um grid de parcelas de 10 x 10 m, foram identificados e marcados com fitas coloridas 20 indivíduos adultos (DNS > 3cm) e 20 indivíduos juvenis, com alturas entre 0,5 e 1,0 m, de cada espécie. A fenodinâmica foliar dos 80 indivíduos foi acompanhada semanalmente, do fim da estação seca de 2014 (dezembro) ao início da estação chuvosa de 2015 (fevereiro), totalizando 10 semanas. Durante o processo, dois indivíduos jovens de *C. vitifolium* foram perdidos, não sendo possível terminar as observações destes. Em cada semana foi atribuída aos indivíduos uma das seguintes fenofases: (0) ausência de folhas, (1) brotamento foliar (gemas descamando, abrindo, exibindo a folha ou folha não expandida fora da gema) – pelo menos 20% das gemas em brotamento foliar (VITASSE, 2013) e (2) expansão foliar completa (folha aberta e desenvolvida) - pelo menos 2/3 das folhas completamente expandidas (AUGSPURGER, CHEESEMAN & SALK, 2005). Com o auxílio de binóculos e câmera fotográfica Canon Superzoom SX50, com zoom digital, registramos em que data cada indivíduo apresentou cada fenofase de acordo com as definições descritas acima.

### 3.3.4 Dados Meteorológicos

Para definir quais gatilhos são responsáveis pelo desencadeamento das fenofases, dados meteorológicos de precipitação (mm), temperatura (C°) e umidade relativa do ar (%) de Novembro/2014 a Fevereiro/2015 foram solicitados à Estação Meteorológica da FEVC. Também obtivemos registros de fotoperíodo com base na localidade estudada. Durante 2014,

a menor duração de dia aconteceu em Junho (11h54min) e a partir daí aumentou até o dia de maior duração, que aconteceu em Dezembro (12h20min). Em seguida, em Janeiro, os dias começaram a diminuir novamente. No último dia de observações a duração do dia foi de 12h14min.

### 3.5 Análise de dados

#### 3.5.1 Fotos hemisféricas

Com os resultados das aberturas de dossel obtidas pela análise por meio do GLA, foi calculada a média entre os 38 percentuais de abertura, não sendo possível realizar fotos de dois indivíduos perdidos, por espécie e por classe, e em seguida, calculado o desvio padrão. Com isso foi possível elaborar uma tabela comparativa da porcentagem de abertura de dossel média e sua amplitude deste estudo e de outros trabalhos em tipos de vegetação diferentes.

#### 3.5.2 Fenologia

Diferenças na data média de brotamento foliar foram testadas com ANOVA fatorial, entre classes (reprodutivos x juvenis) e espécies (*P. bracteosa* x *C. vitifolium*). Os dados para expansão foliar não atenderam aos pressupostos para a utilização de um teste paramétrico, portanto as diferenças foram analisadas com o teste de Mann-Whitney.

#### 3.5.3 Dados meteorológicos

Para verificar diferenças entre classes e espécies em gatilhos ambientais que desencadeiam as fenofases estudadas fizemos análises de correlação de Spearman entre o número de indivíduos apresentando as fenofases foliares em cada data de observação e variáveis meteorológicas de precipitação (mm), temperatura (C), umidade do ar (%) e fotoperíodo. As variáveis meteorológicas foram as seguintes: Precipitação do dia anterior, acumulada da semana anterior, máxima da semana anterior e média de dia da semana anterior. Temperatura e umidade relativa do ar máxima do dia anterior, máxima menos a mínima do dia anterior, máxima e mínima da semana anterior, média da semana anterior e máxima

menos a mínima da semana anterior. E, por fim, dia com duração máxima da semana anterior, dia com duração mínima da semana anterior e duração do dia anterior.

## 4 RESULTADOS

### 4.1. Abertura de dossel.

A média de abertura de dossel durante o período chuvoso foi 12,59% (amplitude: 6,7 a 19,47%), enquanto no período seco a média foi de 47,17% (amplitude: 36,11 a 58,92%). A diferença média entre o período seco e chuvoso foi de 34,58 %. No período chuvoso, para plantas de *C. vitifolium* a abertura média no período foi de 12,13%, (amplitude: 6,7 a 18,38%) e para plantas de *P. bracteosa* foi de 13,0% (amplitude: 8,72 a 19,47%). No período seco a média foi de 47,68%, (amplitude: 41,26 a 55,72%) para plantas de *C. vitifolium* e média de 46,71%, (amplitude: 36,11 a 58,92%) para *P. bracteosa* (Figura 1).

