



VANESSA DA FONTOURA CUSTÓDIO MONTEIRO

**CRESCIMENTO DE *Vochysia thyrsoidea* POHL
(VOCHYSIACEAE) EM RESPOSTA ÀS CONDIÇÕES
AMBIENTAIS DO CERRADO RUPESTRE**

**LAVRAS-MG
2017**

VANESSA DA FONTOURA CUSTÓDIO MONTEIRO

**CRESCIMENTO DE *Vochysia thyrsoidea* POHL (VOCHYSIACEAE) EM RESPOSTA
ÀS CONDIÇÕES AMBIENTAIS DO CERRADO RUPESTRE**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica Aplicada, área de concentração em Botânica Aplicada, para a obtenção do título de Doutora.

Dr. João Paulo Rodrigues Alves Delfino Barbosa
Orientador

Dra. Ana Carolina Maioli Campos Barbosa
Coorientadora

**LAVRAS-MG
2017**

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

Monteiro, Vanessa da Fontoura Custódio.

Crescimento de *Vochysia thyrsoidea* POHL (Vochysiaceae) em
resposta às condições ambientais do cerrado rupestre / Vanessa da
Fontoura Custódio Monteiro. - 2017.

67 p. : il.

Orientador(a): João Paulo Rodrigues Alves Delfino Barbosa.

Coorientador(a): Ana Carolina Maioli Campos Barbosa.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2017.

Bibliografia.

1. Comportamento isohídrico. 2. Crescimento radial. 3.
Demografia foliar. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

VANESSA DA FONTOURA CUSTÓDIO MONTEIRO

**CRESCIMENTO DE *Vochysia thyrsoidea* POHL (VOCHYSIACEAE) EM RESPOSTA
ÀS CONDIÇÕES AMBIENTAIS DO CERRADO RUPESTRE**

**GROWTH OF *Vochysia thyrsoidea* POHL (VOCHYSIACEAE) IN RESPONSE TO
THE ENVIRONMENTAL OF THE ROCKY CERRADO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica Aplicada, área de concentração em Botânica Aplicada, para a obtenção do título de Doutora.

APROVADA em 03 de abril de 2017.

Dra. Ana Carolina Maioli Campos Barbosa UFLA-MG

Dr. Eduardo van den Berg UFLA-MG

Dr. Giordane Augusto Martins - INPA-AM

Dr. Gustavo Habermann UNESP-SP

Suplentes:

Dra. Gislene Carvalho de Castro - UFSJ-MG

Dr. Paulo Eduardo Ribeiro Marchiori UFLA-MG

Dr. João Paulo Rodrigues Alves Delfino Barbosa
Orientador

Dra. Ana Carolina Maioli Campos Barbosa
Coorientadora

**LAVRAS-MG
2017**

Aos meus pais, Vanderlei e Maria Elena, meus exemplos, a quem devo tudo o que sou.

Dedico

AGRADECIMENTOS

A Deus por ter me dado a permissão de chegar até aqui e por toda a força concedida na concretização desse sonho e a Nossa Senhora, pela presença real no meu dia a dia.

À Universidade Federal de Lavras e ao Programa de Pós-Graduação em Botânica Aplicada, pela oportunidade de realizar o doutorado, pelo aprendizado e convivência com professores, funcionários e amigos.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos, e ao Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento Científico (CNPq) pelo financiamento do projeto “Impactos das mudanças globais no regime de fogo, no funcionamento e na estrutura de paisagens tropicais”.

Ao meu orientador, Dr. João Paulo Rodrigues Alves Delfino Barbosa, pela confiança, amizade, por ter me dado a chance de trabalhar com Ecofisiologia Vegetal desde o mestrado, pelos ensinamentos e pelo exemplo que levarei para minha vida profissional.

À minha coorientadora, Dra. Ana Carolina Maioli Campos Barbosa, pelo exemplo, amizade e ajuda na parte de crescimento radial de *V. thyrsoidea* desde o mestrado.

Aos meus pais, meus irmãos (Aline e Maycon) e meu sobrinho João Lucas, que são tudo pra mim. Obrigada pelo amor, orações, apoio, incentivo e compreensão durante esses anos longe de casa.

Ao meu namorado Pedro, pelo amor, compreensão e incentivo ao longo desta etapa e a todos da “família trapo”, pelos momentos de muita união e alegria que passamos juntos.

Aos amigos do Laboratório de Ecofisiologia Vegetal (LEV-UFLA), pela convivência maravilhosa, pela troca de conhecimento e por toda ajuda em campo. Agradeço à Nayara, pelo companheirismo profissional durante os anos de pesquisa com as “Vochysias”.

À Kamila Dázio e a todas as meninas do Laboratório de Bioquímica e Fisiologia Molecular de Plantas, pela ajuda nas análises enzimáticas, e ao Daniel Fernando (LEMAF), pela dedicação em me ajudar com os dados de radiação solar.

Ao Centro Universitário de Lavras - UNILAVRAS, que através do professor Fernando Antônio Frieiro Costa permitiu a realização da pesquisa na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão, e ao Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito, também por permitir a realização da pesquisa em suas dependências.

A todos que contribuíram de alguma forma para a realização deste trabalho: muito obrigada!

“Ecologia e espiritualidade estão fundamentalmente conectadas, porque a profunda consciência ecológica, em última síntese, é consciência espiritual.”

Fritjof Capra

RESUMO

Em ambientes sazonalmente secos, as condições limitantes, especialmente a disponibilidade hídrica, podem ocasionar alterações no padrão de crescimento de plantas. Espécies arbóreas, por terem maior ciclo de vida, tendem a ter diferentes estratégias de alocação de recursos, e a capacidade de crescer ou perder módulos frente às condições ambientais pode indicar, ao longo do tempo, o sucesso de indivíduos e de populações. Assim, monitorar o crescimento dessas plantas em condições naturais é fundamental para entender a estabilidade de populações frente às variações ambientais. Dentre as espécies lenhosas que ocupam os cerrados rupestres da região de abrangência da bacia hidrográfica do Alto do Rio Grande, no sul de Minas Gerais, *Vochysia thyrsoidea* Pohl (Vochysiaceae) é uma espécie sempre-verde que vem sendo estudada em duas áreas de cerrado rupestre desde 2013 pelo grupo de pesquisa do Laboratório de Ecofisiologia Vegetal da Universidade Federal de Lavras. Os estudos realizados nessas áreas mostram que o crescimento da espécie é contínuo mesmo em períodos de baixa disponibilidade hídrica. Porém, para avaliar o sucesso dos indivíduos em condições de campo é necessário o monitoramento ao longo do tempo. Assim, esta tese preenche as lacunas sobre quais são os fatores que controlam o crescimento de *V. thyrsoidea* nos cerrados rupestres. O crescimento foi monitorado através de avaliações de incremento radial, altura, demografia foliar, expansão e mortalidade de ramos, potencial hídrico, índice de clorofila e atividade das enzimas do sistema antioxidante em duas subpopulações de *V. thyrsoidea* localizadas no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito, Lavras, MG e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão, Ingaí, MG. Nesse cenário, testou-se a hipótese de que *Vochysia thyrsoidea* é uma espécie isohídrica e de que existem diferenças ambientais entre as áreas de estudo que influenciam o crescimento da espécie, principalmente da radiação incidente. Os resultados mostram que os indivíduos maximizam o crescimento pela manutenção do potencial hídrico. Apesar da diferença na orientação das faces das vertentes do relevo entre as duas áreas, o comportamento do crescimento foi semelhante entre as subpopulações. No entanto, os indivíduos do PEQRB apresentaram maior taxa de incremento acumulado ao final do estudo, o que foi favorecido por estarem voltados à face leste, aproveitando melhor a incidência da luz no período da manhã para a assimilação do carbono. Além disso, as duas subpopulações otimizam o crescimento radial em períodos mais quentes, com maior incidência de radiação solar. Por outro lado, o pico de produção foliar ocorre em meses mais frios e com menor radiação. Assim, essa aptidão estratégica de alocação de recursos associada com a manutenção do potencial hídrico é determinante no sucesso de *V. thyrsoidea* nos cerrados rupestres.

Palavras-chave: Comportamento isohídrico. Crescimento radial. Demografia foliar. Ambientes sazonalmente secos.

ABSTRACT

Seasonal dry areas have limiting conditions, especially the water availability which may cause alterations in the growth pattern of plants. Tree species, since they have a longer life cycle, tend to show different strategies in the resource allocation, growth investment, and the capacity of losing modules in front of environmental conditions, indicating the success of individuals and populations along the time. Considering that, is important to monitorate the growth of these plants under natural conditions in order to understand the stability in relation to environmental fluctuations. Among the tree species that occupy rocky cerrado in the Alto do Rio Grande Basin, south of Minas Gerais, *Vochysia thyrsoidea* Pohl (Vochysiaceae) is an evergreen species which is a subject of research of the Plant Ecophysiology Laboratory at Federal University of Lavras, in two areas since 2013. Studies in these rocky cerrado areas show a continuous growth pattern even during periods of restricted water availability. However, to evaluate the success of these individuals under field conditions, a long-term monitoring is needed. Thus, this research is able to fill some gaps about environmental factors responsible for control of *V. thyrsoidea* in rocky cerrado areas. The growth was assessed using evaluations of radial increase, height, leaf demography, expansion and mortality of branches, water potential, chlorophyll index, and activity of antioxidant enzymes in two subpopulations of *V. thyrsoidea*, placed at Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB), Lavras, MG and at Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão, Ingaí, MG. In this scenario, we tested the hypothesis that *V. thyrsoidea* is an isohydric species and there are environmental differences between the two studied areas, as incident radiation, that may influence the growth of this species. Individuals maximize their growth by maintaining the water potential. Besides the difference in the orientation of the side of the relief slopes between the two areas, growth trend was similar between the subpopulations. However, individuals at PEQRB showed the highest increment at the end of the experimental period that was favored by the orientation to the east side, allowing the use of the best incident radiation in the carbon assimilation, during the morning. Furthermore, the two subpopulations optimized the radial increase during warmer and sunnier periods. On the other hand, the maximum of leaf production occurred during the cold months, with less radiation. Thus, this strategic aptitude in the resource allocation associated with the maintenance of the water potential is determinant of the success of *V. thyrsoidea* in rocky cerrado.

Keywords: Isohydric behavior. Radial increment. Leaf demography. Seasonal dry areas.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 –	Localização das áreas de estudo: Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB).....	23
Figura 2 –	Distribuição espacial dos indivíduos de <i>Vochysia thyrsoidea</i> marcados no (A) Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito e na (B) Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão.....	24
Figura 3 –	Capacidade de campo (CC) e capacidade máxima de água disponível no solo (CAD) para as áreas de estudo localizadas no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB).....	25
Figura 4 –	Representação esquemática da avaliação de competição nas subpopulações de <i>V. thyrsoidea</i> em campo.....	28
Figura 5 –	Representação esquemática da avaliação do crescimento radial em <i>Vochysia thyrsoidea</i> através de faixa dendrométrica.....	28
Figura 6 –	Precipitação pluviométrica mensal observada de 2013 a 2016 e em um período de 30 anos (Normal Climatológica 1961-1990).....	33
Figura 7 –	Conteúdo relativo de água observado na profundidade de 1,75 m do solo das áreas de estudo no período de 2013 a 2016.....	33
Figura 8 –	Valores médios (\pm desvio padrão) da (A) radiação global potencial e da (B) quantidade de horas de radiação direta observadas em cada área de estudo.....	34
Figura 9 –	Valores médios de temperatura e déficit de pressão de vapor (\pm desvio padrão) observados nas áreas de estudo no período de 2013 a 2016. (A) Temperatura máxima, (B) DPV máximo, (C) Temperatura mínima, (D) DPV mínimo, (E) Temperatura média e (F) DPV médio.....	35
Figura 10 –	Distribuição do número de indivíduos de <i>Vochysia thyrsoidea</i> em classes de diâmetro no (A) Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito e na (B) Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão nos anos de 2013 e 2016.....	37
Figura 11 –	Distribuição do número de indivíduos de <i>Vochysia thyrsoidea</i> em classes de diâmetro em uma parcela de 20 x 50 m no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão,	

	no ano de 2016.....	37
Figura 12 –	<i>Box plots</i> (n=30) para o índice de competição nas subpopulações de <i>Vochysia thyrsoidea</i> do Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB).....	38
Figura 13 –	Número de indivíduos de <i>Vochysia thyrsoidea</i> que apresentaram crescimento radial ativo durante o período de estudo no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB).....	39
Figura 14 –	Taxa média de incremento radial (mm) de indivíduos de <i>Vochysia thyrsoidea</i> parasitados (n=16) e não parasitados (n=14) por <i>Psittacanthus robustus</i> no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito, no período de 2013 a 2016.....	39
Figura 15 –	Taxa média de incremento radial (mm) de <i>Vochysia thyrsoidea</i> no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (n=14) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (n=30), no período de 2013 a 2016.....	40
Figura 16 –	Incremento radial acumulado de <i>Vochysia thyrsoidea</i> no (A) Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito e na (B) Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão, no período de 2013 a 2016.....	41
Figura 17 –	Incremento radial acumulado dos indivíduos de <i>Vochysia thyrsoidea</i> parasitados por <i>Psittacanthus robustus</i> no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito, no período de 2013 a 2016.....	41
Figura 18 –	Índice de competição de Hegyi e incremento radial acumulado total de cada indivíduo de <i>Vochysia thyrsoidea</i> no (A) Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito e na (B) Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão.....	42
Figura 19 –	Dinâmica foliar observada em <i>Vochysia thyrsoidea</i> no (A) Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (n=26) e na (B) Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (n=30).....	43
Figura 20 –	Dinâmica os ramos observada em <i>Vochysia thyrsoidea</i> no (A) Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (n=93) e na (B) Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (n=102).....	45
Figura 21 –	Crescimento dos ramos avaliados através do (A) comprimento e (B) diâmetro dos entrenós de <i>Vochysia thyrsoidea</i> no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito ($0 \leq n \leq 53$) e na Reserva Biológica	

