UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS

TRANSPIRAÇÃO FOLIAR EM QUATRO ESPÉCIES LENHOSAS DE RESTINGA SOB DIFERENTES DISPONIBILIDADES DE NITROGÊNIO

Autora: Luciana Ferla
Orientadora: Lúcia Rebello Dillenburg

Trabalho apresentado como um dos requisitos para obtenção do grau de Bacharel no Curso de Ciências Biológicas – Ênfase Ambiental.

Porto Alegre, novembro de 2006.

Agradecimentos

Agradeço à minha orientadora, profª. Lúcia, pelos ensinamentos, oportunidade, atenção e exemplo de profissionalismo;

Aos meus pais por tudo o que me proporcionaram, por estarem sempre ao meu lado e pelo exemplo de vida; a minha irmã, pela amizade e pelas palavras de incentivo nos momentos mais difíceis;

Aos meus amigos, especialmente à Patty, Gabi, Dany, Paula, Daniel e Lucas, pela amizade verdadeira;

Aos colegas do laboratório, em especial à Morgana pela ajuda e por me emprestar as plantinhas...;

Ao CNPq, pela bolsa concedida.

Resumo

Dentre os recursos nutricionais disponibilizados aos vegetais, o nitrogênio é o macronutriente mais limitante ao crescimento dos mesmos. Uma vez que muitos nutrientes movem-se do solo às raízes principalmente por fluxo de massa, a quantidade destes que é fornecida à planta por esse processo depende não só dos níveis de nutrientes na solução do solo, mas também da taxa de transpiração foliar, a qual depende da condutância estomática. Este estudo tem como principal objetivo testar a hipótese de que plantas submetidas a baixas doses de nitrogênio aumentam o fluxo de massa através do aumento na condutância estomática e transpiração foliar, a fim de compensarem a baixa disponibilidade de nutrientes. Espécies de ambientes de restinga enfrentam limitação nutricional, já que esses locais apresentam solo arenoso e pouco fértil. Neste estudo, plântulas de quatro espécies lenhosas de restinga (*Daphnopsis racemosa, Erythroxylum argentinum, Eugenia myrcianthes* e *Vitex megapotamica*) foram submetidas a três níveis de nitrogênio (solução nutritiva de Hoagland modificada a 100, 25 e 6,25% de nitrogênio total). Foram feitas seis medidas de transpiração foliar e condutância estomática em três indivíduos de cada espécie e tratamento ao longo de um ano, e uma única medida de potencial hídrico. Apenas *D. racemosa* respondeu conforme nossa hipótese inicial (transpirações de 0,96, 1,86 e 1,95 mmol m^{-2} s^{-1} nos níveis alto, médio e baixo de nitrogênio, respectivamente), e *V. megapotamica*, por sua vez, respondeu de forma oposta à esperada. Acredita-se que contrastes na longevidade e nas características foliares entre essas duas espécies possam estar relacionados a esses padrões de resposta, uma vez que espécies perenifólias (*D. racemosa*), por geralmente exibirem menores taxas fotossintéticas, parecem apresentar menor demanda por nutrientes presentes no solo do que espécies caducifólias (*V. megapotamica*). Em *E. myrcianthes* os parâmetros avaliados não responderam de forma linear às doses de nitrogênio, e exibiram pouca variação em *E. argentinum*. Assim, de acordo com os resultados, baixas doses de nitrogênio nem sempre refletem num aumento da condutância estomática, sendo as respostas dependentes da identidade das espécies.

Sumário

Relação de Figuras

1. Introdução

1.1. Nitrogênio:

Dos recursos nutricionais disponibilizados aos vegetais, o nitrogênio é o macronutriente exigido em maiores quantidades e, geralmente, é o elemento mais limitante ao crescimento dos mesmos, uma vez que constitui muitos componentes de suas células, como aminoácidos e ácidos nucléicos (Taiz & Zeiger, 2004).

As principais formas de nitrogênio inorgânico absorvido pelas plantas são o nitrato e o amônio, os quais correspondem a aproximadamente 80% do total de cátions e ânions por elas captados. Atualmente acredita-se que algumas espécies podem apresentar preferência por uma dessas formas, apesar de a escolhida nem sempre ser a de mais fácil absorção. Nesse sentido, enquanto plantas que crescem em solos alcalinos e as pertencentes às famílias Chenopodiacea e Rosaceae, por exemplo, dão preferência a nitrato, Ericaceae, Proteaceae e Gimnospermas em geral preferem o nitrogênio na forma de amônio (Smirnoff *et al.*, 1984; Marschner, 1995). Contudo, apesar de muitas vezes verificar-se a ocorrência dessa preferência, Marschner (1995) afirma que a disponibilidade de ambas as formas (amônio e nitrato) propicia melhores taxas de crescimento. Além disso, segundo Larcher (2000), a maioria das plantas é capaz de suprir suas necessidades com nitrogênio tanto na forma de nitrato quanto na de amônio, dependendo dos valores de pH da rizosfera.

O nitrogênio apresenta boa facilidade para o transporte, principalmente quando ligado a substâncias orgânicas. Em termos de mobilidade no solo, considera-se o íon nitrato mais móvel que o amônio e mais sujeito à lixiviação, uma vez que os íons amônio adsorvem-se às partículas de solo, dada sua carga positiva. Também é importante considerar que, em termos de ATP por unidade de nitrogênio assimilado, a nutrição das plantas baseada em amônio é menos custosa que a em nitrato, já que este precisa ser reduzido a amônio antes de ser assimilado. Assim, enquanto a assimilação de amônio requer em torno de 5 moléculas de ATP, a de nitrato necessita aproximadamente 15 ATPs (Larcher, 2000; Taiz & Zeiger, 2004).

Uma vez absorvido pelas raízes, o nitrogênio pode ser assimilado nesse mesmo órgão ou ser incorporado a substâncias orgânicas na parte aérea da planta. Geralmente o amônio é incorporado nas raízes, sendo que dificilmente são encontradas quantidades significativas desse íon nos vasos do xilema. Já o nitrato é conduzido ao longo desses vasos pela corrente

transpiracional e é acumulado preferencialmente na parte aérea jovem, gemas, sementes e órgãos de armazenamento (Marschner, 1995; Larcher, 2000). Ao contrário do que ocorre com nitrato, armazenar altas concentrações de amônio pode ser prejudicial às plantas, uma vez que esse íon interfere no gradiente de prótons transmembrana, importante para os processos de respiração e fotossíntese (Taiz & Zeiger, 2004).

É importante salientar que os metabolismos do carbono e do nitrogênio são interligados, pois a energia necessária para a assimilação do nitrogênio é suprida pelo metabolismo dos carboidratos, o qual depende da fotossíntese. Uma vez que esse processo é dependente de compostos nitrogenados (como a clorofila, por exemplo), a produtividade da planta é limitada, sobretudo, pela oferta de nitrogênio. Portanto, sob suprimento deficiente desse nutriente, o crescimento em biomassa do vegetal é prejudicado, devido à diminuição nas taxas fotossintéticas e ao acúmulo de carboidratos os quais, por não serem utilizados na síntese de aminoácidos, são estocados na forma de amido e substâncias graxas, ou desviados para a síntese de lignina. Assim, plantas sob grave limitação em nitrogênio normalmente apresentam menor porte, tamanho celular reduzido, espessamento das paredes celulares, clorose principalmente nas folhas mais velhas, escleromorfismo e, geralmente, antecipação do processo reprodutivo e senescência foliar. Além disso, quando a deficiência ocorre lentamente, é possível que as plantas apresentem caules delgados e lenhosos (Larcher, 2000; Taiz & Zeiger, 2004).