A diferença de abertura de dossel entre o período seco e chuvoso está exemplificada na Figura 2. Em comparação a outros tipos de vegetação, a média de abertura de dossel no período chuvoso na área deste estudo é menor que a maioria das áreas de cerrado e uma floresta temperada; e superior à maioria das florestas. Porém, quando comparada à amplitude, notamos que coincide amplamente com as amplitudes de variações encontradas em mata atlântica e florestas tropicais densas (Tabela 1).

Figura 1 Variações de abertura de dossel, a linha central representa a mediana e os pontos representam outliers, durante o período chuvoso e seco para *C. vitifolium* e *P. bracteosa*, em Pentecoste - CE.

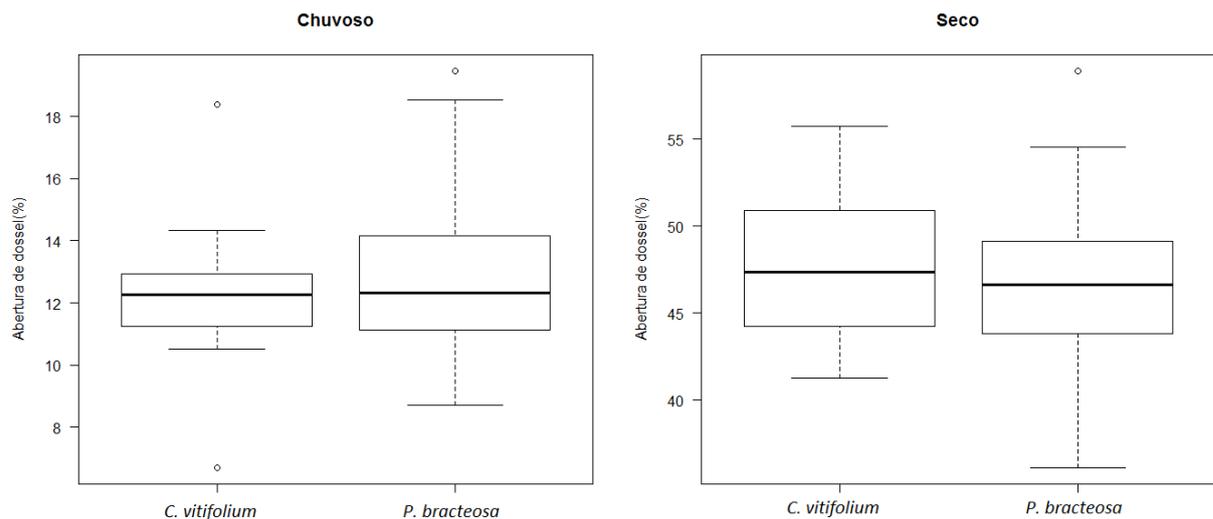


Figura 2 Fotos hemisféricas do dossel a menos de 1 m do solo no período seco (esq. 47,02%) e chuvoso (dir. 12,15%) na Fazenda Experimental Vale do Curu, em Pentecoste.



Tabela 1 Comparação entre a porcentagem de abertura de dossel (média, amplitude e medidas de dispersão), precipitação média anual (mm), tipo de vegetação (biomas), da Fazenda Experimental Vale do Curú, CE e estudos em outras regiões. Os estudos estão ordenados em uma sequência decrescente da média de abertura de dossel.

Estudo	Média de Abertura (%)	Amplitude (%)	Variação	Precipitação média anual (mm)	Tipo de vegetação	País
Miranda-Melo, Martins & Santos (2007)	29,4	-	-	1425	Cerrado	Brasil
Miranda-Melo, Martins & Santos (2007)	28,6	-	-	1425	Cerrado	Brasil
Silbernagel e Moeur (2001)	20,8	(10 - 30)	-	-	Floresta temperada	EUA
Miranda-Melo, Martins & Santos (2007)	19,6	-	-	1425	Cerrado	Brasil
Garcia et al. (2007)	16,7	-	1,61	-	Cerrado	Brasil
<b>Este estudo</b>	<b>12,59</b>	<b>(6,7 - 19,47)</b>	<b>2,6</b>	<b>817,70</b>	<b>Vegetação lenhosa decídua</b>	<b>Brasil</b>
Martins & Rodrigues (2002)	12,25	(8,7 – 17,3)	-	1381	Cerrado	Brasil
Zipperlen & Press (1996)	10,7	-	-	-	Floresta tropical densa	Malásia
Wenzel e Hampel (1998)	10	(0,2 - 28)	-	1100	Floresta tropical estacional	Argentina
Berg & Santos (2003)	9,91	(3,3 – 18,5)	-	1517	Cerrado	Brasil
Inácio & Jarenkow (2007)	9,3	(6,05 – 12,95)	1,8	1810	Mata atlântica	Brasil
Tolentino & Nunes (2008)	9,01	(6,47 – 13,32)	1,93	1000	Cerrado	Brasil
Nicotra et al. (1999)	6	-	-	-	Floresta Tropical densa	Costa Rica
Martins et al. (2008)	5,0	(0,71 –	-	-	Cerrado	Brasil