	Unilavras-Boqueirão ($0 \leq n \leq 77$).....	45
Figura 22 –	Número de indivíduos de <i>Vochysia thyrsoidea</i> que apresentaram crescimento em altura no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) (n=26) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB) (n=30).....	47
Figura 23 –	Taxa média de incremento em altura mensal de <i>Vochysia thyrsoidea</i> ($26 \leq n \leq 30$) no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB).....	47
Figura 24 –	Incremento em altura acumulado de <i>Vochysia thyrsoidea</i> ($26 < n < 30$) no (A) Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito e na (B) Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão.....	48
Figura 25 –	Médias do potencial hídrico foliar máximo $\Psi_{w_{pd}}$ (<i>predawn</i>) e mínimo $\Psi_{w_{md}}$ (<i>midday</i>) de <i>Vochysia thyrsoidea</i> no (A) Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (n=10) e (B) Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (n=10)	50
Figura 26 –	Índice de clorofila de folhas de <i>Vochysia thyrsoidea</i> no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (n=104) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (n=120).....	50
Figura 27 –	Médias das atividades enzimáticas (A) SOD - dismutase do superóxido, (B) CAT - catalase e (C) APX - peroxidase do ascorbato de folhas de <i>Vochysia thyrsoidea</i> no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão.....	52

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 –	Precipitação pluviométrica total observada nos anos de 2013 a 2016 e nos quadrimestres mais frio e seco (maio, junho, julho e agosto) e mais quente e chuvoso (novembro, dezembro, janeiro e fevereiro) do município de Lavras-MG e sua porcentagem em relação à Normal Climatológica (1961-1990).....	32
Tabela 2 –	Parâmetros químicos de análise da fertilidade do solo das duas áreas de estudo.....	36
Tabela 3 –	Correlação de Spearman entre o incremento radial de <i>Vochysia thyrsoidea</i> e as variáveis abióticas observadas no mês exato e em meses anteriores ao crescimento no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB).....	42
Tabela 4 –	Correlação de Spearman da emissão de folhas de <i>Vochysia thyrsoidea</i> com as variáveis abióticas observadas no mês exato e em meses anteriores à emissão no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB).....	44
Tabela 5 –	Correlação de Spearman da abscisão de folhas de <i>Vochysia thyrsoidea</i> com as variáveis abióticas observadas no mês exato e em meses anteriores à abscisão no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB).....	44
Tabela 6 –	Correlação de Spearman entre o comprimento e diâmetro dos entrenós de <i>Vochysia thyrsoidea</i> e as variáveis abióticas observadas no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB).....	46
Tabela 7 –	Correlação de Spearman do comprimento e diâmetro dos entrenós com o incremento radial, emissão e abscisão de folhas de <i>Vochysia thyrsoidea</i> no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB).....	46
Tabela 8 –	Correlação de Spearman entre o incremento em altura de <i>Vochysia thyrsoidea</i> e as variáveis abióticas observadas no mês exato e em meses anteriores ao crescimento no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB).....	48
Tabela 9 –	Correlação de Spearman da altura de <i>Vochysia thyrsoidea</i> com o	

comprimento e diâmetro dos entrenós, emissão e abscisão de folhas e incremento radial no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB)..... 49

Tabela 10 – Correlação de Pearson do índice de clorofila de *Vochysia thyrsoidea* com as variáveis abióticas observadas no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB)..... 51

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	15
2	REFERENCIAL TEÓRICO.....	17
2.1	Crescimento de espécies lenhosas em condições naturais.....	17
2.2	Caracterização do Cerrado	19
2.3	Adaptações das plantas em fitofisionomias savânicas do Cerrado.....	20
2.4	Descrição da espécie estudada.....	21
3	MATERIAL E MÉTODOS.....	23
3.1	Áreas de estudo.....	23
3.2	Desenho amostral.....	23
3.3	Caracterização dos meios abiótico e biótico das áreas de estudo.....	24
3.3.1	Meio abiótico.....	24
3.3.1.1	Disponibilidade hídrica.....	24
3.3.1.2	Radiação solar.....	25
3.3.1.3	Temperatura, umidade relativa do ar e déficit de pressão de vapor.....	26
3.3.1.4	Fertilidade do solo.....	26
3.3.2	Meio biótico.....	27
3.3.2.1	Estrutura diamétrica.....	27
3.3.2.2	Regeneração natural.....	27
3.3.2.3	Análise de competição.....	27
3.4	Avaliação do crescimento radial através de faixas dendrométricas.....	28
3.5	Avaliação da altura.....	29
3.6	Demografia foliar.....	29
3.7	Expansão e mortalidade de ramos.....	29
3.8	Avaliações fisiológicas.....	30
3.8.1	Potencial hídrico foliar.....	30
3.8.2	Índice de clorofila.....	30
3.8.3	Atividade das enzimas do sistema antioxidante.....	30
3.9	Análise de dados.....	31
4	RESULTADOS.....	32
4.1	Condições dos meios abiótico e biótico das áreas de estudo.....	32
4.2	Crescimento de <i>Vochysia thyrsoidea</i>	38
4.2.1	Incremento radial.....	38
4.2.2	Dinâmica foliar.....	43
4.2.3	Altura.....	46
4.2.4	Comportamento fisiológico.....	49
5	DISCUSSÃO.....	53
6	CONCLUSÃO.....	60
	REFERÊNCIAS.....	61

1 INTRODUÇÃO

As plantas estão expostas continuamente às variações abióticas e bióticas do ambiente, e por serem sistemas complexos abertos, interagem de forma não-linear com esses fatores a fim de manter a estabilidade de seu funcionamento para garantir a sobrevivência e perpetuação da espécie (SOUZA; BUCKERIDGE, 2004). Uma das maneiras de verificar o sucesso de uma espécie vegetal em seu ambiente é medir seu crescimento ao longo do tempo. Parte-se do princípio que quanto maiores forem as taxas de crescimento de um indivíduo ou de uma população e o quanto eficaz é o ajuste entre o comportamento fisiológico e os padrões de alocação de recursos, mais adaptado é em relação ao ambiente que ocupa.

Contudo, o estudo do crescimento de plantas em condições naturais e a longo prazo ainda são limitados devido à complexidade dos estímulos e das múltiplas variações de reações nesses organismos. Os estudos realizados sob condições controladas permitem maior confiança nas inferências sobre causa e efeito, mas não refletem as condições reais que ocorrem em campo e são restringidos a escalas espaciais e temporais relativamente pequenas (GOTELLI; ELLISON, 2011).

Espécies arbóreas, por terem maior ciclo de vida, tendem a ter diferentes estratégias de alocação de recursos. Dessa forma, monitorar o crescimento dessas plantas em condições naturais é fundamental para entender a dinâmica de populações ao longo do tempo. O ritmo de crescimento pode ser determinado através de medidas lineares, como o crescimento diamétrico e a altura. No entanto, a observação do crescimento primário em árvores é difícil e imprecisa, sobressaindo então o crescimento secundário, que pode ser mensurado através de dendrômetros ou faixas dendrométricas, que demandam longo período de pesquisa (Ex. SILVA et al., 2002; DESLAURIERS et al., 2003.; MACHADO et al., 2015); ou ainda pela análise de anéis de crescimento, que apesar de ser mais rápida, requer distinção e anuidade dos anéis (Ex. LISI et al., 2008; OLIVEIRA et al., 2009).

Além dessas dimensões lineares, a contagem de unidades estruturais morfológicas, como as folhas e o monitoramento da dinâmica de copa refletem os mecanismos fisiológicos da planta, como o balanço de carbono e de água, o que, conseqüentemente, influenciam o crescimento do vegetal. Assim, o crescimento como um todo deve ser observado em diferentes escalas, uma vez que há continuidade de respostas entre os diferentes níveis hierárquicos de organização.

Dentre as espécies lenhosas do domínio Cerrado, *Vochysia thyrsoidea* Pohl (Vochysiaceae) é uma espécie perene (ANDRADE et al., 2011) típica de fitofisionomias com

afloramentos rochosos, baixa disponibilidade hídrica, alta irradiância e afetadas periodicamente pelo fogo (RIBEIRO; WALTER, 2008), sendo muito comum nos cerrados rupestres da área de abrangência da bacia hidrográfica do Alto do Rio Grande, no sul de Minas Gerais. Nessa área, o crescimento de *V. thyrsoidea* vem sendo monitorado desde 2013 pelo grupo de pesquisa do Laboratório de Ecofisiologia vegetal da Universidade Federal de Lavras. Os resultados obtidos por Monteiro (2014) e Melo (2015) mostram que o crescimento da espécie é contínuo mesmo em períodos de baixa disponibilidade hídrica, no qual os indivíduos possuem estratégias de ora investir mais no incremento radial, ora na emissão de folhas e crescimento de ramos. Porém, ainda não está claro sobre quais fatores abióticos regulam o crescimento da espécie nos cerrados rupestres.

Nesse contexto, tem-se a hipótese de que *Vochysia thyrsoidea* é uma espécie isohídrica. Além disso, uma das áreas de estudo, localizada no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB), encontra-se na face leste em relação ao sol e a outra, localizada na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB), na face oeste. Assim, outra hipótese é de que os indivíduos do PEQRB recebem mais radiação durante o período da manhã e tendem a apresentar maiores taxas de crescimento em relação aos indivíduos da RBUB.

Diante disso, objetivou-se avaliar, ao longo do tempo, o crescimento de *Vochysia thyrsoidea* através de avaliações de crescimento diamétrico, altura, demografia foliar, expansão e mortalidade de ramos, potencial hídrico, índice de clorofila e atividade das enzimas do sistema antioxidante nas duas áreas de cerrado rupestre mencionadas acima. Esta tese reúne resultados inéditos, além dos apresentados por Monteiro (2014) e Melo (2015).

Acredita-se que o sucesso da espécie nesses ambientes é resultante de estratégias de ajustes foliares, fenológicos ou ambos para que haja manutenção do balanço de carbono, manutenção do potencial hídrico e redução da oxidação. Dessa forma, entender como as árvores de ecossistemas sazonalmente secos coordenam o crescimento é de grande relevância, pois os cenários climáticos futuros tendem a expô-las a condições cada vez mais desfavoráveis.

2. REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Crescimento de espécies lenhosas em condições naturais

Estudos envolvendo o crescimento de plantas ao longo do tempo são fundamentais para a compreensão de fenômenos ecológicos e, principalmente, para predizê-los frente aos diferentes cenários ambientais. Assim, o monitoramento do crescimento de espécies lenhosas em condições naturais permite avaliar como o sistema vegetal responde às múltiplas variações do ambiente.

O crescimento de plantas depende da interação de fatores abióticos e bióticos, como a disponibilidade hídrica e de nutrientes no solo, incidência da radiação solar, temperatura, condições edáficas, além de relações ecológicas, como competição e parasitismo. Somando-se a esses fatores, o crescimento está diretamente relacionado ao tamanho e constituição genética de cada indivíduo, bem como a sua história de vida (POORTER; BONGERS, 1993).

Dentre as medidas lineares utilizadas para monitorar o crescimento de espécies lenhosas, as avaliações periódicas do crescimento secundário possibilitam determinar o ritmo da atividade cambial, que é regulada, além de fatores endógenos, por fatores bióticos, como a competição; e abióticos, como a temperatura, disponibilidade hídrica e fogo (GONZÁLEZ; VEBLEN; SIBOLD, 2005; LISI et al., 2008; OLIVEIRA et al., 2009; MACHADO et al. 2015; CARNWATH; NELSON, 2016; MENDIVELSO et al., 2016; GARCÍA-CERVIGÓN; CAMARERO; ESPINOSA, 2017).

O incremento radial pode ser avaliado através de análises de anéis de crescimento (Ex. OLIVEIRA et al., 2009; CARNWATH; NELSON, 2016) e por dendrômetros ou faixas dendrométricas, que permitem determinar indiretamente, a médio e longo prazo, a periodicidade de crescimento de populações (Ex. SILVA et al., 2002; LISI et al., 2008; CARVALHO; FELFILI, 2011; MACHADO et al., 2015; GARCÍA-CERVIGÓN; CAMARERO; ESPINOSA, 2017), sendo imprescindíveis para as árvores que possuem anéis indistintos.

Trata-se de um equipamento confeccionado manualmente com uma lâmina em forma de faixa e uma mola, ambas de aço inoxidável, que é disposto a 1,30 m do fuste como se fosse um “cinto”. À medida que a árvore cresce, a mola permite que a faixa se mova, sendo possível marcar o deslocamento (KEELAND; YOUNG, 2012). Apesar de requerer longo período de ajuste, que varia de meses até mesmo um ano (BOWER; BLOCKER, 1966; CAMERON; LEA, 1980; SILVA et al., 2002) e de não ser sensível a variações do incremento em intervalo de horas ou poucos dias, as faixas dendrométricas são de baixo custo e precisas

no monitoramento em intervalos maiores, como o mensal, sendo uma alternativa aos dendrômetros industriais (CARVALHO; FELFILI, 2011).

Além de acompanhar as dimensões lineares das plantas, o monitoramento da dinâmica foliar e o do período reprodutivo também são de grande importância para a compreensão das estratégias de sobrevivência, visto que são eventos periódicos. Assim, o comportamento fenológico contribui para o entendimento de mecanismos fisiológicos da planta, como o balanço de carbono e de água, da relação entre a vegetação e a atmosfera através dos fluxos de carbono, água e energia (RICHARDSON et al., 2013) e de fatores ecológicos, como a regeneração e interações na comunidade (MORELLATO; LEITÃO-FILHO, 1996; TALORA; MORELLATO, 2000).