1.2. Condutância estomática e transpiração foliar:

Os estômatos permitem uma conexão essencial entre o interior da planta e a atmosfera, uma vez que captam dióxido de carbono (CO_2) do ar para o interior da câmara subestomática, suprindo de carbono o aparato fotossintético que o irá fixá-lo e, simultaneamente, perdem vapor de água das superfícies celulares úmidas do interior da folha, promovendo o resfriamento através da transpiração. Assim, seu funcionamento precisa ser no sentido de otimizar o balanço entre perda de água e absorção de CO_2 através da variação na abertura dos seus poros durante o dia, de modo a obter mínima transpiração e máxima captação de CO_2 sendo que, nesse processo, o efluxo de água é muito maior que o influxo de CO_2 (Jones, 1983; Kramer & Boyer, 1995; Larcher, 2000).

O comportamento estomático é influenciado tanto por fatores internos quanto externos, dentre os quais pode-se citar luz (quantidade e qualidade), concentração intercelular de CO_2, umidade relativa, temperatura, vento, poluição atmosférica, disponibilidade de nutrientes no solo

e *status* hídrico foliar, além da ação de hormônios como ácido absísico (ABA) e citocininas (Kramer & Boyer, 1995).

Segundo Jones (1983), a evolução do aparato estomático foi um dos mais importantes passos que possibilitou a colonização do ambiente terrestre pelas plantas uma vez que, em termos hídricos, previne a desidratação, mantém o turgor celular e a permanência do transporte hídrico no contínuo solo-planta-atmosfera. Assim, o poro estomático proporciona uma rota de baixa resistência à difusão de vapor de água e sua abertura é expressa por muitos autores em termos de *condutância estomática*, a qual pode ser definida como uma medida do fluxo de vapor de água e CO_2 através do poro estomático, para dentro e para fora da célula; ou seja, é o inverso da *resistência*.

O transporte da água do solo às folhas através do xilema é explicado pela teoria da coesão-tensão-transpiração, na qual a evaporação da água da superfície das paredes celulares das células das folhas para os espaços intercelulares, e sua saída pelo poro estomático, gera uma pressão negativa que faz com que a água ascenda por esses vasos. A quantidade de água que é movida pelo xilema por unidade de tempo depende de características particulares desse sistema, como área de condução, resistência ao fluxo, estado fisiológico da planta (por exemplo, o grau de abertura estomática), além das condições ambientais (Taiz & Zeiger, 2004).

Nas plantas, a transpiração foliar depende principalmente da diferença de concentração de vapor de água entre os espaços intercelulares e a atmosfera externa, e da resistência dos estômatos e da camada limítrofe à difusão do vapor d'água (a transpiração diminui com o aumento da espessura da camada limítrofe e com a redução da condutância estomática, de forma que a condutância foliar para o vapor d'água mantém uma relação linear com a abertura dos estômatos) (Larcher, 2000). Assim, através da regulação da abertura estomática, a planta é capaz de modular as taxas transpiracionais de acordo com as possibilidades e as necessidades do seu balanço hídrico, sendo que os mecanismos fisiológicos que regulam a transpiração podem ser reconhecidos quando as taxas transpiracionais não acompanham a capacidade evaporativa do ar (Larcher, 2000).

1.3. Transpiração foliar e nutrição mineral:

O principal mecanismo responsável pelo transporte de longa distância da água no xilema e pelo fluxo da água no solo e nas paredes celulares é o chamado *fluxo de massa*, definido como o movimento em conjunto de grupos de moléculas, mais comumente em resposta a um gradiente de pressão (Taiz & Zeiger, 2004).

Esse processo, juntamente com a difusão, é responsável também pelo movimento dos nutrientes presentes na solução do solo em direção às raízes. No fluxo de massa, especificamente, a transpiração foliar é a principal geradora desse fluxo, além de ser também a principal distribuidora dos nutrientes absorvidos às diversas partes da planta. Assim, a taxa de fornecimento de material nutritivo para a planta no solo depende da concentração de minerais disponíveis na rizosfera, da capacidade de ajuste da raiz em função da quantidade de íon disponível, da taxa específica da difusão de cada íon e da taxa de fluxo de massa (Larcher, 2000).

Indivíduos limitados por nutrientes podem abrir seus estômatos para aumentar a transpiração e, através do aumento no fluxo de massa, trazer mais água e nutrientes até suas raízes. McDonald *et al.* (2002) verificaram que plantas que transpiram 24 horas por dia absorvem mais nitrogênio se comparado com as que transpiram apenas 12 horas diárias. Além disso, vários outros estudos também sugerem que a transpiração é importante para a absorção de nutrientes (Mastle *et al*, 1992; Polley *et al.*, 1999). Contudo, segundo Fife & Nambiar (1995), plantas expostas a baixos níveis de nitrogênio também podem ser suscetíveis a períodos de estresse hídrico por aumentarem a transpiração. Logo, o efeito da disponibilidade de nutrientes na condutância estomática e transpiração foliar ainda não está muito claro (Ludwig *et al.*, 2006).

Enquanto que nitrogênio e déficit hídrico normalmente diminuem a taxa de assimilação de carbono nas plantas, a limitação de nitrogênio em si pode afetar o comportamento estomático de diferentes formas, sendo que tanto um aumento quanto uma diminuição da condutância estomática e transpiração foliar já foram verificados em vários estudos por diversos pesquisadores.

Desai (1937) informou que deficiência de nitrogênio, fósforo e potássio diminuiu a responsividade dos estômatos em várias espécies de plantas, e Pleasants (1930) mostrou que a deficiência de nitrogênio reduziu as respostas dos estômatos ao déficit hídrico e resultou num aumento da transpiração em plântulas de feijão. Ao contrário, Radin e Parker (1979) indicaram que deficiência de nitrogênio causou déficit hídrico em algodoeiro, causando o fechamento precoce dos seus estômatos (*apud* Kramer & Boyer, 1995). Nesse mesmo contexto, Radin & Boyer (1982) mostram que a privação de nitrogênio pode diminuir a condutividade hidráulica da raiz, causando redução do potencial hídrico foliar e do turgor celular e ocasionando, consequentemente, o fechamento estomático.

Estudos mais recentes que visaram compreender essas relações também encontraram diferentes respostas. DaMatta *et al.* (2002) não observaram diferença na condutância e

transpiração em plântulas de *Coffea canephora* submetidas a alta e baixa disponibilidades de nitrogênio. No entanto, houve uma diminuição de 43% na assimilação de CO_2 nos indivíduos sob baixo nitrogênio, levando a uma menor eficiência no uso da água, já que condutância e transpiração não variaram.

Diferentemente, foi observado que a privação de nitrogênio induziu o fechamento dos estômatos em *Capsicum annuum* (Dodd *et al.*, 2003). Da mesma forma, Bettmann *et al.* (2006) verificaram que, sob deficiência de nitrogênio, condutância e transpiração foliar diminuiram em *Anoda cristata*, além da eficiência do fotossistema II ter apresentado redução de 4%.

Além de estudos que buscam elucidar a influência da disponibilidade de nitrogênio na condutância estomática e transpiração foliar, alguns pesquisadores estudaram também o efeito das diferentes formas de nitrogênio inorgânico nesses processos. Nesse sentido, verificou-se que amônio, comparado ao nitrato, causou aumento na taxa transpiracional em alfafa (Khan *et al.*, 1994). Entretanto, em *Phaseolus vulgaris* amônio reduziu a condutância e diminuiu a absorção de água pelas raízes (Guo *et al.*, 2002). Lu *et al.* (2005) também estudaram o efeito das formas de nitrogênio e dos níveis em *Nicotiana tabacum* e verificaram que um aumento na disponibilidade de nutrientes resultou em maior transpiração nos indivíduos supridos com nitrato e com ambas as formas, e redução da transpiração nos tratamentos com amônia. Ainda, Guo *et al.* (2003), estudando o gene transportador de nitrato AtNRT1.1 (CHL1), o qual é expresso não somente nas raízes mas também nas células-guarda de *Arabidopsis thaliana*, demonstrou que nitrato desempenha um importante papel na abertura dos estômatos, já que, em plântulas cujo gene foi mutado, condutância e transpiração foram reduzidas.