Molofsky & Fisher (1993)	4,9	14,11 (2,6 - 7)	1	-	Floresta Tropical mista	Panamá
Grove et al. (2000)	3,5	-	-	-	Floresta Tropical densa	Austrália
Poorter & Arets (2003)	3,5	(0,2 - 10,6)	-	1780	Floresta Tropical úmida	Bolívia
Trichon, Walter & Laumonier (1998)	2,8	(1,4 - 5,1)	1,7	-	Floresta Tropical densa	Indonésia
Chacón & Armesto (2005)	1	-	0,2	2120	Floresta Temperada	Chile
Portela & Santos (2007)	11,52*	-	-	1400	Mata atlântica	Brasil
Portela & Santos (2007)	9,89*	-	-	1400	Mata atlântica	Brasil
Ramos & Santos (2008)	5,7*	(4 - 18,9)	-	1200	Mata Atlântica	Brasil

\* Os valores referidos se tratam de medianas.

#### 4.2 Fenologia foliar

Ambas as espécies brotaram antes do início da estação chuvosa. A data média de brotamento foliar diferiu entre espécies, com indivíduos de *C. vitifolium* brotando em média uma semana antes que *P. bracteosa* (entre a terceira e a quarta semana de Dezembro). A diferença de brotamento foliar entre adultos e juvenis foi dependente de espécie e ocorreu apenas para *P. bracteosa*, observando-se brotamento adiantado, em média, uma semana nos indivíduos jovens (Tabela 2).

Tabela 2 ANOVA fatorial de diferenças na data média do brotamento foliar entre espécies, classe e interação.

Fonte de variação	g.l.	F	P
<b>Espécie</b>	1	32380	2.56e-07 ***
<b>Classe</b>	1	7003	0.00999 **
<b>Interação</b>	1	7381	0.00825 **
<b>Resíduo</b>	72		

Não houve diferenças na data média de expansão foliar entre classes de *C. vitifolium* (W= 154,5, p = 0,07) e de *P. bracteosa* (W= 120,0, p = 0,71), nem entre espécies (W = 800.5, p = 0.06). Considerando que o brotamento de *C. vitifolium* foi precoce, as semelhanças nas datas médias de expansão foliar indicam que esta espécie expandiu suas folhas mais lentamente em relação a *P. bracteosa*.

### 4.3 Correlações clima x fenologia

Houve correlação significativa e negativa do brotamento foliar de indivíduos juvenis de *P. bracteosa* com variáveis de precipitação e umidade relativa do ar e correlações positivas significativas do brotamento de indivíduos jovens das duas espécies com variáveis de fotoperíodo (Tabela 3). Não houve correlações significativas da data média de adultos com as variáveis meteorológicas.

Tabela 3 Correlação de Spearman entre o número de indivíduos em brotamento e variáveis meteorológicas de indivíduos juvenis de *P. bracteosa*, *C. vitifolium*. Constan apenas os resultados dos testes que obtiveram resultados significativos ( $p < 0,05$ ). \* =  $0,01 < p < 0,05$ ; \*\* =  $0,001 < p < 0,01$ .

	<i>P. bracteosa</i>	<i>C. vitifolium</i>
<b>Precipitação acumulada da semana anterior</b>	-0.67*	
<b>Precipitação máxima da semana anterior</b>	-0.67*	
<b>Precipitação acumulada/nº de dias da semana anterior</b>	-0.67*	
<b>Umidade relativa média da semana anterior</b>	-0.70*	
<b>Dia com maior duração da semana anterior</b>	0.70*	0.70*
<b>Dia com menor duração da semana anterior</b>	0.82**	0.82**
<b>Duração do dia anterior</b>	0.82**	0.82**

## 5 DISCUSSÃO

### 5.1 Sombreamento

A diferença das médias de abertura de dossel entre o período seco e chuvoso já foi observada em formações semelhantes (TOLENTINO & NUNES, 2008) e é resultado da sazonalidade climática.

A amplitude de abertura de dossel observada neste trabalho coincide amplamente com a variação observada em florestas onde a luz é reconhecidamente um fator limitante (ZIPPERLEN & PRESS, 1996; NICOTRA et al., 1999; SILBERNAGEL & MOEUR, 2001; POORTER & ARETS, 2003; INÁCIO & JARENKOW, 2007; RAMOS & SANTOS, 2008). Isso indica que durante o período em que o dossel está fechado os indivíduos juvenis estão sujeitos à limitação de luz. Chacón e Armesto (2005) relatam que as taxas de crescimento relativo e a sobrevivência de plântulas de uma floresta temperada estacional aumentam conforme maior abertura de dossel indicando a limitação por luz. No nosso estudo, dadas às aberturas de dossel registradas, plantas juvenis que apresentassem um adiantamento no brotamento foliar poderiam se beneficiar pelo escape do sombreamento levando a um ganho extra de carbono e maior sobrevivência.