No entanto, para que as respostas de crescimento observadas alcancem maior consistência, é necessário considerar também as características fisiológicas da planta, como o balanço hídrico (RONQUIM; PRADO; SOUZA, 2013) e o metabolismo fotossintético (MONTEIRO, 2014; MELO, 2015;). Uma importante ferramenta para a compreensão de como os indivíduos utilizam os recursos disponíveis no ambiente e de como as flutuações sazonais destes recursos afetam a produtividade primária das plantas é o monitoramento periódico das variações sazonais do potencial de água nas folhas e das trocas gasosas (ANTUNES JÚNIOR et al., 2011).

Além disso, outras avaliações, como a da eficiência do sistema antioxidante, possibilitam verificar se as condições ambientais desfavoráveis levam à produção excessiva de espécies reativas de oxigênio (EROs), afetando a homeostase celular (BHATTACHARJEE, 2005). Para contrapor aos fatores estressantes, os mecanismos de defesa das plantas precisam ser eficientes na redução da oxidação (APEL; HIRT, 2004).

Dessa forma, os sistemas enzimáticos antioxidantes, como a dismutase do superóxido (SOD) que catalisa a dismutação do radical superóxido em H_2O_2 e O_2 , a catalase (CAT) e a peroxidase do ascorbato (APX) que podem quebrar o H_2O_2 em H_2O e O_2 , constituem uma importante linha de defesa primária contra os radicais livres. No entanto, se o estresse for mais severo, essa regulação pode ser perdida, aumentando consideravelmente a produção de radicais livres que podem levar a uma cascata de eventos, iniciando com a peroxidação de lipídeos e avançando para a degradação de membranas com a morte celular (BHATTACHARJEE, 2005; ASADA, 2006; GILL; TUTEJA, 2010).

Certamente, a capacidade da planta em reduzir as espécies reativas de oxigênio, bem com manter o potencial hídrico e as taxas fotossintéticas durante os períodos de restrições ambientais, propicia a maximização do crescimento, o que consequentemente influencia no

aumento do *fitness* de indivíduos e de populações. Todavia, essas respostas são dinâmicas, o que proporciona diferenças nas taxas de crescimento entre os indivíduos.

Compreende-se assim que a avaliação do crescimento de plantas em condições naturais abrangendo diferentes escalas é imprescindível para entender o sucesso de uma espécie, bem como suas estratégias utilizadas na aquisição e no direcionamento de recursos para os diferentes módulos.

2.2 Caracterização do Cerrado

O Brasil abriga grande diversidade biológica e endemismo em seus domínios vegetacionais (GIULIETTI et al., 2005). Dentre esses domínios, o Cerrado, localizado na porção central do país, é caracterizado por apresentar um mosaico de fitofisionomias florestais, savânicas e campestres (OLIVEIRA-FILHO; RATTER, 2002; RIBEIRO; WALTER, 2008; BUSTAMANTE et al., 2012) estabelecidas em solos ácidos, com alta saturação de alumínio e baixa disponibilidade de nutrientes, como nitrogênio e fósforo (SOUSA; LOBATO, 2004; RIBEIRO; WALTER, 2008).

O clima é sazonal, marcado por duas estações: a seca, de maio a setembro, e a chuvosa, que se estende de outubro a abril (HARIDASAN, 2008; RIBEIRO; WALTER, 2008; BUSTAMANTE et al., 2012). De acordo com a classificação de Köppen, é do tipo Aw (tropical sazonal, com inverno seco). Ao sul do domínio, em áreas de clima mais ameno, ocorre o tipo climático Cwa (subtropical, com inverno seco e verão quente) (RIBEIRO; WALTER, 2008).

A distribuição das fitofisionomias na paisagem é determinada por fatores topográficos (EITEN; 1972; BUSTAMANTE et al., 2012). De forma que, em cotas altitudinais mais baixas encontram-se as fitofisionomias florestais que são constituídas, essencialmente, por espécies de porte arbóreo com dossel contínuo e estão associadas à maior disponibilidade hídrica e menor irradiância (RIBEIRO; WALTER, 2008).

Já as fitofisionomias savânicas e campestres estão localizadas em áreas de maiores cotas altitudinais, menor disponibilidade hídrica e maior irradiância, sendo mais susceptíveis à ocorrência de incêndios (RIBEIRO; WALTER, 2008; HOFFMANN et al., 2012). São constituídas por um estrato rasteiro bastante desenvolvido e por árvores e arbustos esparsos dotados de adaptações morfofisiológicas que os permitem sobreviver nessas condições adversas ao crescimento (RIBEIRO; WALTER, 2008; RATNAM et al., 2011; HOFFMANN et al., 2012).

Essa complexidade ambiental faz com que o Cerrado apresente grande diversidade biológica, sendo considerado como uma das savanas mais ricas do mundo. Porém, este domínio encontra-se ameaçado pelo aumento do processo de fragmentação, principalmente pela conversão de terras em áreas agricultáveis (BUSTAMANTE et al., 2012). Assim sendo, um dos principais desafios conservação do Cerrado é conhecer os mecanismos de ajustes fisiológicos e morfológicos da vegetação nas diferentes fitofisionomias, mostrando sua importância no funcionamento dos ecossistemas.

2.3 Adaptações das plantas em fitofisionomias savânicas do Cerrado

Ao longo do processo evolutivo, a vegetação das fitofisionomias savânicas do Cerrado adquiriu adaptações para se estabelecer em áreas com condições ambientais limitantes, com baixa disponibilidade hídrica, alta irradiância e ocorrência de incêndios. Dentre as estratégias adaptativas, o investimento no sistema radicular tornou-se imprescindível para a captação de água em camadas mais profundas do solo durante os períodos de seca (GOTSCH et al., 2010; PAZ; PINEDA-GARCÍA; PINZÓN-PÉREZ, 2015).

Outras adaptações, como a presença de ritidoma espesso, proteção de gemas e/ou existência de xilopódios para uma possível rebrota também são imprescindíveis para reduzir os efeitos negativos do fogo (RATNAM et al., 2011; HOFFMANN et al., 2012). Os padrões fenológicos vegetativos de muitas espécies são afetados logo após a passagem do fogo, mas percebe-se que em curto período ocorre intensa produção de folhas, sendo reflexo do aumento da mineralização e da disponibilidade de nutrientes nas camadas superficiais do solo (SILVÉRIO et al., 2015). Assim, após a ocorrência de incêndios, muitas espécies aumentam as taxas fotossintéticas, de condutância estomática e concentração de nitrogênio nas folhas, podendo apresentar melhor aproveitamento de água em períodos de déficit hídrico (PAULA et al., 2015).

O fogo também pode induzir a brotação em algumas espécies e quebrar a dormência de sementes (HOFFMANN et al., 2009; RIBEIRO; PEDROSA; BORGHETTI, 2013). No entanto, o processo de regeneração a partir das sementes depende, em grande parte, destas se encontrarem em uma condição fisiológica adequada e em condições ambientais favoráveis para o desenvolvimento da futura planta (FERREIRA; BORGHETTI, 2004). Dependendo do grau de tolerância da espécie, a passagem do fogo pode ser letal e reduzir o banco de sementes (IKEDA et al., 2008; KEELEY et al., 2012).

Além dessas adaptações morfológicas, a vegetação dessas fitofisionomias possui estratégias fisiológicas, contribuindo assim para maximizar a aquisição de recursos e manter o crescimento, que em geral é lento (RATNAM et al., 2011). Dentre essas estratégias, há espécies que mantêm altos os valores de potencial hídrico, reduzindo a condutância estomática a um nível capaz de, simultaneamente, evitar a dessecação foliar e manter a assimilação de carbono, sendo classificadas como isohídricas (BUCCI et al., 2005; GOTSCH et al., 2010). Esse comportamento é propiciado pelas raízes profundas, que permitem o acesso à água durante os períodos de seca, além de boa regulação estomática, variações na arquitetura hidráulica e diminuição da área foliar (BUCCI et al., 2008).

Por outro lado, também há espécies que, mesmo com baixa condutância estomática, apresentam redução do potencial hídrico foliar a valores que não permitem o bom funcionamento do aparato fotossintético. Essas espécies, classificadas como anisohídricas, são geralmente decíduas, e a abscisão das folhas é uma estratégia para diminuir as perdas de água (TARDIEU; SIMONNEAU, 1998; VICO et al., 2015).

Ao mesmo tempo em que há limitação hídrica nesses ecossistemas sazonalmente secos, as plantas ficam expostas à alta irradiância e precisam investir em mecanismos de proteção. Dessa forma, as folhas tendem a ter menor área foliar específica, maior espessura dos tecidos do limbo foliar e mecanismos de dissipação de energia mais eficientes para evitar danos aos fotossistemas (ROSSATTO et al., 2010).

Diante dessas adaptações adquiridas pelas plantas de fitofisionomias savânicas do Cerrado, os estudos sobre a Ecofisiologia Vegetal são importantes para a compreensão dos mecanismos envolvidos na ocupação e distribuição das espécies nestes ambientes, além de prever possíveis respostas da vegetação decorrentes dos processos de degradação deste domínio e/ou mudanças climáticas globais.

2.4 Descrição da espécie estudada

Vochysia thyrsoidea Pohl é uma espécie arbórea da família Vochysiaceae, nativa do Cerrado e típica de áreas com afloramentos rochosos localizados em fitofisionomias savânicas e campestres dos estados de Goiás, Minas Gerais, São Paulo e Bahia (GONÇALVES; ROMERO; YAMAMOTO, 2013). Possui capacidade de acumular alumínio e só se estabelece em solos com alto teor deste elemento, sendo uma característica importante para seu crescimento nos solos distróficos do Cerrado (HARIDASAN, 2008; BARBOSA et al., 2014).

Conhecida como “gomeira”, dentre outros nomes populares pela capacidade de secretar uma goma similar à goma arábica (PAVIANI; JERONYMO, 1992), as árvores são reconhecidas na paisagem por possuírem tronco com ritidoma espesso; inflorescências amarelas em tírsos terminais; frutos pequenos e deiscentes; sementes aladas e ramos voltados para cima com 3 a 5 folhas verticiladas, que são simples, de margem revoluta, coriáceas e glabras (SHIMIZU; YAMAMOTO, 2012; GONÇALVES; ROMERO; YAMAMOTO, 2013). É uma espécie sempre-verde que floresce de setembro a dezembro e janeiro a abril, e frutifica de janeiro a novembro, dependendo da sua localização (SHIMIZU; YAMAMOTO, 2012; GONÇALVES; ROMERO; YAMAMOTO, 2013; BARBOSA et al., 2014).

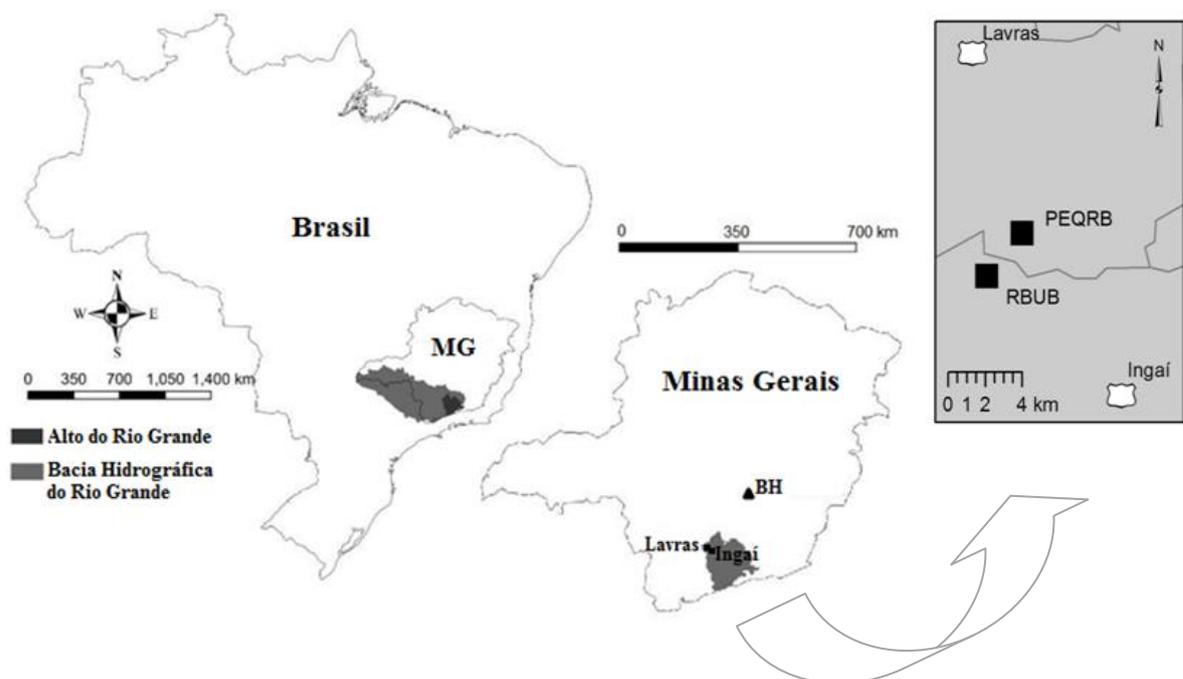
Outro aspecto importante da espécie refere-se à sua relação ecológica com *Psittacanthus robustus* Mart. (Loranthaceae), uma hemiparasita conhecida como “erva-de-passarinho” que coloniza espécies de Vochysiaceae no Cerrado (MONTEIRO; MARTINS; YAMAMOTO, 1992). *Vochysia thyrsoidea* é a principal hospedeira de *P. robustus* nas áreas de abrangência da bacia hidrográfica do Alto do Rio Grande, no sul de Minas Gerais (OBSERVAÇÃO PESSOAL; TEODORO et al., 2010; TEODORO; VAN DEN BERG; ARRUDA, 2013).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Áreas de estudo

O estudo foi realizado em duas áreas de cerrado rupestre localizadas em duas Unidades de Conservação na região de abrangência da bacia hidrográfica do Alto do Rio Grande, no sul de Minas Gerais (Figura 1). Uma área encontra-se no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito - PEQRB (21°19''S e 44°58''W), município de Lavras, e a outra se localiza na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão - RBUB (21°20''S e 44°59''W), no município de Ingai. O padrão climático das áreas de estudo é do tipo Cwa (subtropical úmido com inverno seco e verão chuvoso) (KÖPPEN, 1948; SÁ JÚNIOR et al., 2012).