Graciano *et al.* (2005), estudando o impacto da fertilização com nitrogênio e fósforo em plântulas de *Eucalyptus grandis* em dois tipos de solo, observaram que o efeito desses fertilizantes foi dependente das propriedades do solo, dada a redução na condutância estomática de indivíduos que cresciam sobre solo arenoso e ao aumento em indivíduos sobre solo rico em matéria orgânica. Toft *et al.* (1989) observaram redução na condutância estomática sob alta oferta de nitrogênio em arbustos de deserto. Num estudo bastante recente, Ludwig *et al.* (2006) também observaram significativa redução na condutância estomática diurna e noturna em indivíduos de *Helianthus anomalus* (um arbusto de ambiente arenoso) que receberam altos níveis de nitrogênio, em relação aos indivíduos controle.

Os solos das restingas arenosas caracterizam-se pela baixa retenção de água e baixa disponibilidade de nitrogênio (Schlindwein, 2002), e a vegetação lenhosa que lá se desenvolve apresenta, freqüentemente, aparência escleromórfica (Waechter, 1985). O presente estudo aborda

as relações entre a disponibilidade de nitrogênio e o fluxo transpiratório em quatro espécies lenhosas de restinga cultivadas em vaso. A hipótese de que plantas submetidas a baixos níveis de nitrogênio aumentam a condutância estomática e a transpiração foliar, a fim de compensarem a baixa disponibilidade de nutrientes, foi testada.

2. Material e Métodos*

2.1. Espécies estudadas:

Neste estudo foram selecionadas quatro espécies lenhosas nativas do ambiente de restinga, a saber: *Daphnopsis racemosa* Griseb., *Erythroxylum argentinum* O.E. Schulz, *Eugenia myrcianthes* Nied e *Vitex megapotamica* Moldenke (Spreng.). Estas espécies foram escolhidas pela comum ocorrência das mesmas nas restingas, pela facilidade de aquisição de mudas para plantio em vasos e por apresentarem fenologias foliares contrastantes.

Daphnopsis racemosa é popularmente conhecida como embira-branca ou embira-pimenta e pertence à família Thymelaeaceae. É um arbusto perene e dióico. Apresenta casca rugosa, cujas fibras são muito resistentes. Suas folhas possuem 1-18 cm de comprimento e 1-7 cm de largura, e são brilhantes, simples, alternas, curtamente pecioladas, coriáceas e glabras. Essa espécie é considerada pioneira e seletiva higrófita. Vegeta em montes serranos, várzeas úmidas e matas de galerias, sempre em locais sombreados. No Rio Grande do Sul ocorre na Floresta Pluvial da Encosta Atlântica, Escudo Rio-Grandense, Alto Uruguai, Depressão Central e Planalto (Possamai, 1997).

Erythroxylum argentinum, também conhecido como cocão, pertencente à família Erythroxylaceae. É um arbusto ou árvore perenifólia, de pequeno porte, cujas folhas são simples, glabras e de consistência cartácea, de até 11,5 cm de comprimento por 6,2 cm de largura. É uma espécie heliófita e indiferente quanto às condições físicas do solo, embora seja característica de ambientes de restinga. No Brasil ocorre desde a Bahia e Minas Gerais até o Rio Grande do Sul, em florestas primárias e secundárias, onde apresenta boa capacidade de regeneração (Backes & Irgang, 2002).

Eugenia myrcianthes é popularmente chamada de pessegueiro-do-mato ou cereja-do-rio-grande. Pertencente à família Myrtaceae, é uma espécie arbustiva, decídua e monóica. Apresenta

---

* Este trabalho é parte de um estudo mais amplo, conduzido com o objetivo de comparar a diferença no uso do nitrogênio entre quatro espécies lenhosas das restingas do Rio Grande do Sul. Este projeto constituirá a tese de doutorado da aluna Morgana Mósena do PPG Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. O presente trabalho valeu-se do delineamento experimental deste estudo mais amplo para explorar as relações entre a disponibilidade de nitrogênio no solo e o fluxo transpiratório das mesmas espécies.

casca espessa, folhas simples (3-6 cm de comprimento e 1,5-3 cm de largura), opostas cruzadas, membranáceas e pilosas ao nível das nervuras. Considerada pioneira, é heliófita e seletiva xerófita, principalmente em campos arenosos e secos. De ocorrência esparsa, no Rio Grande do Sul ocorre em formações vegetais abertas, na Restinga Litorânea e na Depressão Central (Possamai, 1997).

Vitex megapotamica pertence à família Verbenaceae e é conhecida popularmente como tarumã-preto ou azeitona-do-mato. É uma árvore decídua de pequeno porte (até 25 m de altura) e apresenta tronco tortuoso, irregular, fuste curto e madeira bastante resistente. Suas folhas são compostas (geralmente 5 folíolos), digitadas, com consistência cartácea e pecioladas. O tamanho dos folíolos é de 5-9 cm de comprimento e até 4 cm de largura. Embora pareça preferir solos úmidos e profundos, de um modo geral é considerada indiferente quanto ao tipo de solo. Essa espécie heliófita ocorre em planícies, várzeas, encostas e à beira de cursos d'água. Apresenta vasta dispersão, porém esparsa. No Rio Grande do Sul, ocorre no Alto-Uruguai, Planalto, Escudo Rio-Grandense e Restinga Litorânea (Possamai, 1997).

2.2. Tratamentos e delineamento experimental:

O experimento foi conduzido na Faculdade de Agronomia da UFRGS, localizada no município de Porto Alegre, Rio Grande do Sul. Mudas de indivíduos pertencentes às espécies acima descritas foram plantadas em garrafas plásticas do tipo *pet*, das quais a parte superior foi removida e a inferior foi perfurada para permitir a drenagem de água do substrato. A superfície externa dessas garrafas foi pintada com tinta guache preta, a fim de impedir a passagem de luz e o conseqüente desenvolvimento de algas no seu interior. Em seguida, os vasos foram enchidos com areia de granulometria média, previamente lavada com água em abundância com o intuito de remover a matéria orgânica e outros tipos de materiais eventualmente presentes nesse substrato. Após o plantio das mudas, os vasos foram imediatamente dispostos sobre o solo e mantidos ao ar livre, sob tela de sombrite (50% da luz total). A água foi reposta diariamente ou sempre que necessário.

Decorrido um mês, iniciou-se a aplicação dos tratamentos, que consistiu em submeter, semanalmente, o substrato de cultivo a três diferentes níveis de nitrogênio (N) inorgânico total (amônia e nitrato). As ofertas, preparadas a partir da solução nutritiva de Hoagland Modificada, foram 6,25, 25 e 100%, correspondente aos tratamentos de baixa, média e alta disponibilidade de nitrogênio, respectivamente. Foram utilizadas três unidades experimentais para cada uma das doze combinações de espécies (quatro) e tratamentos (três).

2.3. Medidas de condutância estomática (g_e) e transpiração foliar (E):

Para a realização das medidas de transpiração foliar e condutância estomática, os indivíduos foram divididos em três blocos, sendo que cada bloco continha um indivíduo de cada espécie e tratamento, totalizando 36 plantas.

As medidas acima citadas foram efetuadas utilizando um porômetro de estado estacionário (Li-1600, Li-cor, Inc., Lincoln, NE). Nesse procedimento, selecionaram-se duas folhas completamente expandidas e localizadas na porção mediana de cada indivíduo. Essas medidas não são destrutivas e foram feitas na face abaxial de cada folha (predominantemente hipoestomáticas), entre 9:30 e 13:00 horas. Para reduzir a variabilidade associada aos diferentes horários de medida, foi medido um bloco por vez.

As medições foram efetuadas nos dias 03 de agosto e 21 de dezembro do ano de 2005, e 29 de janeiro, 11 de março, 14 de maio e 30 de junho de 2006, totalizando, portanto, seis períodos amostrais ao longo de um ano. É importante salientar, ainda, que quando iniciaram-se as medições as plantas já estavam submetidas aos tratamentos há aproximadamente um ano.