### 5.2 Brotamento foliar

#### 5.2.1 Adultos

*C. vitifolium* brota antes que *P. bracteosa* possivelmente devido à sua capacidade de armazenar água em seu caule de baixa densidade. Estudos em florestas tropicais secas decíduas mostram que há diferença entre o tempo de brotamento foliar entre espécies de baixa e alta densidade de madeira, com as primeiras brotando ao fim da estação seca e as outras no início da chuvosa, respectivamente (BORCHERT & RIVERA, 2001; RIVERA et al., 2002). Entretanto, no presente estudo ocorreu brotamento ao fim da estação seca, também, da espécie de alta densidade de madeira. Lima e Rodal (2010) inferiram que isto pode acontecer devido a outros mecanismos de captação da água como raízes profundas. Porém, não foi encontrada literatura que descreva se *P. bracteosa* tem raízes adaptadas a melhor captação hídrica pelo solo, e, segundo registros de Oliveira et al. (2014) para a mesma área, o brotamento foliar

desta espécie está relacionado a precipitações. Segundo os mesmos autores, algumas espécies de alta densidade de madeira brotaram ao fim da estação seca e que este resultado poderia estar relacionado com a alta quantidade de chuvas no ano anterior às observações (911.7 mm de Janeiro a Agosto de 2011) que pode ter permitido maior retenção hídrica pelo solo (OLIVEIRA et al., 2014). No mesmo período de Janeiro a Agosto de 2014 choveu um total de 475,2 (FUNCEME, 2015), o que pode significar que o brotamento precoce de *P. bracteosa* não está relacionado com umidade do solo devido às chuvas do ano anterior.

Normalmente, nas regiões semiáridas brasileiras, a fenofase brotamento foliar ou “*flushing*” é caracterizada pela presença ou ausência de folhas em desenvolvimento ou expandidas em observações quinzenais (LIMA et al., 2012; OLIVEIRA et al., 2014; SOUZA et al., 2015) ou mensais (LIMA & RODAL, 2010; SILVEIRA, MARTINS & ARAÚJO, 2013). É possível que, por este estudo ter levado em consideração metodologias mais sensíveis ao brotamento, como o exame atento de quebra das gemas semanalmente, além da ausência de estudos com classes de indivíduos em estágios iniciais, o brotamento de *P. bracteosa* durante a seca tenha passado despercebido em outros momentos.

### 5.2.2 Juvenis

Ao contrário do esperado, a espécie *P. bracteosa* possui assincronia entre o brotamento de juvenis e grandes de em média uma semana. Esta diferença no brotamento foliar entre indivíduos co-específicos está de acordo com o adiantamento médio de oito dias observado em região temperada por Augspurger e Barlett (2003), embora já tenham sido encontrados maiores adiantamentos (Seiwa 1988b; Augspurger, Cheeseman & Salk 2005, Vitasse, 2013). Apesar de não terem feito testes para tal afirmação, Augspurger e Barlett (2003) relacionam que o adiantamento de oito dias pode ser vantajoso para plantas pequenas, pois neste intervalo de tempo seu ganho de carbono seria aumentado pela ausência de sombreamento, além de proporcionar escape de patógenos e herbivoria.

Alves et al., (2013) destaca a importância de *P. bracteosa* como espécie pioneira em processos de regeneração natural da caatinga constituindo indícios de que a espécie apresenta potencial de se estabelecer no local e ser dominante quando chegar à fase adulta. Isto ocorre porque possui resistência à seca e boa capacidade de competição por luz (SAMPAIO et al. 1998 *apud* FERRAZ et al., 2014). É possível que, sendo espécie pioneira, juvenis de *P. bracteosa*, em relação a espécies tardias, necessitem de mais luz para seu desenvolvimento em locais em estágios sucessionais secundários e tardios. Portanto, o adiantamento no brotamento

foliar consistiria em um comportamento importante que confere vantagem adaptativa para a sobrevivência de plantas jovens em áreas já regeneradas.

De acordo com as análises deste trabalho, o comportamento de *P. bracteosa* parece ter como gatilho para brotamento foliar a baixa umidade relativa do ar e baixas precipitações. Em comparações com outros estudos em florestas estacionais secas, o aumento das mesmas variáveis são gatilhos desencadeadores da fenofase brotamento (SILVEIRA et al., 2013; LIMA & RODAL, 2010; SEGHIERI et al., 2012; OLIVEIRA et al, 2014). Embora não seja possível, no momento, encontrar explicações para a correlação negativa e significativa neste trabalho com essas variáveis, de alguma forma elas sinalizam a aproximação de condições favoráveis que permitam que as plantas juvenis de *P. bracteosa* brotem.