Figura 1 – Localização das áreas de estudo: Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB).

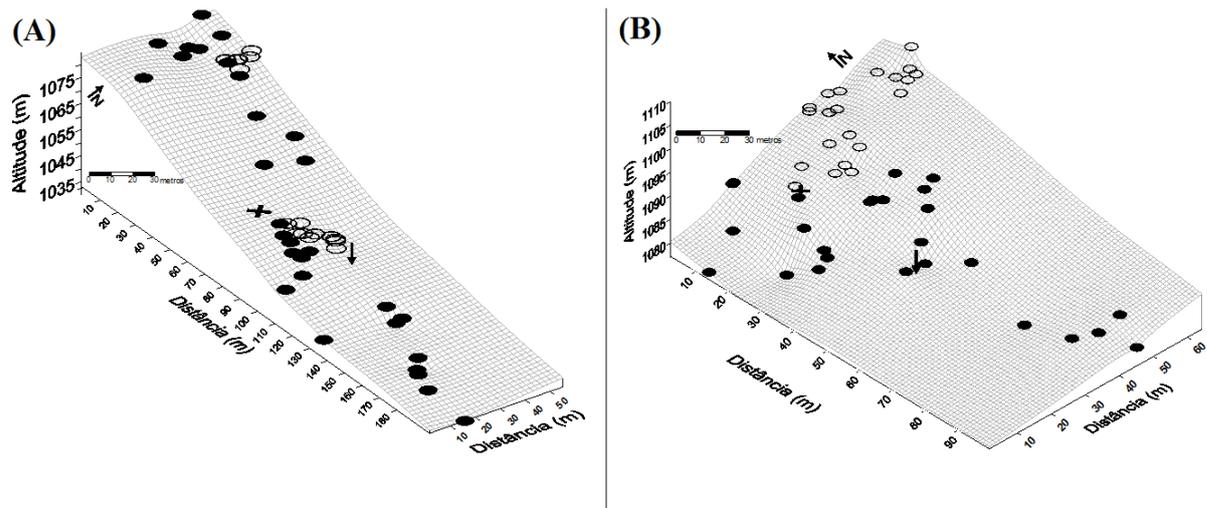


3.2 Desenho amostral

Cada área de estudo foi estabelecida como parcela única, sendo composta por 30 indivíduos de *Vochysia thyrsoidea* com DAP \geq 5 cm, além de 26 e 30 indivíduos de porte baixo com DAP < 5 cm considerados como juvenis no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão, respectivamente. Os indivíduos do

PEQRB foram selecionados em uma área de 9.500 m² entre 1033 e 1083 m de altitude, enquanto que os da RBUB, em 6.500 m² entre 1077 e 1100 m (Figura 2). A espécie está registrada (n° 28.490) no Herbário ESAL (Departamento de Biologia, UFLA).

Figura 2 – Distribuição espacial dos indivíduos de *Vochysia thyrsoidea* marcados no (A) Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito e na (B) Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão.



Círculos fechados: indivíduos com DAP \geq 5 cm. Círculos abertos: indivíduos com DAP < 5 cm. Cruz: termohigrômetro. Seta: centro da área de estudo, com coordenadas (A) - 21,3288 S e -44,9732 W e (B) - 21,3475 S e -44,9899 W.

3.3 Caracterização dos meios abiótico e biótico das áreas de estudo

3.3.1 Meio abiótico

3.3.1.1 Disponibilidade hídrica

A disponibilidade hídrica para *Vochysia thyrsoidea* foi estimada através do modelo de balanço hídrico climatológico segundo Thornthwaite & Mather (1955) que simulou a cada sete dias os componentes do balanço hídrico (evapotranspiração (ETP), armazenamento de água no solo (ARM), alteração no armazenamento (ALT), evapotranspiração real (ETR), deficiência hídrica (DEF) e excedente hídrico (EXC)) com base na capacidade de campo do solo, na profundidade da raiz e nas características do tempo (temperatura e precipitação).

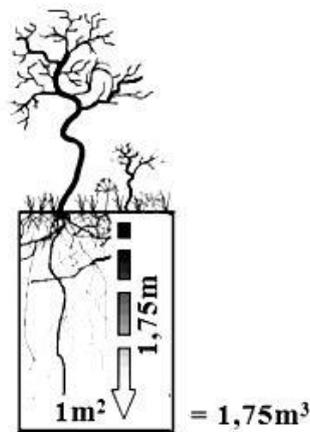
A capacidade de campo do solo foi calculada a partir de duas amostras de substratos que foram secas em estufa de circulação forçada a 70°C, pelo período de 72 horas. Decorrido esse tempo, determinou-se a massa do solo seco e em seguida, foi feita saturação do substrato

com água, deixando transcorrer mais 48 horas para que a água pudesse percolar, restando somente a quantidade que ficasse aderida às partículas do solo.

Já a profundidade da raiz foi estimada conforme um modelo retangular de 1m^2 , considerando a capacidade de campo e 50% da extensão radicular (1,75 m) (Figura 3). Não se achou relato do comprimento da raiz de *V. thyrsoidea* na literatura, sendo considerado então o descrito para *Vochysia elliptica* Mart., que possui um sistema radicular de 3 a 4 m (PALHARES; FRANCO; ZAIDAN, 2010). Durante o estudo, pôde-se visualizar uma parte da raiz de um indivíduo de *V. thyrsoidea* na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão que estava localizado acima da encosta da estrada de terra, com extensão de aproximadamente 1,80 m, certificando assim o modelo elaborado para exploração hídrica.

A disponibilidade hídrica foi expressa utilizando o conceito de conteúdo relativo de água no solo (CRA), que é a razão do armazenamento atual e a armazenamento na capacidade de campo.

Figura 3 – Capacidade de campo (CC) e capacidade máxima de água disponível no solo (CAD) para as áreas de estudo localizadas no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB).



	CC	CAD
PEQRB	$0,14 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$	245 mm
RBUB	$0,18 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$	315 mm

3.3.1.2 Radiação solar

Por existir diferença na orientação das faces das vertentes do relevo entre as duas áreas de estudo, a estimativa de radiação solar foi realizada através de técnicas de

geoprocessamento. Assim, a partir da interpolação de curvas de nível na escala 1:50000 de cada área disponibilizadas pelo IBGE (carta de Itumirim-MG) gerou-se um modelo digital de elevação (MDE) com resolução espacial de 20 m, utilizando a extensão *Solar Analyst* do Arcview GIS no programa ArcGIS versão 10.1. Esse método modela a radiação global potencial (MJ.m^{-2}) e o número de horas de radiação direta a partir das vertentes da superfície terrestre e da posição latitudinal da área analisada, desconsiderando as condições atmosféricas, como a nebulosidade.

3.3.1.3 Temperatura, umidade relativa do ar e déficit de pressão de vapor

Os dados de temperatura e umidade relativa do ar de cada área foram obtidos a cada 30 minutos através de dois termohigrômetros RHT10 (*Extech instruments*), instalados nas posições indicadas na figura 2, a 1,30 m do nível do solo, em abrigos meteorológicos.

A partir desses dados, calculou-se o déficit de pressão de vapor do ar (DPV- kPa) conforme o método proposto por Jones (1992), expresso através das equações 1, 2 e 3:

$$(1) \quad DPV = es - ea$$

em que es é a pressão de saturação de vapor e ea , pressão parcial de vapor, estimados em função da temperatura do ar por:

$$(2) \quad es = 0,61078e^{\left[\frac{(17,269Ta)}{(Ta + 237,3)}\right]}$$

$$(3) \quad ea = \frac{UR.es}{100}$$

sendo Ta a temperatura média do ar ($^{\circ}\text{C}$) e UR umidade relativa do ar (%).

3.3.1.4 Fertilidade do solo

Para a análise de fertilidade do solo, uma amostra heterogênea na profundidade de 0-20 cm de solo foi coletada em cada área de estudo e encaminhada ao Laboratório de Análises de Solo - Departamento de Ciência do Solo - UFLA.

3.3.2 Meio biótico

3.3.2.1 Estrutura diamétrica

A estrutura diamétrica das subpopulações foi obtida em 2013 e em 2016 através da mensuração do DAP. Além disso, uma parcela de 20 x 50 m (1.000 m²) foi traçada em cada área de estudo em 2016 para a amostragem de indivíduos de *V. thyrsoidea* com CAP ≥ 15 cm. O tamanho da parcela foi estabelecido devido a vegetação arbórea ser esparsa, pois o formato retangular facilita o controle da mensuração (FELFILI; CARVALHO; HAIDAR, 2005).

3.3.2.2 Regeneração natural

Para a análise da regeneração natural, foi adotado uma parcela única de 10 x 10 m inserida em cada parcela do estrato arbóreo (20 x 50 m) nas duas áreas de estudo, onde foram mensurados todos os indivíduos de *Vochysia thyrsoidea* com DAP < 5 cm. A utilização desse tamanho de subparcela foi adotada em função da regeneração em cerrados rupestres ser esparsa e escassa (FELFILI; CARVALHO; HAIDAR, 2005).

3.3.2.3 Análise de competição

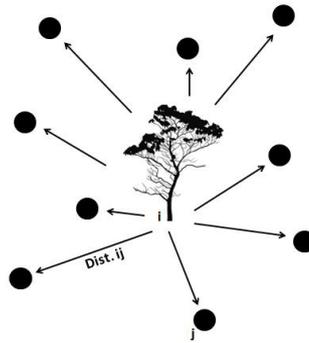
O grau de competição, possivelmente por água e nutrientes, foi avaliado através do índice de competição de Hegyi modificado, expresso através da equação 4 (HEGYI, 1974), no qual considera a distância e o DAP das árvores competidoras até a árvore objeto.

$$(4) \quad IH = \sum_{j=1}^n \left(\frac{D_j}{D_i} \right) / \text{Dist. } ij$$

em que D_j corresponde ao DAP da árvore competidora, D_i da árvore objeto e $\text{Dist. } ij$ corresponde a distância entre o competidor j e a árvore objeto i .

Para o cálculo, consideraram-se os 30 indivíduos competidores com CAP ≥ 15 cm mais próximos de cada árvore objeto (Figura 4).

Figura 4 – Representação esquemática da avaliação de competição nas subpopulações de *V. thyrsoidea* em campo.



3.4 Avaliação do crescimento radial através de faixas dendrométricas

O crescimento radial foi avaliado através de faixas dendrométricas confeccionadas a partir de material inoxidável, sendo uma fita de aço (15 mm de largura e 0,1 mm de espessura) ajustada ao redor do tronco da árvore (1,30 m do solo) e mantida sob tração por uma mola (38 mm de alcance, 6,35 mm de diâmetro externo e 0,65 mm de diâmetro do arame). Após a instalação, uma marca foi feita na fita indicando o ponto inicial. À medida que o tronco expandiu ou contraiu, a marca se moveu, permitindo medições de pequenas variações no comprimento (KEELAND; YOUNG, 2012). A distância expandida foi mensurada mensalmente com auxílio de paquímetro digital (resolução 0,01 mm) (Figura 5) no período de 2013 a 2016.

Durante o ano de 2013, o crescimento foi avaliado por Monteiro (2014) e de fevereiro de 2014 a fevereiro de 2015 por Melo (2015). Os dados de março de 2015 a setembro de 2016 encontram-se nesta tese de forma inédita.

Figura 5 – Representação esquemática da avaliação do crescimento radial em *Vochysia thyrsoidea* através de faixa dendrométrica.



Fonte: elaborada pelo autor.

Para instalação das faixas dendrométricas, foi necessário raspar um pouco da casca de *V. thyrsoidea* devido às irregularidades. Antes da raspagem, mediu-se a casca a 1,30 m do solo com o auxílio de um medidor de espessura de casca de árvore MCA-100 (*SoilControl*). A espessura foi semelhante para as duas áreas de estudo, variando de 1,4 a 3,7 cm para os indivíduos do PEQRB e de 1,1 a 3,2 cm para os localizados na RBUB.

No PEQRB, as faixas dendrométricas foram instaladas nas árvores em outubro de 2012 e as avaliações iniciaram em janeiro de 2013. Já na RBUB, a instalação foi realizada em janeiro de 2013, com a avaliação no mês seguinte. No entanto, os dados de janeiro a julho de 2013 foram descartados, devido ao tempo de ajuste, pois as primeiras medidas tendem a subestimar o crescimento diamétrico (BOWER; BLOCKER, 1966; CAMERON; LEA, 1980; KEELAND; YOUNG, 2012).

3.5 Avaliação da altura

O crescimento em altura foi monitorado nos indivíduos juvenis. Essa medida de crescimento foi avaliada somente nesses indivíduos devido à menor altura. No PEQRB, a altura inicial variou de 0,76 a 2,33 m e na RBUB, de 1,0 a 2,25 m. As avaliações ocorreram mensalmente, com o auxílio de uma trena, no período de abril/2015 a setembro/2016 na RBUB e de outubro/2015 a setembro/2016 no PEQRB.