2.4. Avaliações microclimáticas:

Concomitantemente às medidas de condutância estomática e transpiração foliar, através de sensores do porômetro, foram monitoradas a temperatura e a umidade relativa do ar no interior da cubeta do aparelho, além da temperatura da folha e da radiação fotossinteticamente ativa incidente. A partir de alguns desses dados, para cada mês foi calculado o déficit de pressão de vapor d'água na atmosfera ($DPV_{ar\text{-}ar}$), através da seguinte equação:

$$DPV_{ar\text{-}ar} = P_{sat} - P_{real}$$

na qual P_{sat} corresponde à pressão de saturação do ar e P_{real} à pressão do ar na hora da medida.

A P_{sat} foi obtida a partir da temperatura do ar registrada no porômetro. Já a P_{real} resultou do produto entre a umidade relativa do ar (também registrada no aparelho) e a P_{sat}.

2.5. Medidas de potencial hídrico (Ψ_w):

Também foi realizada uma única medida de potencial hídrico foliar no dia 24 de agosto de 2006, entre 13:30 e 15:30 horas. Para tanto, um ramo de cada indivíduo foi cortado com uma lâmina e imediatamente submetido a uma câmara de pressão do tipo Scholander (Série 3000,

Soil Moisture Equipment Corp, Santa Bárbara, CA). Foram utilizados três indivíduos para cada espécie e tratamento, embora estes não tenham sido os mesmos utilizados nas medidas de condutância e transpiração foliar.

Além disso, não foi possível avaliar esse parâmetro em *V. megapotamica*, pelo fato de os indivíduos dessa espécie apresentarem-se sem folhas no período em que as medidas foram efetuadas.

2.6. Análise dos dados:

Para a comparação estatística dos dados de transpiração foliar, condutância estomática e potencial hídrico entre os tratamentos fez-se análise de variância (ANOVA) para cada uma das espécies, considerando-se os fatores bloco e tratamento. Para análise do efeito sazonal dentro de cada espécie, a ANOVA incluiu apenas o fator estação como fator de variação. Em caso de significância ($\alpha = 0,05$) das ANOVAs, aplicou se o Teste DMS de separação de médias. Para essas análises, utilizou-se o pacote estatístico SigmaStat versão 2.03 (SPSS Inc.).

3. Resultados

3.1. Análise visual do crescimento das espécies:

A figura 1 apresenta o aspecto geral de indivíduos representativos após 18 meses de exposição aos diferentes tratamentos. Fica evidente que o aumento na disponibilidade de nitrogênio resultou em maior crescimento das quatro espécies. Dados quantitativos de crescimento não foram incluídos no presente estudo.

3.2. Variação sazonal na condutância estomática e transpiração foliar:

A amplitude de variação exibida por cada espécie ao longo do período amostral foi muito maior no parâmetro condutância do que na transpiração (Figs. 2 A e B). Nesse sentido, dentre as espécies estudadas *D. racemosa* foi a que apresentou maior estabilidade da condutância estomática, na qual a média mínima foi de 53,87 mmol m^{-2} s^{-1} e a máxima 75,71 mmol m^{-2} s^{-1}, seguida de *E. myrcianthes* (87,48 a 133,8mmol m^{-2} s^{-1}), *E. argentinum* (15,3 a 75,3 mmol m^{-2} s^{-1}) e *V. megapotamica* (22,25 a 94,26 mmol m^{-2} s^{-1}). Da mesma forma, no parâmetro transpiração foliar, embora a amplitude tenha sido consideravelmente menor, *V. megapotamica* também foi a espécie que apresentou maior variação (0,58 a 2,76 mmol m^{-2} s^{-1}), sendo que nas demais a amplitude da variação foi praticamente a mesma.

Para *D. racemosa* e, principalmente, para *E. argentinum*, as variações sazonais em condutância e transpiração seguem padrões muito semelhantes, indicando um forte controle estomático na transpiração (Figs. 2 A e B). Em *E. myrcianthes*, do contrário, o padrão de variação da transpiração acompanha mais fortemente as variações na demanda evaporativa da atmosfera (DPV) do que as variações na condutância estomática. Em *V. megapotamica*, um desacoplamento entre condutância e transpiração só é verificado quando comparadas as medidas de março e maio, quando houve um processo acelerado de senescência foliar.

De um modo geral, ao longo de todo o período amostral, a espécie que exibiu os maiores valores, tanto de condutância estomática quanto de transpiração foliar, foi *E. myrcianthes* (exceto no mês de dezembro, onde valores igualmente altos foram exibidos por *V. megapotamica*). Embora não tenha sido possível realizar as medições em *V. megapotamica* no primeiro e no último mês do período amostral em função de seu caráter caducifólio, já do primeiro para o segundo mês de avaliação da espécie observou-se uma significativa redução em ambos os parâmetros avaliados (Figs. 2 A e B).

A figura 3 mostra as variações mensais médias do DPV_{ar-ar} e da temperatura, onde percebe-se que os maiores valores de DPV_{ar-ar} e temperatura ocorreram entre os meses de agosto e março, correspondendo ao período de maior demanda transpiratória durante o acompanhamento experimental. Entre março e maio houve uma brusca queda nesses dois parâmetros. Exceto para *V. megapotamica*, esta queda no DPV veio acompanhado de queda nas taxas transpiratórias.

3.3. Potencial hídrico:

Eugenia myrcianthes foi a espécie que apresentou, significativamente, o menor potencial hídrico (-1,20 MPa) dentre as espécies avaliadas (Fig. 4). Entre os tratamentos, não houve diferença significativa em nenhuma das espécies (dados não mostrados).

D. racemosa

E. argentinum

E. myrcianthes

V. megapotamica

Figura 1. Da esquerda para a direita, aspecto geral de indivíduos submetidos a altos, médios e baixos níveis de nitrogênio (escala: 0,80 cm).