É intrigante que indivíduos juvenis de *P. bracteosa* venham a brotar em um período de baixa umidade relativa do ar e onde a água aparenta não estar disponível no solo e nem armazenada em tecidos, devido à baixas precipitações e alta densidade de madeira, respectivamente. Wolfe e Kursar (2015) encontraram resultado semelhante em uma floresta tropical seca do Panamá. A espécie *Genipa americana*, que possui densidade de madeira semelhante a *P. bracteosa* ( $0,45 \text{ g.cm}^{-3}$ ), apresentou brotamento antes que seu caule estivesse completamente hidratado, evidenciado pelo seu baixo potencial hídrico, o que indica o não armazenamento de água em seus tecidos. Diferentemente de *P. bracteosa*, adultos de *G. americana* brotaram apenas com o início das chuvas (WOLFE & KURSAR, 2015). Os autores concluíram que, aparentemente, a hidratação completa do caule não é pré-requisito para brotamento foliar.

O brotamento foliar de indivíduos de *C. vitifolium* ocorreu aproximadamente na mesma data média que adultos co-específicos ao fim do período seco, provavelmente devido à baixa densidade de seu caule que possibilita o armazenamento de água, como visto em plantas juvenis de baixa densidade de madeira por Wolfe e Kursar (2015). O adiantamento está presente na espécie como um todo, assim, não haveria vantagens em uma assincronia do brotamento foliar entre adultos e jovens.

Correlações positivas foram encontradas entre indivíduos juvenis das duas espécies com o aumento de fotoperíodo. O aumento da duração do dia a partir do equinócio de primavera já foi tido como gatilho de brotamento foliar em plantas adultas de regiões tropicais secas (OLIVEIRA et al. 2014), mesmo que o aumento seja de 30 min ou menos (BORCHERT & RIVERA, 2001; RIVERA et al., 2002; LIMA & RODAL, 2010), tanto para espécies de alta densidade de madeira quanto para espécies de baixa densidade. Aqui, este

fator pode se refletir em plantas pequenas e também desencadear a fenofase brotamento, podendo sinalizar a aproximação das chuvas.

### 5.3 Expansão foliar

A diferença no tempo entre brotamento e expansão foliar foi vista apenas entre espécies, com *P. bracteosa* expandindo de forma mais rápida que *C. vitifolium*. Esta diferença entre o tempo de expansão foliar de espécies de baixa e alta densidade foi observada por Lima e Rodal (2010). De um lado, espécies de baixa densidade de madeira, embora tenham capacidade de brotar durante a seca, podem não ser capazes de manter seus estômatos abertos nesse período, iniciando sua atividade fotossintética apenas na estação chuvosa (CHAPOTIN et al., 2006). Aqui, a vantagem do brotamento adiantado estaria na completa expansão no começo das chuvas, garantindo um melhor aproveitamento fotossintético. Já as de alta densidade de madeira, que dependem fortemente da disponibilidade hídrica, tendem a apresentar rápido desenvolvimento foliar, também uma forma de maximizar os ganhos fotossintéticos neste período (REICH, 1995). Apesar desta diferença, ambas as espécies completaram sua expansão foliar apenas após o início do período chuvoso. Uma possível explicação é que folhas em expansão, durante o período de expansão antes das chuvas, possuem baixa taxa de transpiração devido à pequena área superficial, evitando o ressecamento (AIDE AND ANGULO-SANDOVAL, 1997).

## 6. CONCLUSÃO

Embora adultos co-específicos também brotem ao fim da seca, indivíduos juvenis de *P. bracteosa* demonstraram possível escape de um sombreamento, este comparável a algumas florestas onde a luz é limitante. Esse adiantamento teve o aumento do fotoperíodo como gatilho. O adiantamento não ocorreu para *C. vitifolium*, espécie de baixa densidade de madeira, pois, para esta, ambas as fases são precoces em relação de alta densidade.

Contudo, os mecanismos que tornam possível o brotamento em uma época de déficit hídrico por parte de espécies com alta densidade de madeira são desconhecidos. Seriam necessários estudos que investigassem a recorrência do comportamento em outras espécies e possíveis mecanismos que permitem o brotamento na seca, além de condições locais como umidade relativa do ar, temperatura, precipitações e umidade do solo.