3.6 Demografia foliar

A dinâmica foliar (emissão e abscisão de folhas) foi observada apenas nos indivíduos juvenis, devido à facilidade de acesso à parte aérea. Para isso, dois a quatro ramos foram selecionados em cada indivíduo e, com o auxílio de uma caneta preta permanente, uma marca foi feita no limbo para o acompanhamento mensal, que foi de abril/2015 a setembro/2016 na RBUB e de outubro/2015 a setembro/2016 no PEQRB.

3.7 Expansão e mortalidade de ramos

A expansão e mortalidade de ramos também foram observadas apenas nos indivíduos juvenis, devido à facilidade de acesso à parte aérea. O crescimento foi avaliado através da expansão longitudinal e do diâmetro do entrenó. Para isso, selecionou-se de dois a quatro ramos por indivíduo e, com o auxílio de caneta preta permanente, uma marca foi feita no nó

para a avaliação mensal com paquímetro digital (resolução 0,01 mm). O total de ramos marcados nos indivíduos do PEQRB e da RBUB foi de 93 e 102, respectivamente. Para a mortalidade, considerou-se o ramo morto quando este perdia todas as folhas, secava ou quebrava. As avaliações ocorreram de abril/2015 a setembro/2016 na RBUB e de outubro/2015 a setembro/2016 no PEQRB.

3.8 Avaliações fisiológicas

3.8.1 Potencial hídrico foliar

O potencial hídrico foi medido em folhas maduras do segundo nó (no sentido ápice-base) de 10 indivíduos de *V. thyrsoidea* em cada área de estudo, sendo 5 indivíduos com $DAP \geq 5$ cm sem a presença de *P. robustus* e cinco juvenis. Foram realizadas quatro avaliações na RBUB (outubro/2015, janeiro, abril e agosto de 2016) e três no PEQRB (janeiro, abril e agosto de 2016). Os valores foram obtidos através da câmara de pressão de Scholander (PMS Instruments- Plant Moisture- Modelo 1000) antes do amanhecer ($\Psi_{w_{pd}}$ - *predawn*) e ao meio dia ($\Psi_{w_{md}}$ *midday*).

3.8.2 Índice de clorofila

O índice de clorofila foi quantificado através do clorofilômetro portátil atLEAF+ em quatro folhas maduras do segundo nó (no sentido ápice-base) apenas dos indivíduos juvenis, devido à facilidade de acesso à parte aérea. A quantificação foi realizada mensalmente no período de outubro de 2015 a agosto de 2016.

3.8.3 Atividade das enzimas do sistema antioxidante

Para a verificação da atividade das enzimas do sistema antioxidante, folhas maduras foram coletadas de 30 indivíduos de *V. thyrsoidea* em cada área de estudo, sendo 15 indivíduos com $DAP \geq 5$ cm e com ramos não parasitados por *P. robustus* e 15 juvenis. O material foi transportado em caixa de isopor contendo gelo até o Laboratório de Bioquímica e Fisiologia Molecular de Plantas - Departamento de Biologia (UFLA) e armazenado em ultrafreezer a -80° C. As coletas foram realizadas em agosto de 2015 e janeiro, maio e agosto de 2016.

O extrato enzimático foi obtido pela maceração de 100 mg de folha em nitrogênio líquido, procedendo-se ao protocolo de extração segundo Biemelt; Keetman; Albrecht (1998). Os sobrenadantes coletados foram armazenados a -20°C no durante as análises das enzimas dismutase do superóxido (SOD), catalase (CAT), peroxidase do ascorbato (APX).

A atividade da SOD foi avaliada pela capacidade da enzima em inibir a fotorredução do azul de nitrotetrazólio (NBT), proposto por Giannopolitis e Ries (1977). Alíquotas de $5\mu\text{L}$ do extrato enzimático foram adicionadas ao meio de reação de incubação, contendo tampão fosfato de potássio 100mM pH 7,8, metionina 70mM , EDTA $10\mu\text{M}$, NBT 1mM , Riboflavina $0,2\text{mM}$ e água. Os tubos, contendo o meio de incubação e a amostra ou somente o meio de incubação com água (branco) foram iluminados com lâmpada fluorescente de 20W por sete minutos. As leituras foram realizadas a 560nm . Uma unidade da SOD corresponde à quantidade de enzima necessária para inibir em 50% a fotorredução do NBT nas condições de ensaio.

A CAT foi avaliada segundo Mengutay et al. (2013) com modificações, onde diferentes alíquotas ($4\mu\text{L}$ para as amostras do PEQRB e $1\mu\text{L}$ para as da RBUB) do extrato enzimático foram adicionadas ao meio de incubação, contendo tampão fosfato de potássio 50mM pH 7,6, Na_2EDTA $0,1\text{mM}$ (dissolvido no tampão), peróxido de hidrogênio 200Mm e água. A atividade dessa enzima foi determinada pelo decréscimo na absorbância a 240nm , a cada 15 segundos, por 3 minutos, monitorado pelo consumo de peróxido de hidrogênio. O coeficiente de extinção molar utilizado foi de $36\text{mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$.

A atividade da APX foi determinada pelo acompanhamento da taxa de oxidação do ascorbato a 290nm , a cada 15 segundos, por 3 minutos (NAKANO; ASADA, 1981). Para isso, alíquota de $1\mu\text{L}$ do extrato enzimático foram adicionadas ao meio de incubação, contendo tampão fosfato de potássio 200mM pH 7,0, ácido ascórbico 10mM , peróxido de hidrogênio 2mM e água. O coeficiente de extinção molar utilizado foi $2,8\text{mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$.

3.9 Análise de dados

Os dados foram testados quanto à normalidade pelo teste de Shapiro-Wilk. Posteriormente foram aplicados testes de comparação de médias: testes paramétricos (teste t e ANOVA seguida de Tukey) e não paramétricos (teste de Mann-Whitney). Além disso, foram realizadas correlações de Pearson e Spearman. O nível de significância adotado foi de 5%. As análises foram realizadas através do programa SigmaPlot 11.0.

4 RESULTADOS

4.1 Condições dos meios abiótico e biótico das áreas de estudo

Os anos analisados neste estudo (2013, 2014, 2015 e 2016) foram marcados por baixos índices pluviométricos quando comparados com os dados de precipitação pluviométrica da Normal Climatológica (1961-1990). Apenas o quadrimestre mais frio e seco de 2015 apresentou aumento em relação ao mesmo período normal, que foi de 2,8% (Tabela 1).

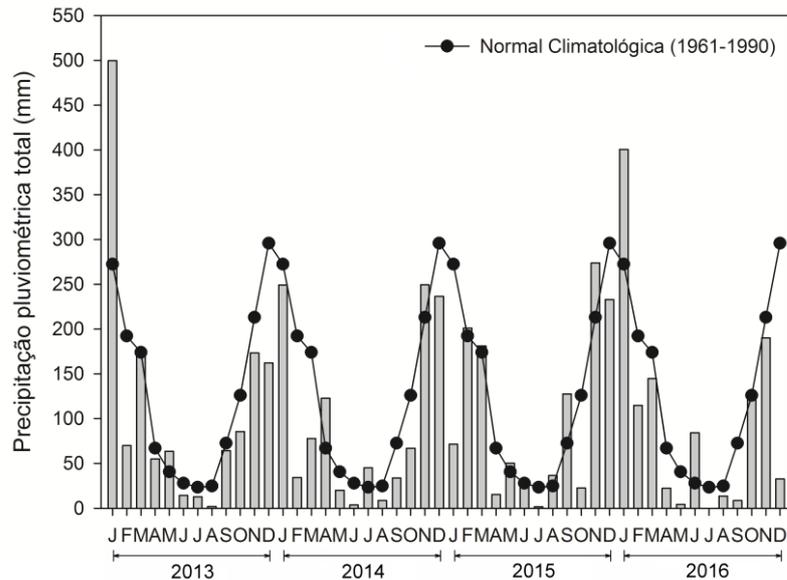
Dentre os quatro anos, 2013 foi o mais úmido, seguido de 2015. Já os anos de 2016 e 2014 foram os mais secos, com redução de 16,9 e 16,4%, respectivamente, da precipitação pluviométrica obtida em 2013 (Tabela 1). No entanto, em escala sazonal, observa-se que o maior índice pluviométrico do quadrimestre mais quente e chuvoso (novembro, dezembro, janeiro e fevereiro) ocorreu em 2016 (Tabela 1). A figura 6 mostra a precipitação pluviométrica mensal no intervalo de 2013 a 2016 e no período de 1961-1990.

Tabela 1 – Precipitação pluviométrica total observada nos anos de 2013 a 2016 e nos quadrimestres mais frio e seco (maio, junho, julho e agosto) e mais quente e chuvoso (novembro, dezembro, janeiro e fevereiro) do município de Lavras-MG e sua porcentagem em relação à Normal Climatológica (1961-1990).

Ano	Precipitação pluviométrica (mm)	Porcentagem em relação à Normal Climatológica (1961-1990)
Anual		
2013	1373,6	-10,2%
2014	1148,9	-24,9%
2015	1246,1	-18,6%
2016	1141,2	-25,4%
MJJA		
2013	92,6	-20,7%
2014	77,7	-33,4%
2015	120,0	+2,8%
2016	102,1	-12,5%
NDJF		
2013	862,8	-32,0%
2014	619,3	-51,2%
2015	758,7	-40,2%
2016	1022,2	-19,5%

Fonte: Estação Meteorológica da Universidade Federal de Lavras (UFLA) e Instituto Nacional de Meteorologia (INMET).

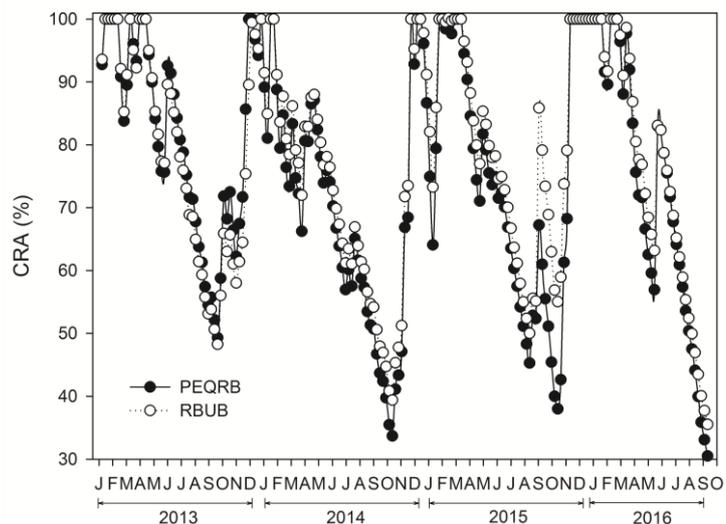
Figura 6 – Precipitação pluviométrica mensal observada de 2013 a 2016 e em um período de 30 anos (Normal Climatológica 1961-1990).



Fonte: Estação Meteorológica da Universidade Federal de Lavras (UFLA) e Instituto Nacional de Meteorologia (INMET).

Apesar da sazonalidade de chuvas no Cerrado, o balanço hídrico estimado mostra que a disponibilidade hídrica para *Vochysia thyrsoidea* foi acima de 50% na maior parte do período analisado (Figura 7).

Figura 7 – Conteúdo relativo de água observado na profundidade de 1,75 m do solo das áreas de estudo no período de 2013 a 2016.

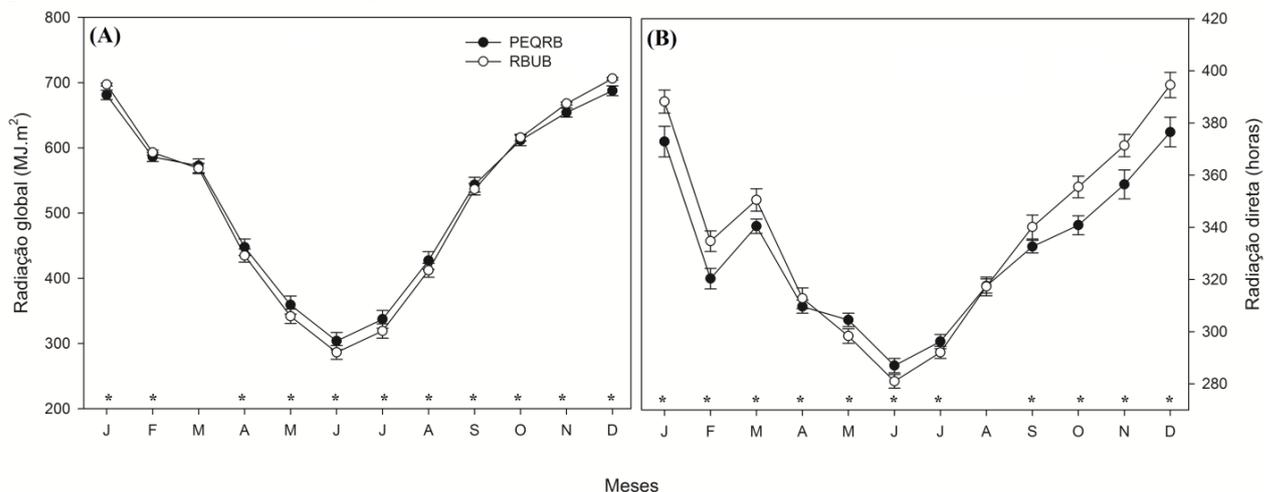


Verifica-se que a radiação global potencial máxima é significativamente maior na área do PEQRB de abril a setembro, ou seja, durante o outono e inverno em que a posição do sol fica mais baixa no céu e os dias são mais curtos. Assim, os raios solares são mais inclinados,

permitindo maior incidência solar na área de estudo no período da manhã que está voltada para a face leste. Já a área selecionada na RBUB está voltada à face oeste e recebe maior quantidade de radiação global em janeiro, fevereiro, outubro, novembro e dezembro, período em que os raios solares incidem mais verticalmente sobre a superfície terrestre e os dias são mais longos. Não há diferença significativa entre as áreas no mês de março (Figura 8, A).