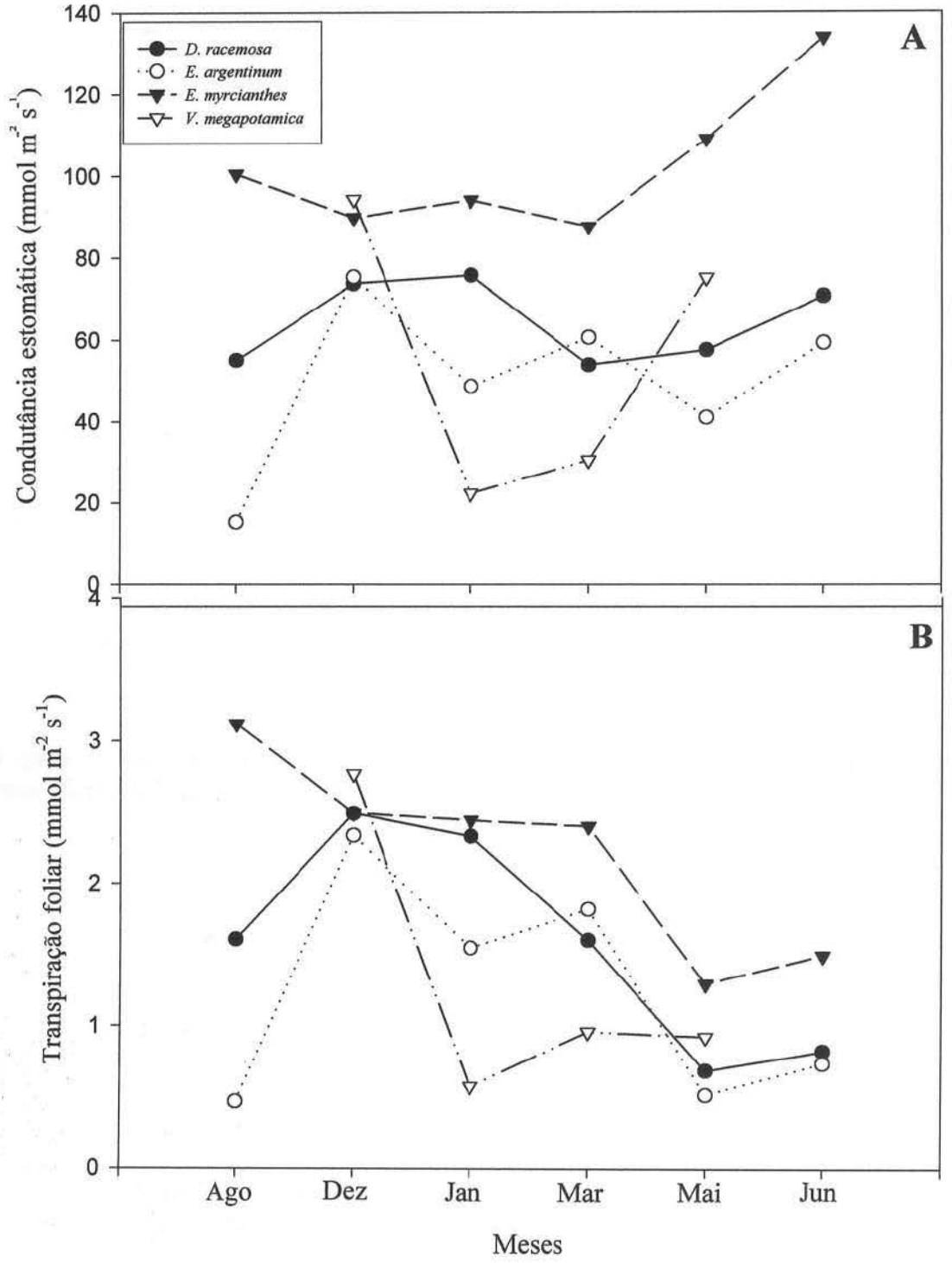

Figura 2. Variação sazonal na condutância estomática (A) e na transpiração foliar (B). Cada ponto representa a média de 9 indivíduos (todas as unidades experimentais de uma espécie foram agrupadas, não se considerando os níveis de nitrogênio).

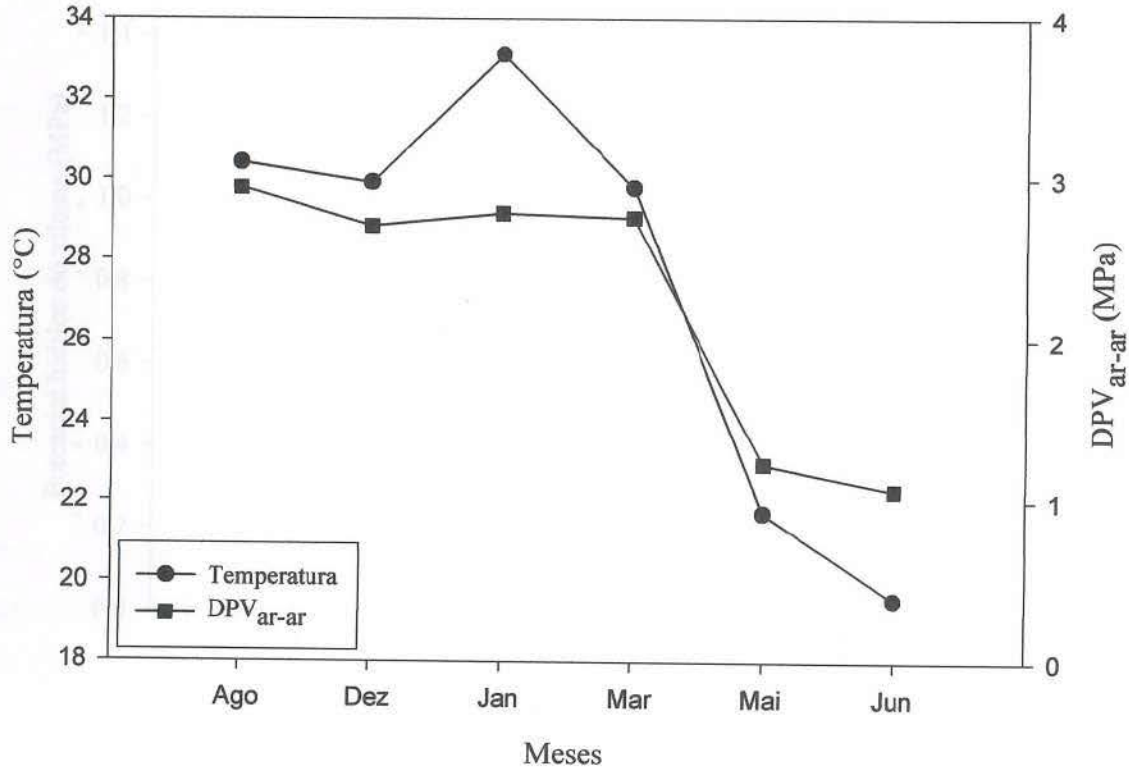

Figura 3: Variação sazonal da temperatura média e do déficit de pressão de vapor d'água na atmosfera (DPV_{ar-ar}). Cada ponto representa a média de 36 valores.

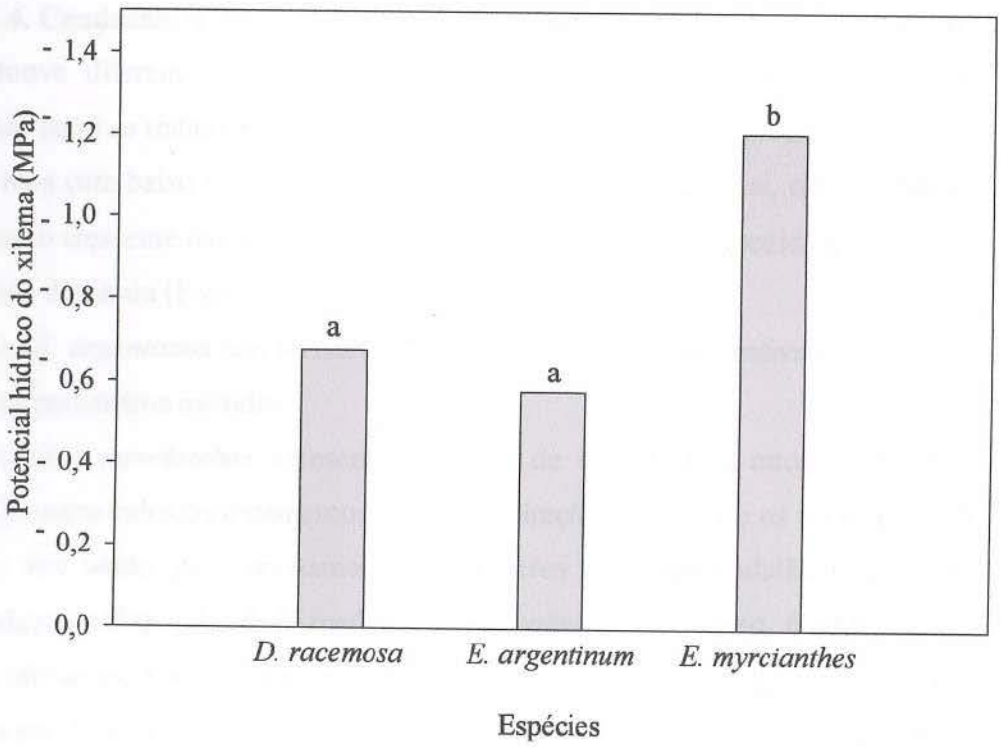

Figura 4: Potencial hídrico do xilema de cada espécie. Letras minúsculas diferentes sobre as barras indicam diferenças significativas entre as espécies ($P \leq 0,05$). Cada barra representa a média de 9 indivíduos.

3.4. Condutância estomática e transpiração foliar: comparação entre tratamentos

Houve diferença estatisticamente significativa na condutância e transpiração de *D. racemosa* entre os tratamentos baixo e alto, e entre médio e alto níveis de nitrogênio. Embora os tratamentos com baixo e médio níveis não tenham diferido entre si, observou-se uma tendência ao aumento crescente das taxas de condutância e transpiração a medida que a disponibilidade de nitrogênio diminuiu (Figs. 5 A e B).