## REFERÊNCIAS

- AIDE, T. M. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. **Nature**, v 336, pp. 574-575, 1988.
- AIDE, T.M., ANGULO-SANDOVAL, P. The effect of dry season irrigation on leaf phenology and the implications for herbivory in a tropical understory community. **Caribbean Journal of Science**, v 33, pp. 142-149, 1997.
- ALVES JUNIOR, F.T.; FERREIRA, R. L. C.; SILVA, J.A.A; MARANGON, L.C.; CESPEDES, G.H.G. Regeneração natural de uma área de caatinga no sertão Pernambucano, nordeste do Brasil. **CERNE**. v 19(2), pp. 229-235, 2013 .
- AUGSPURGER, C.K. Early spring leaf out enhances growth and survival of saplings in a temperate deciduous forest. **Physiological Ecology**. v 156, pp.281–286, 2008.
- AUGSPURGER, C.K; CHEESEMAN, J.M; SALK, C.F. Light gains and physiological capacity of unersstory woody plants during phenological avoidance of canopy shade. **Functional Ecology**. v 19, 2005.
- AUGSPURGER, C.K; BARLETT, E.A; Differences in leaf phenology between juvenile and adult trees in a temperate deciduous forest. **Tree Physiology**. v 23 pp. 517–525, 2003.
- BASLER, D; KÖRNER, C. Photoperiod sensitivity of bud burst in 14 temperate forest tree species. **Agricultural and Forest Metereology**. v 165, pp. 73-81, 2012.
- BERG, E. V. D.; SANTOS, F. A. M. Aspectos da variação ambiental em uma floresta de galeria em Itutinga, MG, Brasil. **Ciência Floresta**, v 13(2), pp. 83-98, 2003.
- BORCHERT, R. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. **Ecology**. v 75, pp. 1437–1449, 1994.
- CAFARRA, A.; DONNELLY, A. The ecological significance of phenology in four different tree species: effects of light and temperature on bud burst. **International Journal of Biometeorology**. v 55 pp. 711-721, 2011.
- CAMPANELLA, M. V.; BERTILLER, M. B. Leaf litterfall patterns of perennial plant species in the arid Patagonian Monte, Argentina. **Plant Ecology**, v 210, pp 43-52. 2010
- CANHAM, C. D., DENSLOW, J. S., PLATT, W. J., RUNKLE, J. R., SPIES, T. A., & WHITE, P. S. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. **Canadian Journal of Forest Research**, v 20(5), pp. 620-631, 1990.

- CEARÁ. FUNCEME. . **Gráfico de chuvas dos postos pluviométricos**. 2015. Disponível em: <<http://www.funceme.br/index.php/areas/23-monitoramento/meteorológico/548-gráfico-de-chuvas-dos-postos-pluviométricos>>. Acesso em: 17 dez. 2015.
- CHACÓN, P; ARMESTO, J.J. Effect of canopy openness on growth, specific leaf área and survival of tree seedlings in a temperate rainforest of Chiloé Island, Chile. **New Zealand Journal of Botany**, v 43 pp. 71-81, 2005
- CHAPOTIN, S.M., RAZANAMEHARIZAKA, J.H., Holbrook, N.M. Baobab trees (*Adansonia*) in Madagascar use stored water to flush new leaves but not to support stomatal opening before the rain season. **New Phytologist** v 169, pp 549 - 559, 2006.
- FERRAZ, J. S. F.; FERREIRA, R. L. C.; SILVA, J. A. A.; MEUNIER, I. M. J.; SANTOS, M. V. F. Estrutura do componente arbustivo-arbóreo da vegetação em duas áreas de caatinga, no município de Floresta, Pernambuco. **Revista Árvore**. v 38(6), pp. 1055-1064, 2014.
- FRAZER, G.W.; CANHAM, C.D.; LERTZMAN, K.P. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-color fisheye photographs. Copyright © 1999: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York, 1999.
- GARCIA, L. C.; REZENDE, M. Q.; PIMENTA, M. A.; MACHADO; R. M.; LEMOS-FILHO, J. P. Heterogeneidade do dossel e quantidade de luz no recrutamento do sub-bosque de uma mata ciliar no Alto São Francisco, Minas Gerais: análise através de fotos hemisféricas. **Revista Brasileira de Biociências**, v 5 (2), pp.99-101, 2007.
- GROFFMANN, P. M.; RUSTAD, L. E.; TEMPLER, P. H.; CAMPBELL, J COEUR, M. A.; SCHABERG, P. G.; WILSON, G. F.; DRISCOLL, C. T.; COEUR, M. A., SCHABERG, P. G.; WILSON, G. F.; DRISCOLL, C. T.; BURG, S. P.; JOHNSON, C. E.; MITCHELL, M. J.; MORSE, J. L.; PARDO, L. H.; RODENHOUSE, N. L.: Long-term integrated studies show complex and surprising effects of climate change in the northern hardwood forest, **Bioscience** v 62, pp 1056–1066, 2012.
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Manual técnico da vegetação brasileira. 2. ed. Rio de Janeiro: IBGE, 2012.
- IPECE - Instituto de Pesquisa e Estratégia Econômica do Ceará. Perfil Básico Municipal de Pentecoste. Fortaleza, 2009.
- GROVE, S. J.; TURTON, S. M.; SIEGENTHALER, D. T. Mosaics of canopy openness induced by tropical cyclones in lowland rain forests with contrasting management histories in northeastern Australia. **Journal of Tropical Ecology**, v.16, p.883-891, 2000.