A área do PEQRB fica exposta por mais tempo à radiação direta nos meses de maio, junho e julho. Já a RBUB recebe a radiação direta por mais horas em janeiro, fevereiro, março, abril, setembro e dezembro. Não há diferença significativa entre as áreas no mês de agosto (Figura 8, B).

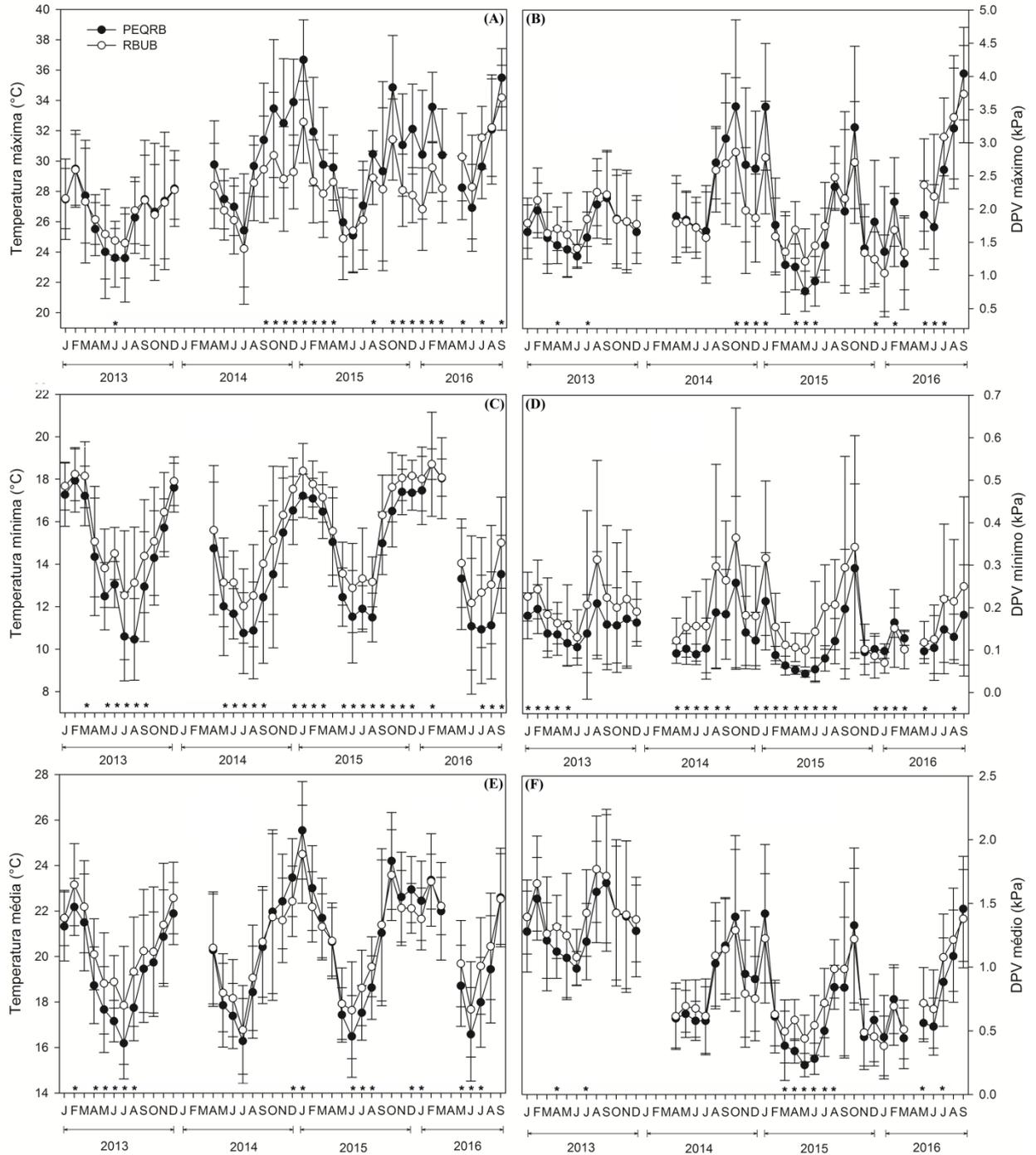
Figura 8 – Valores médios (\pm desvio padrão) da (A) radiação global potencial e da (B) quantidade de horas de radiação direta observadas em cada área de estudo.



As barras de erro representam o desvio padrão e os asteriscos (*) indicam diferença significativa entre as áreas ($p < 0,05$) de acordo com o teste t.

No geral, o PEQRB é mais frio em relação à RBUB (Figura 9, C), com maior amplitude térmica em meados de 2014 a 2016 (Figura 9, A). O DPV mínimo foi maior (Figura 9, D) nos meses em que a disponibilidade de água no solo foi mais baixa (Figura 7), sendo que a RBUB possui demanda evaporativa significativamente maior que o PEQRB (Figura 9, D). Houve poucos meses com diferenças significativas entre as áreas para a temperatura média, DPV máximo e médio (Figura 9, E, B e F).

Figura 9 – Valores médios de temperatura e déficit de pressão de vapor (\pm desvio padrão) observados nas áreas de estudo no período de 2013 a 2016. (A) Temperatura máxima, (B) DPV máximo, (C) Temperatura mínima, (D) DPV mínimo, (E) Temperatura média e (F) DPV médio.



Os asteriscos (*) indicam diferença significativa mensal entre as áreas ($p < 0,05$) de acordo com os testes t ou de Mann-Whitney.

Os parâmetros químicos da análise da fertilidade dos solos mostram que estes são arenosos, possuem baixo teor de matéria orgânica e pouca fertilidade ($V < 50\%$) nas duas áreas de estudo. Ambos os solos são ácidos, mas o da RBUB possui maior toxidez de alumínio, visto que possui menores teores de Ca, K, menor soma de bases trocáveis (SB) e maior porcentagem de saturação por alumínio (m) (Tabela 2).

Tabela 2 – Parâmetros químicos de análise da fertilidade do solo das duas áreas de estudo.

	PEQRB	RBUB
pH	4,9	4,7
K ($\text{mg} \cdot \text{dm}^{-3}$)	34	24
P ($\text{mg} \cdot \text{dm}^{-3}$)	0,84	0,84
Ca ($\text{cmol} \cdot \text{dm}^{-3}$)	0,3	0,1
Mg ($\text{cmol} \cdot \text{dm}^{-3}$)	0,1	0,1
Al ($\text{cmol} \cdot \text{dm}^{-3}$)	0,7	1,1
H+Al ($\text{cmol} \cdot \text{dm}^{-3}$)	4,04	4,04
SB ($\text{cmol}_c \cdot \text{dm}^{-3}$)	0,49	0,26
CTC (t) ($\text{cmol}_c \cdot \text{dm}^{-3}$)	1,19	1,36
V (%)	10,75	6,08
m (%)	58,82	80,88
M.O (dag. Kg^{-1})	2,36	2,61

H+Al: Acidez Potencial. SB: Soma de Bases Trocáveis. CTC (t): Capacidade de Troca Catiônica Efetiva. V: Índice de Saturação de Bases. m: Índice de Saturação de Alumínio. M.O: Matéria Orgânica.

A estrutura diamétrica das subpopulações de *V. thyrsoidea* é diferente entre as áreas de estudo. Os indivíduos da RBUB apresentaram nítida distribuição em forma de “J-invertido” durante o ano de 2013 (Figura 10, B). Esse modelo de distribuição indica um balanço positivo entre o recrutamento e a mortalidade, sendo característico de populações com capacidade de autoregeneração (SILVA JÚNIOR, 2004). Apesar de 2016 ter apresentado diminuição de indivíduos na primeira e segunda classe de tamanho, o decréscimo uniforme nas frequências das classes posteriores indica que a distribuição também tende ao equilíbrio.

Através da parcela de 20 x 50 m, traçadas para confirmar a estrutura diamétrica da população na área de estudo, 51 indivíduos de *V. thyrsoidea* foram marcados e a maioria destes estava inserida nas classes 2 e 3 de diâmetro, com praticamente inexistência de indivíduos em classes maiores (Figura 11).

Já no PEQRB, o número de indivíduos nas classes de diâmetro oscilou tanto em 2013 quanto em 2016 (Figura 10, A). A pequena quantidade de indivíduos na primeira classe nas duas amostragens indica um desequilíbrio na subpopulação, sendo provocado, possivelmente, por perturbações passadas, como incêndios. Dentre os 24 indivíduos da espécie amostrados na

parcela de 20 x 50 m, 12 estavam na segunda classe de diâmetro, sugerindo que a população dessa área ainda esteja se recuperando de incêndios passados (Figura 11).

Apesar das duas áreas de estudo terem sido impactadas por incêndio em 2011, a população da RBUB está mais balanceada, visto que na parcela de 10 x 10 m foram encontrados 17 indivíduos juvenis, enquanto que no PEQRB foram amostrados apenas 7.

Figura 10 – Distribuição do número de indivíduos de *Vochysia thyrsoidea* em classes de diâmetro no (A) Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito e na (B) Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão nos anos de 2013 e 2016.

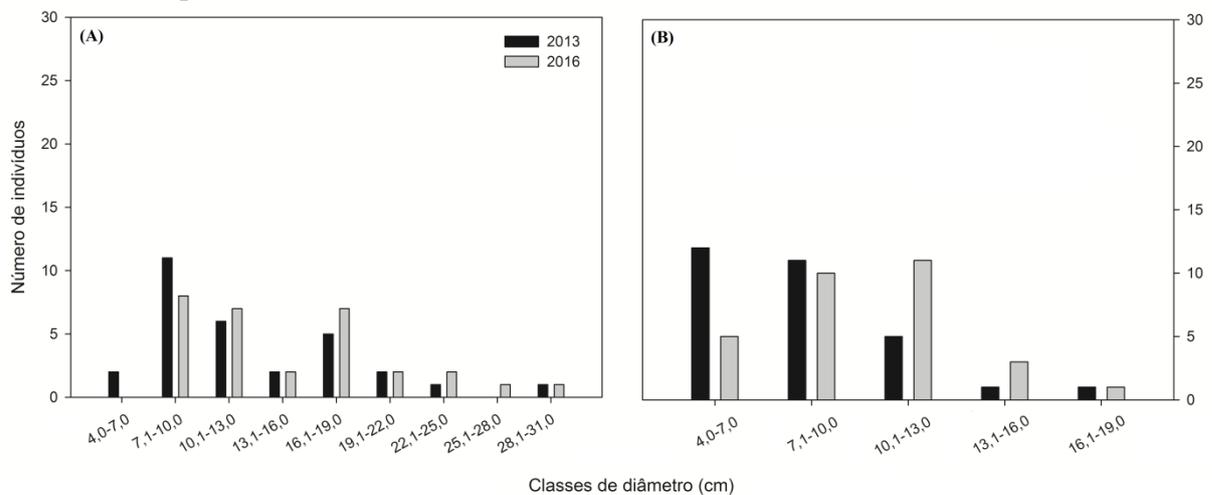
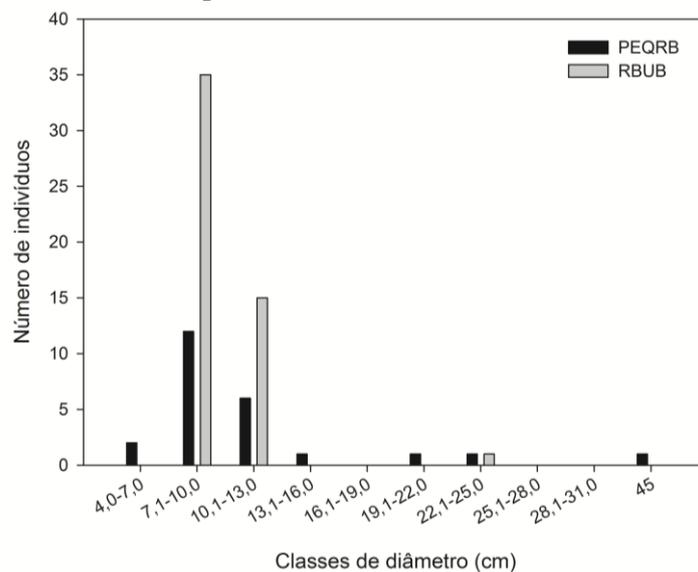


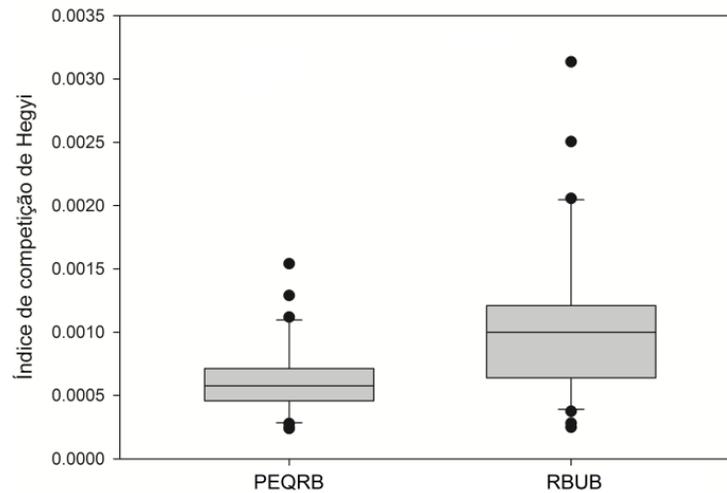
Figura 11 – Distribuição do número de indivíduos de *Vochysia thyrsoidea* em classes de diâmetro em uma parcela de 20 x 50 m no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão, no ano de 2016.