Em *E. argentinum* não foram observadas diferenças significativas entre os tratamentos em ambos os parâmetros medidos.

Eugenia myrcianthes apresentou valores de condutância estomática significativamente diferentes entre todos os tratamentos, e de transpiração foliar entre os tratamentos baixo e alto, e médio e alto sendo que, curiosamente, as menores taxas de condutância e transpiração foram observadas sob disponibilidade mediana de nitrogênio. Além disso, é interessante salientar que dentre todas as espécies e tratamentos avaliados, as maiores taxas de ambos os parâmetros foram exibidas por *E. myrcianthes*, sob alto suprimento de nitrogênio (g_e=139,04 mmol m^{-2} s^{-1} e E=3,03 mmol m^{-2} s^{-1}).

Vitex megapotamica, por sua vez, apresentou diferença significativa apenas entre os tratamentos de baixo e alto nitrogênio, tanto na condutância estomática quanto na transpiração foliar (embora na transpiração, entre os tratamentos com baixo e médio nitrogênio, p = 0,072). As menores taxas de ambos os parâmetros foram encontradas nessa espécie, sob baixo nível de nitrogênio (g_e=25,59 mmol m^{-2} s^{-1} e E=0,63 mmol m^{-2} s^{-1}). Além disso, ao contrário do esperado, *V. megapotamica* exibiu maiores taxas de condutância e transpiração na medida em que aumentou a disponibilidade de nitrogênio (Figs. 5 A e B).

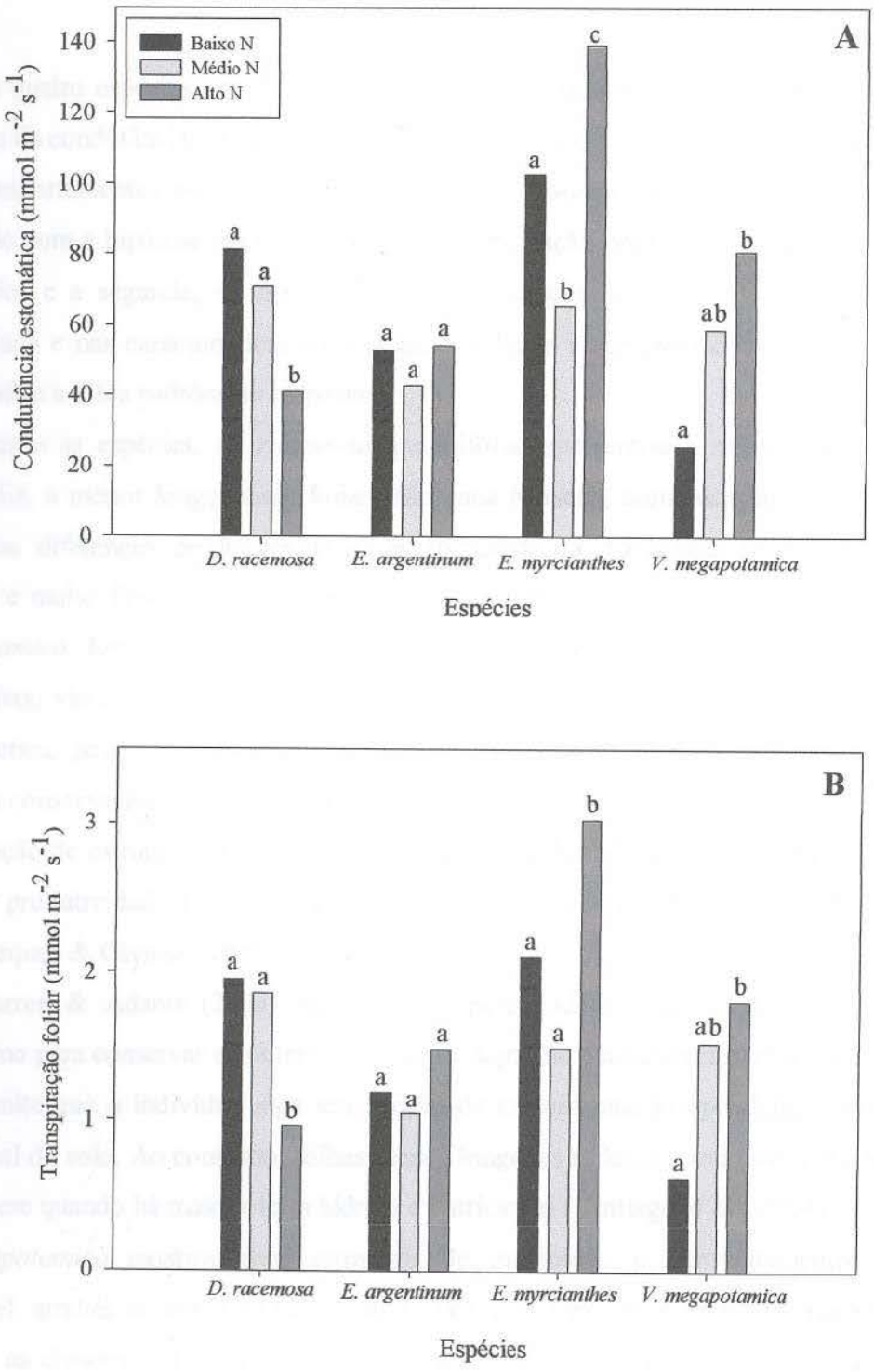

Figura 5. Condutância estomática (A) e transpiração foliar (B) em cada espécie e tratamento. Letras minúsculas diferentes sobre as barras indicam diferenças significativas entre os diferentes tratamentos, dentro da mesma espécie ($P \leq 0,05$).

4. Discussão

As quatro espécies estudadas apresentaram comportamentos distintos no que se refere às respostas da condutância estomática e da transpiração à disponibilidade de nitrogênio. Destacam-se os comportamentos opostos de *D. racemosa* e *V. megapotamica*, onde a primeira respondeu de acordo com a hipótese inicial (aumento na transpiração com a redução na disponibilidade de nitrogênio) e a segunda, de maneira contrária. Nesse sentido, acredita-se que contrastes na longevidade e nas características morfológicas foliares entre essas duas espécies possam estar relacionados a estes padrões de resposta.

Dentre as espécies, *D. racemosa*, perenifólia, apresentou a maior e *V. megapotamica*, caducifólia, a menor longevidade foliar (Morgana Mósena, comunicação pessoal). Consistente com estas diferenças de longevidade, as folhas de *D. racemosa* apresentaram-se bastante espessas e muito fibrosas, quando comparadas às folhas mais membranáceas e delgadas de *V. megapotamica*. Espécies caducifólias geralmente apresentam maiores taxas fotossintéticas que perenifólias, visto que estas últimas alocam menores proporções de nitrogênio à maquinária fotossintética, pois suas folhas, além de disporem de um período fotossintético mais longo, atuam na conservação e estocagem de nutrientes, tolerância a estresses, e investem maior energia na produção de estruturas de defesa contra ataques de herbívoros, por exemplo, em detrimento de maior produtividade. Por isso, parecem apresentar menor demanda por nutrientes presentes no solo (Vázquez & Givnish, 1998).