- INÁCIO, C. D.; JARENKOW, J. A. Relações entre a estrutura da sinúsia herbácea terrícola e a cobertura do dossel em floresta estacional no Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v 31 (1), pp.41-51, 2008.
- LAUBE, J.; SPARKS, T. H.; ESTRELLA, N.; HOFER, J.; DONNA, P. ANKERST.; MENZEL, A. Chilling outweighs photoperiod in preventing precocious spring development. *Global Change Biology*. v 20, pp 170-182, 2014.
- LIEFFERS, V. J., MESSIER, C., STADT, K. J., GENDRON, F., & COMEAU, P. G. Predicting and managing light in the understory of boreal forests. **Canadian Journal of Forest Research**, v 29(6), pp. 796-811, 1999.
- LIETH, H. Introduction to phenology and the modeling of seasonality. **Phenology and seasonality modeling**. H. Lieth (ed.). Ecological Studies 8. Springer-Verlag, Berlin pp. 3-19, 1974
- LIMA A. L. A.; RODAL M. J. N. Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. **Journal of Arid Environments**, v 74, pp. 1363–1373, 2010.
- LIMA, A. L. A., SAMPAIO, E. V. D. S. B., DE CASTRO, C. C., RODAL, M. J. N., ANTONINO, A. C. D., & DE MELO, A. L. Do the phenology and functional stem attributes of woody species allow for the identification of functional groups in the semiarid region of Brazil?. **Trees**, v 26(5), pp. 1605-1616, 2012.
- MARTINS, S. V.; GLERIANI, J. M.; AMARAL, C. H.; RIBEIRO, T. M. Caracterização do dossel e do estrato de regeneração natural no sub-bosque e em clareiras de uma floresta estacional semidecidual no município de Viçosa, MG. **Revista Árvore**, v 32 (4) pp. 759-767. 2008.
- MARTINS, S.V.; RODRIGUES, R.R. Gap-phase regeneration in a semideciduous mesophytic forest, south-eastern Brazil. **Plant Ecology**, v 163, pp.51-62, 2002.
- MIRANDA-MELO, A. A.; MARTINS, F. R.; SANTOS, F. A. M. Estrutura populacional de *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. e de *Roupala montana* Aubl. em fragmentos de cerrado no Estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica**. v 30, pp. 501-507, 2007.
- MOLOFSKI, J.; FISHER, B. L. Habitat and predation effects on seedlings survival and growth in shade-tolerant tropical species. **Ecology**, v.74, pp.261-265, 1993.
- NANDA, A.; MURTHY, Y. L. K.; SURESH, H.S. Canopy Trees Phenology In Tropical Dry Deciduous and Evergreen Forests of Bhadra Wildlife Sanctuary Karnataka, India. **African Journal of Plant Science**. v 7(5) pp 170-175, 2013