Em relação ao índice de competição, observa-se que a subpopulação marcada na Reserva Biológicas Unilavras-Boqueirão possui mais competidores em relação à do Parque

Ecológico Quedas do Rio Bonito (Figura 12). O teste de Mann-Whitney mostra que o índice de competição na RBUB é significativamente ($p < 0,05$) maior que no PEQRB.

Figura 12 – *Box plots* (n=30) para o índice de competição nas subpopulações de *Vochysia thyrsoidea* do Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB).

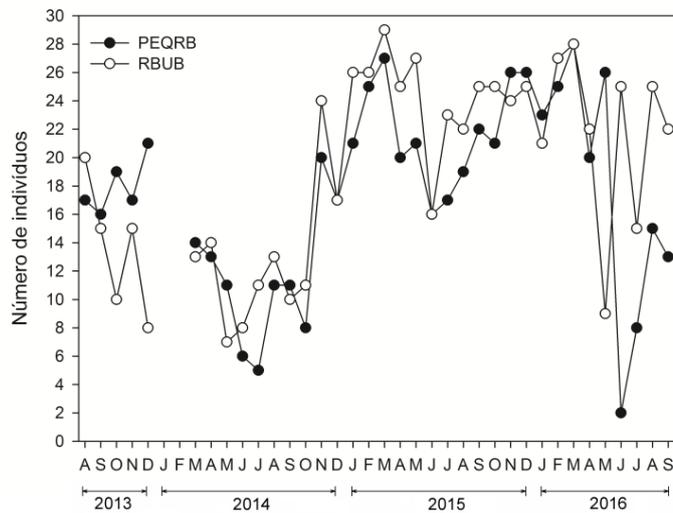


4.2 Crescimento de *Vochysia thyrsoidea*

4.2.1 Incremento radial

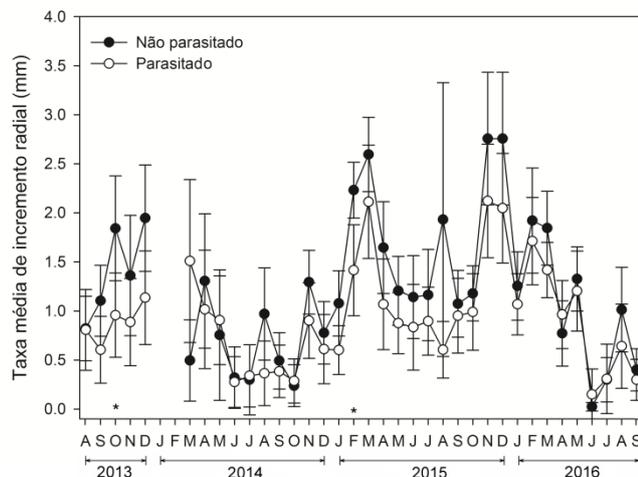
O número de indivíduos de *V. thyrsoidea* com crescimento radial ativo foi variável no tempo e entre as áreas de estudo. No geral, o ano de 2014 foi marcado por baixo número de indivíduos ativos, enquanto que no ano de 2015 e início de 2016, houve maior sincronia nas subpopulações estudadas (Figura 13).

Figura 13 – Número de indivíduos de *Vochysia thyrsoidea* que apresentaram crescimento radial ativo durante o período de estudo no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB).



Dentre os 30 indivíduos marcados no PEQRB, 16 foram infectados por *Psittacanthus robustus* em algum momento durante o período de estudo. Sendo assim, o crescimento radial destes indivíduos foi analisado separadamente. A taxa de incremento entre os indivíduos parasitados e não parasitados foi semelhante na maioria dos meses analisados, com exceção de outubro de 2013 e fevereiro de 2015 (Figura 14).

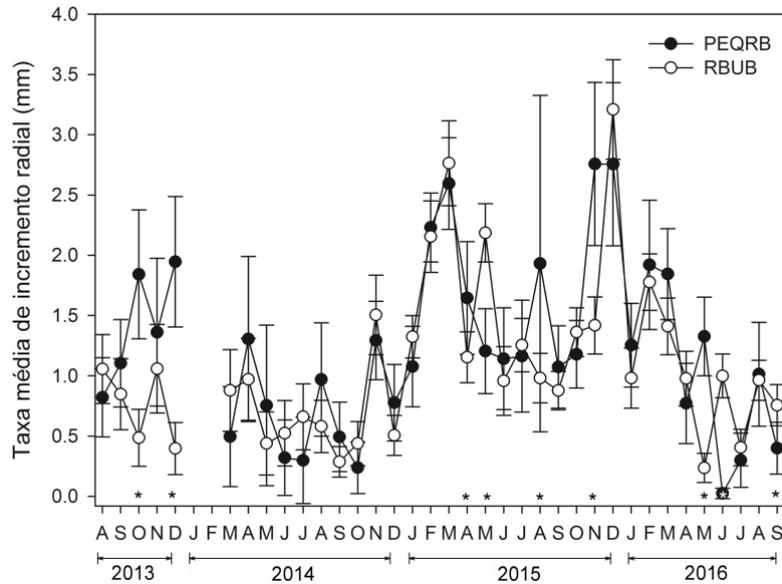
Figura 14 – Taxa média de incremento radial (mm) de indivíduos de *Vochysia thyrsoidea* parasitados (n=16) e não parasitados (n=14) por *Psittacanthus robustus* no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito, no período de 2013 a 2016.



Os asteriscos (*) indicam diferença significativa pelo teste t ($p < 0,05$) e as barras de erro o intervalo de confiança de 95%.

Os indivíduos não parasitados das duas áreas de estudo apresentaram diferenças de incremento médio nos meses de outubro e dezembro de 2013; abril, maio, agosto e novembro de 2015; e maio, junho e setembro de 2016 (Figura 15).

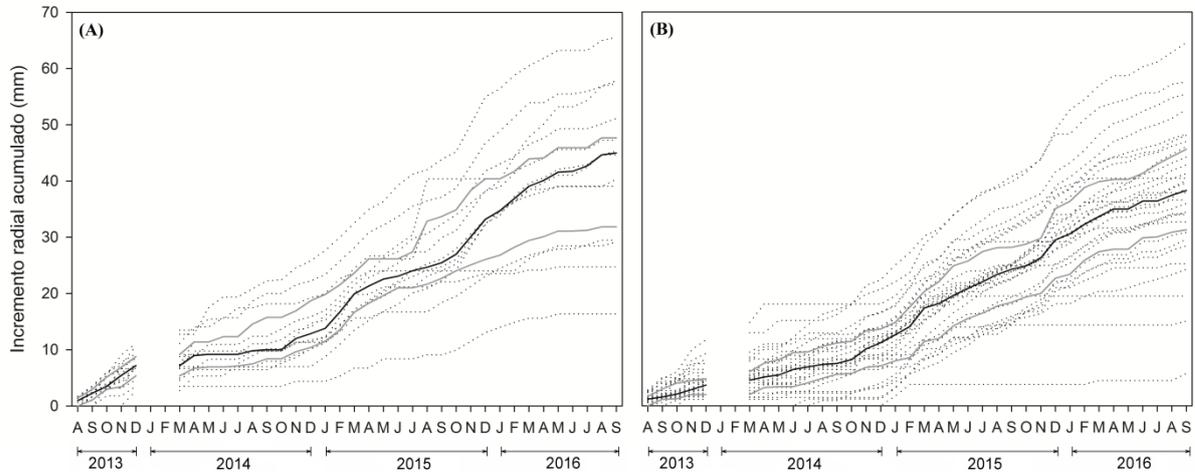
Figura 15 – Taxa média de incremento radial (mm) de *Vochysia thyrsoidea* no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (n=14) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (n=30), no período de 2013 a 2016.



Os asteriscos (*) indicam diferença significativa pelo teste t ($p < 0,05$) e as barras de erro o intervalo de confiança de 95%.

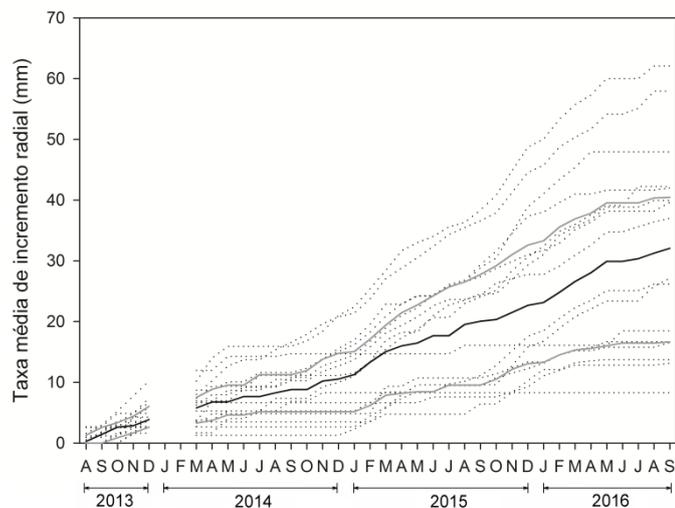
Ao longo de todo o período de avaliação, os indivíduos de *V. thyrsoidea* do PEQRB, apresentaram maior incremento radial acumulado quando comparados aos indivíduos da RBUB, com mediana de 44,98 mm e 38,28 mm, respectivamente (Figura 16). Já os indivíduos parasitados do PEQRB apresentaram 32,06 mm (Figura 17).

Figura 16 – Incremento radial acumulado de *Vochysia thyrsoidea* no (A) Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito e na (B) Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão, no período de 2013 a 2016.



Linhas pontilhadas: incremento acumulado individual; Linha cor cinza inferior: percentil 25; Linha cor cinza superior: percentil 75; Linha cor preta: mediana.

Figura 17 – Incremento radial acumulado dos indivíduos de *Vochysia thyrsoidea* parasitados por *Psittacanthus robustus* no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito, no período de 2013 a 2016.



Linhas pontilhadas: incremento acumulado individual; Linha cor cinza inferior: percentil 25; Linha cor cinza superior: percentil 75; Linha cor preta: mediana.

No mês exato ao incremento radial dos indivíduos não parasitados do PEQRB, observa-se correlação negativa com o déficit de pressão de vapor e positiva com a temperatura mínima e média, conteúdo relativo de água no solo, radiação global e horas de radiação direta. Já na RBUB, os coeficientes de correlação foram significativos apenas com a temperatura mínima, conteúdo relativo de água no solo e DPV (Tabela 3). A análise feita com os dados referentes a um e dois meses anteriores ao crescimento mostra que a temperatura e a

radiação são fatores determinantes no incremento radial de *V. thyrsoidea* no cerrado rupestre (Tabela 3).

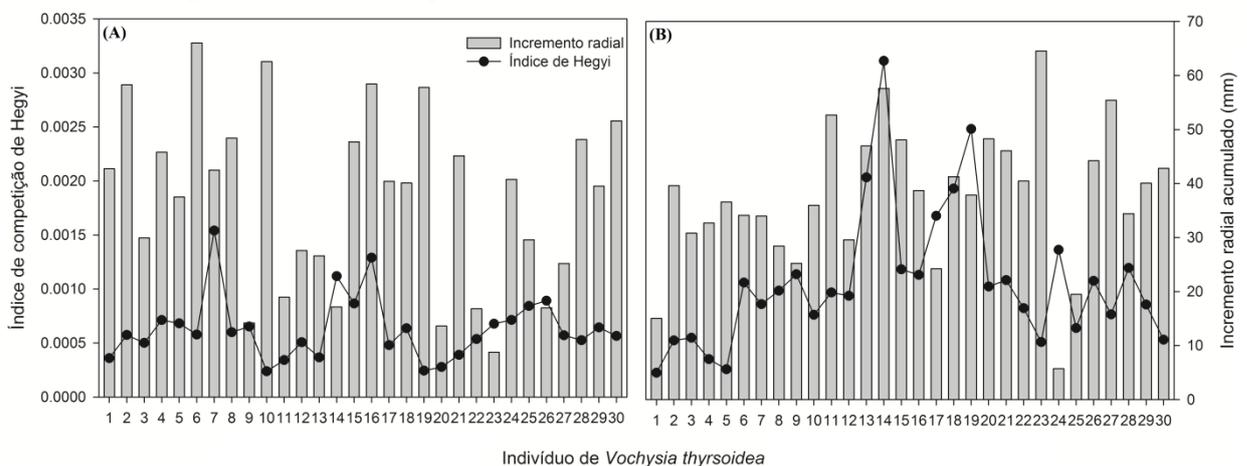
Tabela 3 – Correlação de Spearman entre o incremento radial de *Vochysia thyrsoidea* e as variáveis abióticas observadas no mês exato e em meses anteriores ao crescimento no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB).

Variáveis abióticas	Mês exato		1 mês anterior		2 meses anteriores	
	PEQRB	RBUB	PEQRB	RBUB	PEQRB	RBUB
Conteúdo relativo de água no solo (%)	0,5	0,4	0,2	0,3	0,09	0,3
Temperatura máxima (°C)	0,1	0,1	0,2	0,1	0,2	0,2
Temperatura mínima (°C)	0,6	0,4	0,5	0,4	0,3	0,4
Temperatura média (°C)	0,4	0,2	0,5	0,5	0,4	0,4
DPV máximo (kPa)	-0,4	-0,4	-0,09	-0,2	0,01	-0,02
DPV mínimo (kPa)	-0,3	-0,3	0,07	-0,1	0,1	0,02
DPV médio (kPa)	-0,2	-0,4	0,08	-0,2	0,1	-0,08
Radiação global potencial (MJ.m ⁻²)	0,4	0,2	0,5	0,3	0,4	0,3
Radiação direta (horas)	0,4	0,1	0,4	0,3	0,4	0,3

Coefficientes de correlação em negrito são significativos ($p < 0,05$).