Warren & Adams (2004) afirmam que perenicidade foliar, além de ser um eficiente mecanismo para conservar os nutrientes, é uma adaptação a ambientes carentes nutricionalmente, pois permite que o indivíduo siga seu padrão de crescimento independente da disponibilidade nutricional do solo. Ao contrário, folhas menos longevas refletem uma estratégia de maximizar a fotossíntese quando há maior oferta hídrica e nutricional (Santiago *et al.*, 2004). Assim, enquanto *V. megapotamica* mostrou uma estratégia de maximizar o aproveitamento do nitrogênio disponível, através do aumento na condutância estomática e transpiração foliar em resposta ao aumento na disponibilidade de nitrogênio, em *D. racemosa* não houve demanda para uma alta oferta nutricional e uma alta disponibilidade veio acompanhada por menor fluxo de massa. Uma importante consequência fisiológica deste padrão de resposta é que a eficiência no uso da água aumenta, uma vez que é mantido o suprimento de nitrogênio para a fotossíntese, mas com maior economia de água. Ludwig *et al.* (2006) constataram redução nas trocas gasosas (incluindo a

transpiração) e aumento da eficiência no uso da água em *Helianthus anomalus* sob alta oferta de nitrogênio e sugeriram que as raízes percebiam essa alta disponibilidade nutricional como se estivessem sofrendo estresse hídrico; porém, os autores não souberam explicar quais os mecanismos responsáveis por essa percepção, naquele contexto. Por outro lado, Marschner (1995) coloca que algumas plantas, quando supridas com pouco nitrogênio respondem como que a uma deficiência na disponibilidade de água no substrato, apresentando fechamento estomático mais rápido do que plantas bem supridas com esse nutriente. Segundo o mesmo autor, essa resposta estomática mais rápida se deve ao aumento na concentração de ABA no xilema e às diferenças nas respostas das folhas, onde folhas com menos nitrogênio são mais responsivas do que as com nitrogênio suficiente. De fato, a falta de água tanto leva a uma concentração dos nutrientes na solução do solo, quanto reduz seu transporte até o sistema radicular. Assim, tanto um aumento (via concentração) como uma redução (via menor transporte) na disponibilidade de nitrogênio poderiam ser "interpretados" pela raiz como um sinal de escassez hídrica.

Supondo que as folhas de *V. megapotamica*, por serem menos longevas, expressam maior capacidade fotossintética do que as de *D. racemosa*, é possível que o observado aumento na transpiração em resposta à maior disponibilidade de nitrogênio no solo seja também o resultado da manutenção de maiores condutâncias estomáticas, visando aumentar o aporte de CO_2 para o interior das folhas, de forma a aproveitar melhor o aumento na disponibilidade de nitrogênio para o aparato fotossintético. O fato de *E. myrcianthes* ter exibido as menores taxas de condutância e transpiração no nível moderado de nitrogênio foi, além de inesperado, bastante curioso. De toda forma, o maior nível de disponibilidade de nitrogênio foi, à semelhança de *V. magapotamica*, o que se associou às maiores taxas destes parâmetros. *Eugenia myrcianthes* é descrita e comporta-se a campo como uma espécie caducifólia. No entanto, no estágio juvenil em que foi estudada, nunca exibiu este comportamento. Estas duas espécies caducifólias foram também as que apresentaram as maiores razões de massa entre raiz e parte aérea, quando comparadas às outras duas (Morgana Mósena, comunicação pessoal). Este maior investimento radicular pode estar associado ao uso deste órgão para estocagem, permitindo a estas espécies aproveitar altas disponibilidades de nitrogênio no solo, mesmo este excedendo à demanda. Segundo Chapin (1980), este consumo de luxo só é viável quando a estocagem é possível. A estocagem de reservas nutricionais por espécies caducifólias, proporcionaria uma compensação às perdas nutricionais associadas às perdas periódicas de suas folhas. Os indivíduos de *E. myrcianthes* utilizados no experimento também se mostraram interessantes no sentido de que se observou alta diversidade fenotípica entre eles, com relação à pilosidade, coloração, consistência foliar e até

mesmo filotaxia. Cabe ressaltar que um aumento nas taxas transpiratórias com o aumento no suprimento de nitrogênio tem de vir acompanhado de uma adequada tolerância das espécies a tensões elevadas no xilema.

Apesar do hábito perenifólio, as folhas de *E. argentinum* foram menos longevas que as de *E. myrcianthes* (Morgana Mósena, comunicação pessoal). Aquela espécie foi a única a não alterar o seu comportamento hídrico (condutância estomática e transpiração) em resposta às variações no fornecimento de nitrogênio. De toda forma, este comportamento resultaria em maior suprimento de nitrogênio por fluxo de massa quando este se torna mais disponível quando comparado ao comportamento exibido por *D. racemosa*. Esse padrão de resposta também pode estar relacionado ao hábito foliar. Embora seja uma espécie perenifólia como *D. racemosa*, apresenta uma taxa de renovação foliar muito maior que esta. Assim, não surpreende que seu comportamento tenha sido intermediário aos de *D. racemosa* e aos das duas espécies caducifólias.

As espécies estudadas apresentaram comportamentos sazonais bastante distintos no que se refere às relações hídricas. *Eugenia myrcianthes* pareceu ser a espécie menos conservadora em relação ao uso da água, uma vez que apresentou os maiores valores de condutância e transpiração durante praticamente todo o período de estudo, assim como o menor valor de potencial hídrico. Uma vez que esta espécie respondeu de forma pouco conservadora também com relação ao nitrogênio no solo, sugere-se que, além de ser uma espécie com maior tolerância ao desenvolvimento de altas tensões no xilema que as demais, explora de forma pouco econômica o nitrogênio no solo. Esta espécie é bastante distinta das outras pelo desenvolvimento de um volumoso xilopódio, o qual deve estar atuando como importante local de estocagem de nutrientes e como capacitor hídrico para as plantas. Lembrando que a espécie não exibiu seu caráter caducifólio durante o período experimental, seria interessante testar se a expressão deste hábito não é dependente do grau de desenvolvimento do referido xilopódio.

A caracterização das relações hídricas e nutricionais de *V. megapotamica* ficou bastante incompleta comparada às demais, pois a não amostragem das plantas no período primaveril nos impediu de analisar seu comportamento durante o breve período de maior atividade de suas folhas. Supõe-se, pelo comportamento exibido em dezembro, que suas taxas transpiratórias tenham sido ainda mais altas no período anterior, da primavera. A brusca queda observada nas taxas de condutância e transpiração foliar de *V. magapotamica* entre os meses de dezembro e janeiro podem refletir apenas o seu caráter caducifólio e sua baixa longevidade foliar. Outra possibilidade seria a de que, em virtude de um alto DPV, aliado à maior temperatura medida

durante o período experimental, a espécie tenha sofrido algum tipo de perturbação metabólica. Quanto ao aumento na condutância observado no último mês (maio), este pode não ser representativo e sim simplesmente refletir um descontrole da planta sobre seus estômatos, já que as únicas folhas que ainda não haviam senescido no momento das medições apresentavam um estado fisiológico bastante precário. Futuros estudos com *V. megapotamica* devem, além de expandir o período experimental de forma a incluir a primavera, verificar se o comportamento exibido com relação ao nitrogênio está associado a um consumo de luxo e à estocagem do nitrogênio.

Um estudo feito em florestas tropicais na Tailândia (Ishida *et al.*, 2006), buscando comparar diferenças nas propriedades foliares e trocas gasosas entre espécies de hábitos foliares contrastantes, examinou *Vitex peduncularis* como uma das espécies caducifólias, a qual exibiu maior condutância estomática diária e maior condutividade nos vasos do xilema em relação à espécie perenifólia. Taxas menos elevadas de condutância estomática e assimilação de carbono foram também observadas em uma espécie perenifólia em comparação com outras caducifólias num estudo realizado na cidade de Salamanca, apesar dessa diferença não ter se expressado no estágio de plântula (Mediavilla & Escudero, 2003). Embora a amostragem sazonal esteja incompleta, a julgar pelo comportamento de *E. myrcianthes* e projeções feitas para *V. magapotamica*, acredita-se que as duas espécies caducifólias tendem a exibir picos maiores de condutância estomática e transpiração do que as perenifólias.