- NICOTRA, A.B.; CHAZDON, R.L.; IRIARTE, S.V.B. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. **Ecology**, v.80, p.1908-1926, 1999.
- POLGAR, C. A; PRIMACK, R. B. Leaf Out Phenology of Temperate Woody Plants: From Trees to Ecosystems. **New Phytologist**. v 141(4), 2011.
- PORTELA, R. C. Q.; SANTOS, F. A. M. Produção e espessura da serapilheira na borda e interior de fragmentos florestais de Mata Atlântica de diferentes tamanhos. **Revista Brasil. Bot.** v 30 (2) pp. 271-280, 2007.
- POORTER, L., & ARETS, E. J. Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. **Plant Ecology**, v 166(2), pp. 295-306, 2003.
- RAMOS, F. N.; SANTOS, F. A. M. Microclimate of Atlantic Forest Fragments: Regional and Local Scale Heterogeneity. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, 49(6): 935-944, 2006.
- REICH, P. B; BORCHERT, R. Water Stress and Tree Phenology in a Tropical Dry Forest in the Lowlands of Costa Rica. **Journal Of Ecology**. v 72(1) pp 61-74, 1984.
- REICH, P. B. Phenology of tropical forests: patterns, causes and consequences. **Canadian Journal of Botany**. V73(2), pp. 164-174, 1995.
- RICHARDSON, D.; O'KNEEFE, J. Phenological Differences Between Understory and Overstory: A Case Study Using the Long-Term Harvard Forest Records. **Phenology of Ecosystem Processes**. pp 87-117, 2009.
- RIVERA, G., ELLIOTT, S., CALDAS, L.S., NICOLSSI, G., CORADIN, V.T.R., BORCHERT, R. Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. **Trees e Structure and Function**. v 16 pp 445-456., 2002.
- SAMPAIO, E. V. S. B.; ARAÚJO, E. L.; SALCEDO, I. H.; TIESSSEN, H. Regeneração da vegetação de caatinga após corte e queima, em Serra Talhada, PE. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v 33(5), pp.62-632, 1998
- SEIWA, K. Advantages of Early Germination for Growth and Survival of Seedlings of Acer mono under Different Overstorey Phenologies in Deciduous Broad-Leaved Forests. **Journal of Ecology**. v 86(2) pp. 219-228, 1998a.
- SEIWA, K. Changes in Leaf Phenology are Dependent on Tree Height in Acer mono, a Deciduous Broad-leaved **Tree**. **Annals of Botany**, v 83 pp. 355-361, 1999.
- SEIWA, K. Ontogenetic changes in leaf phenology of Ulmus davidiana var.japonica, a deciduous broad-leaved tree. **Tree Physiology**, v 19 pp. 793-797, 1998b.

- SEGHIERI J., CARREAU J., BOULAIN N., ROSNAY P., ARJOUNIN M. & TIMOUK F. Is water availability really the main environmental factor controlling the phenology of woody vegetation in the central Sahel? **Plant Ecol.** v 213, pp. 861–70, 2012.
- SILBERNAGEL, J.; MOEUR, M. Modeling canopy openness and understory gap patterns based on image and mapped tree data. **Forest Ecology and Management**, v.149, pp.217-233, 2001.
- SILVEIRA, A. P.; MARTINS, F. R.; ARAÚJO, F. S. Are tree ontogenetic structure and allometric relationship independent of vegetation formation type? A case study with *Cordia oncocalyx* in the Brazilian Caatinga. **Acta Oecologica.** v 143 pp 126-133, 2012.
- SILVEIRA, A. P.; MARTINS, F. R.; ARAÚJO, F. S. Do Vegetative and Reproductive Phenophases Of Deciduous Tropical Species Respond Similarly to Rainfall Pulses? **Journal of Forestry Research.** V 24 (4), 2013.
- SINGH, K. P.; KUSHWAHA, C. P. Emerging Paradigms of Tree Phenology in Dry Tropics. **Current Science.** v 89(6), 2005.
- SOUZA, B. C. D., OLIVEIRA, R. S., ARAÚJO, F. S. D., LIMA, A. L. A. D., & RODAL, M. J. N. Functional divergences and strategies of resistance to drought between tropical deciduous and evergreen species. **Rodriguésia**, v. 66(1), pp. 21-32, 2015.
- TOLENTINO, G.S.; NUNES, Y.R.F. A cobertura do dossel e sua influência na regeneração natural de dois fragmentos de Floresta Estacional Decidual. In: **IV Simpósio Nacional Cerrado: desafios e estratégias para o equilíbrio entre sociedade, agronegócio e recursos naturais, Brasília.** pp. 1-7. 2008.
- TRICHON, V.; WALTER, J. M. N.; LAUMONIER, Y. Identifying spatial patterns in the tropical rain forest structure using hemispherical photographs. **Plant Ecology**, v.137, pp.227-224, 1998.
- VITASSE, Y., LENZ, A., HOCH, G., & KÖRNER, C. Earlier leaf-out rather than difference in freezing resistance puts juvenile trees at greater risk of damage than adult trees. **Journal of Ecology**, v 102(4), pp. 981-988, 2014.
- VITASSE, Y. Ontogenic changes rather than difference in temperature cause understory trees to leaf out earlier. **New Phytologist**, v 198, 2013.
- WENZEL, M.; HAMPEL, H. Regeneración de las principales especies arbóreas del chaco húmedo argentino. **Quebracho**, v.6, p.5-18, 1998.
- WILLIAMS, R. J.; MYERS, B. A.; MULLER W. J.; DUFF G. A.; EAMUS D. Leaf phenology of woody species in a north australian tropical savanna. **Ecology** 2542, 1997.

WOLFE, B.T.; KURSAR, T.A. Diverse patterns of stored water use among saplings in seasonally dry tropical forests. **Oecologia**, v 179, pp. 925 -936, 2015.

ZIPPERLEN, S.W.; PRESS, M. Photosynthesis in relation to growth and seedling ecology of two dipterocarp rain forest tree species. **Journal of Ecology**, v.84, pp.863-876, 1996.