A espécie perenifólia e de folhas mais longevas, *D. racemosa*, apresentou condutâncias estomáticas menores e mais estáveis do que a caducifólia *E. myrcianthes* ao longo do período experimental, provavelmente refletindo justamente a maior longevidade de suas folhas. Durante praticamente todo o período amostral, a outra espécie perenifólia, *E. argentinum*, apresentou um forte controle estomático sobre a transpiração. Esta espécie foi a única que apresentou sinais de murcha foliar nos períodos mais quentes, ainda que isso tenha ocorrido em eventos isolados. Silva (2004), estudando as relações hídricas dessa espécie em um afloramento rochoso, constatou que, embora a condutância estomática exerça bastante influência no controle da transpiração foliar, em alguns momentos essa espécie não conseguiu manter um potencial hídrico razoável nos meses de menor disponibilidade hídrica, indicando ou um solo bastante seco, ou um sistema condutor hidráulico ineficiente. Como no presente trabalho a oferta hídrica não foi limitante e ainda assim alguns indivíduos expressaram sinais de murcha, provavelmente essa espécie apresenta baixa eficiência hidráulica. Uma baixa condutividade hídrica da espécie

também poderia explicar o fato da mesma não responder ao aumento na disponibilidade de nitrogênio com um aumento nas taxas transpiratórias.

A diferença constatada no comportamento das espécies em relação à disponibilidade de nitrogênio indica que não há uma relação direta entre a oferta deste elemento e a taxa de fluxo de massa. Assim, conforme nossos resultados, baixos níveis de nitrogênio nem sempre refletem num aumento da condutância estomática e da transpiração, sendo essa característica dependente da identidade das espécies. A diversidade de resultados encontrados na literatura corrobora essa idéia. Uma melhor interpretação das diferentes respostas observadas far-se-á possível a partir da disponibilização de dados referentes a outros aspectos relacionados ao uso do nitrogênio pelas espécies.

5. Referências

BACKES, P. & IRGANG, B. 2002. Árvores do sul. Instituto Souza Cruz - Clube da Árvore. Rio de Janeiro. 326p.

BETTMANN, G.T.; RATNAYAKA, H.H.; MOLIN, W.T & STERLING, T.M. 2006. Physiological and antioxidant responses of cotton and spurred anoda (Anoda cristata) under nitrogen deficiency. *Weed Science*, **54**: 641-650.

CHAPIN III, F.S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and sistematics*, **11**:233-260.

DaMATTA, F.M.; LOOS, R.A.; SILVA, E.A.; LOUREIRO, M.E. & DUCATTI, C. 2002. Effects of soil water deficit and nitrogen nutrition on water relations and photosynthesis of pot-grown Coffea canephora Pierre. *Trees*, **16**: 555-558.

DODD, I.C.; TAN, L.P. & HE, J. 2003. Do increases in xylem sap pH and/or ABA concentration mediate stomatal closure following nitrate deprivation? *Journal of Experimental Botany*, **54**: 1281-1288.

FIFE, D.N. & NAMBIAR, E.K.S. 1995. Effect of nitrogen on growth and water relations of radiata pine families. *Plant and Soil*, **168**: 279-285.

GRACIANO, C.; GUIAMÉT, J.J. & GOYA, J.F. 2005. Impact of nitrogen and phosphorus fertilization on drought responses in Eucalyptus grandis seedlings. *Forest Ecology and Management*, **212**: 40-49.

GUO, F.Q.; YOUNG, J. & CRAWFORD, N.M. 2003. The nitrate transporter AtNRT1-1 (CHL1) functions in stomatal opening and contributes to drought susceptibility in arabidopsis. *The Plant Cell*, **15**: 107-117.

GUO, S.; BRÜK, H. & SATTELMACHER, B. 2002. Effects of supplied nitrogen from on growth and water uptake of French bean (Phaseolus vulgaris L.) plants. *Plant and Soil*, **239**: 267-275.

ISHIDA, A.; DILOKSUMPUN, S.; LADPALA, P.; STAPORN, D.; PANUTHAI, S.; GAMO, M.; YAZAKI, K.; ISHISUKA, M. & PUANQCHIT, L. 2006. Contrasting seasonal leaf habits of canopy trees between tropical dry-deciduous and evergreen forests in Thailand. *Tree Physiology*, **26**: 643-656.

JONES, H.J. 1983. Plants and microclimate. Cambridge University Press, Oxford. 323p.

KHAN, M.G.; SILBERBUSH, M. & LIPS, S.H. 1994. Physiological studies on salinity and nitrogen interaction in alfafa. *Journal of Plant nutrition*, **17**: 669-682.

KRAMER, P.J. & BOYER, J.S. 1995. Water relations of plant and soils. Academic Press. San Diego, Califórnia. 495p.

LARCHER, W. 2000 Ecofisiologia Vegetal. Rima, São Paulo. 531p.

LUDWIG, F.; JEWITT, R.A. & DONOVAN, L.A 2006. Nutrient and water addition effects on day- and night-time conductance and transpiration in C3 desert annual. *Oecologia*, **148**: 219-225.

LU, Y.X.; LI, C.J. & ZHANG, F.S. 2005. Transpiration, potassium uptake and flow in tobacco as affected by nitrogen forms and nutrient levels. *Annals of Botany*, **95**: 991-998.

MARSCHNER, H. 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants. 2nd ed, London: Academic Press, 889p.

MASTLE, J.; FARQUHAR, G.D. & WONG, S.C. 1992. Transpiration ratio and plant mineral content are related among genotypes of a range of species. *Plant Physiology*, **19**: 709-721.

McDONALD, E.P.; ERICKSON, J.E. & KRUGER, E.L. 2002. Can decreased transpiration limit plant nitrogen acqisition in elevated CO2 . *Functional Plant Biology*, **29**: 1115-1120.

MEDIAVILLA, S. & ESCUDERO, A. 2002. Mature trees versus seedlings: differences in leaf traits and gas axchange patterns in three co-occurring Mediterranean oaks. *Sciences*, **60**: 455-460.

POLLEY, H.W.; JONHSON, H.B.; TISCHLER, C.R. & TORBET, H.A 1999. Links between transpiration and plant nitrogen: variation with atmospheric CO2 concentration and nitrogen availability. *Trends in Plant Science*, **160**: 535-542.

POSSAMAI, R.M. 1997. Guia ilustrado da flora arbórea do Morro do Osso, Porto Alegre, RS. *Monografia*, UFRGS.

RADIN, J.W. & BOYER, J.S. 1982. Control of leaf expansion by nitrogen nutrition in sunflower plants. *Plant Physiology*, **69**: 771-775.

SANTIAGO, L.S.; KITAJIMA, K.; WRIGHT, S.J. & MULKEY, S.S. 2004. Coordinated changes in photosynthesis, water relations and leaf nutritional traits of canopy trees along a precipitation gradient in lowland tropical forest. *Oecologia*, **139**: 495-502.

SCHLINDWEIN, G. 2002. Padrões de uso da água de três espécies arbóreas co-ocorrentes em moitas de restinga no município de Arambaré, RS. *Dissertação de mestrado*, UFRGS.

SILVA, L.G.R. 2004. Estudo das relações hídricas de três espécies arbóreo-arbustivas em um afloramento rochoso no Parque Estadual de Itapuã, RS. *Dissertação de mestrado*, UFRGS.

SMIRNOFF, N.; TODD, P. & STEWART, G.R. 1984. The ocurrence of nitrate reduction in the leaves of woody plants. *Annals of Botany*, **54**: 363-374.

TAIZ, L. & ZEIGER, E. 2004. Fisiologia Vegetal. 3, ed. Porto Alegre: Artmed., 719p.

TOFT, N.L.; ANDERSON, J.E. & NOWAK, R.S. 1989. Water use efficiency and carbon isotope composition of plants in a cold desert environment. *Oecologia*, **80**: 11-18.

VÁZQUEZ, J.A. & GIVNISH, T. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal Ecology*, **86**: 999-1020.

WAECHTER, J.L. 1985. Aspectos ecológicos da vegetação de restinga no Rio Grande do Sul. Comunicações do Museu de Ciências da PUCRGS, sér Bot. Porto Alegre. 33: 49-68.

WARREN, C.R. & ADAMS, M. A 2004. Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis. *Trends in Plant Science*, **9**: 270-274.