O incremento radial mensal só correlacionou com o índice de competição no mês de julho de 2014 na RBUB ($r_s = -0,3$; $p = 0,04$). Como foi visto na figura 12, o índice de Hegyi foi maior nessa área. Porém, mesmo com maior número de árvores ao redor, alguns indivíduos se destacam por apresentarem maiores taxas de crescimento, como os indivíduos 13, 14, 18 e 19 (Figura 18, B). Por outro lado, também se observa nas duas áreas de estudo, redução do incremento radial com o aumento do índice de competição (Figura 18).

Figura 18 – Índice de competição de Hegyi e incremento radial acumulado total de cada indivíduo de *Vochysia thyrsoidea* no (A) Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito e na (B) Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão.



4.2.2 Dinâmica foliar

O padrão de emissão e o de abscisão foliar não foram semelhantes nas duas subpopulações estudadas. No PEQRB, ambos os eventos foram observados ao longo do período analisado, sendo que a emissão de folhas foi proeminente em julho e agosto de 2016, manifestando-se em 18 e 19 indivíduos, respectivamente (Figura 19, A). Já a perda de folhas ocorreu em menos de 10 indivíduos durante todo o estudo, destacando-se em abril e agosto de 2016 (Figura 19, A). Na RBUB, esses eventos não foram observados em todos os meses analisados. Nessa área, a emissão de folhas destacou-se em agosto e setembro de 2015 e julho de 2016 (Figura 19, B), e a abscisão ocorreu com mais frequência em outubro de 2015 e julho e setembro de 2016, em 20, 21 e 16 indivíduos, respectivamente (Figura 19, B).

A emissão e abscisão de folhas foram correlacionadas com os dados das variáveis abióticas referentes ao mês exato da observação e a um e dois meses anteriores (Tabela 4 e 5). Além disso, a emissão e a abscisão foram correlacionadas significativamente entre si apenas na RBUB ($r_{\text{RBUB}} = 0,5$, $p=0,013$; $r_{\text{PEQRB}} = 0,3$, $p=0,233$). E, ambos os eventos estão negativamente correlacionados com o incremento radial (Emissão: $r_{\text{PEQRB}} = -0,6$, $p=0,01$; $r_{\text{RBUB}} = -0,4$, $p=0,04$. Abscisão: $r_{\text{PEQRB}} = -0,4$, $p=0,13$; $r_{\text{RBUB}} = -0,7$, $p=0,001$).

Figura 19 – Dinâmica foliar observada em *Vochysia thyrsoidea* no (A) Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (n=26) e na (B) Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (n=30).

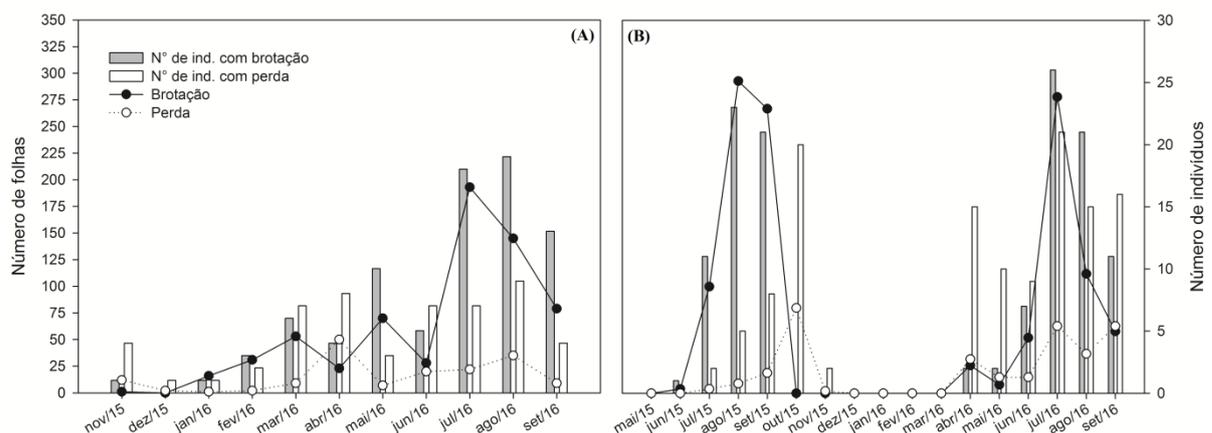


Tabela 4 – Correlação de Spearman da emissão de folhas de *Vochysia thyrsoidea* com as variáveis abióticas observadas no mês exato e em meses anteriores à emissão no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB).

Variáveis abióticas	Mês exato		1 mês anterior		2 meses anteriores	
	PEQRB	RBUB	PEQRB	RBUB	PEQRB	RBUB
Conteúdo relativo de água no solo (%)	-0,7	-0,7	-0,1	-0,5	0,2	-0,3
Temperatura máxima (°C)	-0,09	0,3	-0,4	0,05	-0,6	-0,08
Temperatura mínima (°C)	-0,5	-0,6	-0,6	-0,7	-0,4	-0,5
Temperatura média (°C)	-0,5	-0,4	-0,6	-0,7	-0,7	-0,6
DPV máximo (kPa)	0,6	0,6	0,1	0,4	-0,3	0,1
DPV mínimo (kPa)	0,5	0,6	0,2	0,2	-0,4	0,08
DPV médio (kPa)	0,5	0,6	0,1	0,3	-0,3	0,1
Radiação global potencial (MJ.m ⁻²)	-0,6	-0,5	-0,7	-0,8	-0,5	-0,8
Radiação direta (horas)	-0,5	-0,4	-0,7	-0,7	-0,5	-0,8

Coefficientes de correlação em negrito são significativos (p<0,05).

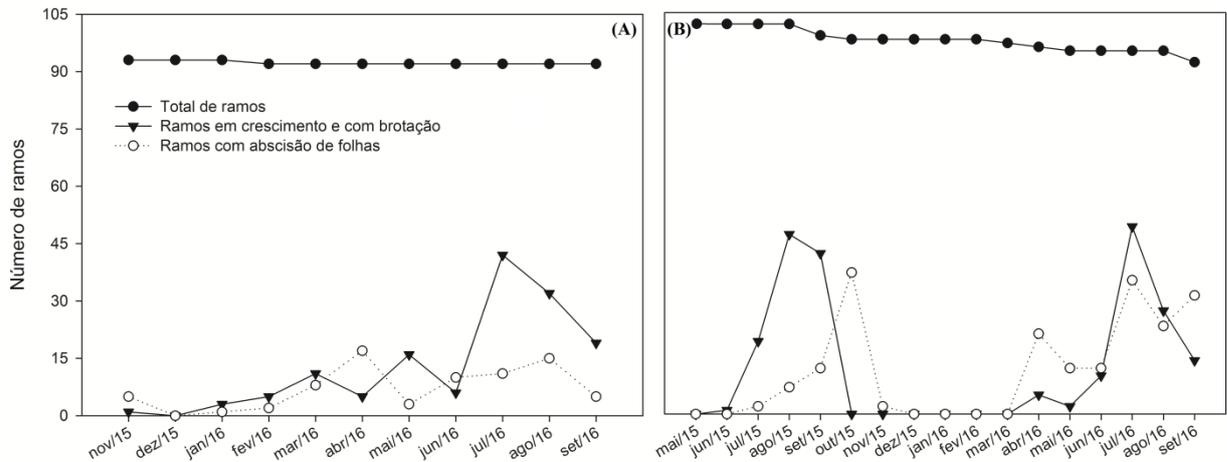
Tabela 5 – Correlação de Spearman da abscisão de folhas de *Vochysia thyrsoidea* com as variáveis abióticas observadas no mês exato e em meses anteriores à abscisão no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB).

Variáveis abióticas	Mês exato		1 mês anterior		2 meses anteriores	
	PEQRB	RBUB	PEQRB	RBUB	PEQRB	RBUB
Conteúdo relativo de água no solo (%)	-0,5	-0,7	-0,3	-0,5	-0,1	-0,5
Temperatura máxima (°C)	-0,2	0,7	-0,5	0,4	-0,4	0,3
Temperatura mínima (°C)	-0,5	-0,3	-0,4	-0,5	-0,2	-0,5
Temperatura média (°C)	-0,5	0,1	-0,5	-0,3	-0,4	-0,4
DPV máximo (kPa)	0,3	0,8	0,03	0,6	0,1	0,5
DPV mínimo (kPa)	0,2	0,8	0,3	0,5	0,2	0,4
DPV médio (kPa)	0,3	0,8	-0,03	0,6	0,08	0,5
Radiação global potencial (MJ.m ⁻²)	-0,6	-0,1	-0,7	-0,4	-0,6	-0,6
Radiação direta (horas)	-0,6	-0,1	-0,6	-0,3	-0,7	-0,6

Coefficientes de correlação em negrito são significativos (p<0,05).

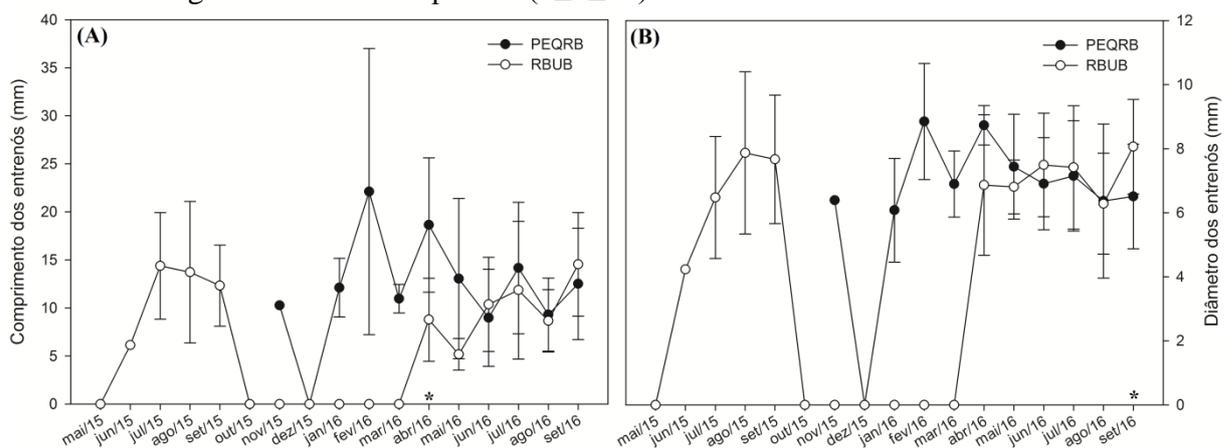
A mortalidade de ramos foi baixa nas duas áreas de estudo. Na área do PEQRB, apenas um ramo marcado caiu, porém os indivíduos da RBUB perderam mais ramos, tendo redução de 10% ao final do estudo (Figura 20, A e B). Observa-se que os indivíduos da RBUB perderam os ramos gradativamente e, ao mesmo tempo, ocorreu a expansão de outros. Além disso, há uma sincronia entre ramos com brotação e abscisão de folhas (Figura 20, A e B)

Figura 20 – Dinâmica os ramos observada em *Vochysia thyrsoidea* no (A) Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (n=93) e na (B) Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (n=102).



Ao observar o crescimento dos ramos no mesmo período em comum para as duas subpopulações, verifica-se que o comprimento dos entrenós foi semelhante na maioria dos meses, sendo significativamente diferente apenas em abril de 2016, com maior crescimento no PEQRB (Figura 21, A). O diâmetro também foi semelhante entre as áreas na maioria dos meses, com exceção de setembro de 2016, onde o maior valor foi observado nos indivíduos da RBUB (Figura 21, B).

Figura 21 – Crescimento dos ramos avaliados através do (A) comprimento e (B) diâmetro dos entrenós de *Vochysia thyrsoidea* no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito ($0 \leq n \leq 53$) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão ($0 \leq n \leq 77$).



Os asteriscos (*) indicam diferença significativa pelo teste t ($p < 0,05$).

No PEQRB, o comprimento dos entrenós não correlacionou com nenhuma variável abiótica e o diâmetro correlacionou negativamente apenas com as horas de radiação direta (Tabela 6). Já na RBUB, ambos os crescimentos foram correlacionados negativamente com o

conteúdo relativo de água no solo e temperatura mínima, e positivamente com o DPV. Além disso, o diâmetro dos entrenós também correlacionou negativamente com a radiação global (Tabela 6).

Verifica-se também que quanto maior comprimento de entrenós, maior o diâmetro destes ($r_{\text{PEQRB}} = 0,7$, $p=0,002$; $r_{\text{RBUB}} = 0,9$, $p=0,0000002$). Na RBUB, ambos estão correlacionados negativamente com o incremento radial e positivamente com emissão e abscisão de folhas (Tabela 7).

Tabela 6 – Correlação de Spearman entre o comprimento e diâmetro dos entrenós de *Vochysia thyrsoidea* e as variáveis abióticas observadas no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB).

Variáveis abióticas	Comprimento		Diâmetro	
	PEQRB	RBUB	PEQRB	RBUB
Conteúdo relativo de água no solo (%)	-0,2	-0,6	-0,2	-0,6
Temperatura máxima (°C)	0,03	0,3	-0,3	0,4
Temperatura mínima (°C)	-0,02	-0,5	-0,05	-0,6
Temperatura média (°C)	-0,07	-0,2	-0,2	-0,3
DPV máximo (kPa)	0,4	0,6	0,2	0,7
DPV mínimo (kPa)	0,5	0,5	0,3	0,5
DPV médio (kPa)	0,3	0,6	0,1	0,6
Radiação global potencial (MJ.m ⁻²)	-0,2	-0,4	-0,5	-0,5
Radiação direta (horas)	-0,4	-0,3	-0,6	-0,4

Coefficientes de correlação em negrito são significativos ($p < 0,05$).

Tabela 7 – Correlação de Spearman do comprimento e diâmetro dos entrenós com o incremento radial, emissão e abscisão de folhas de *Vochysia thyrsoidea* no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB).

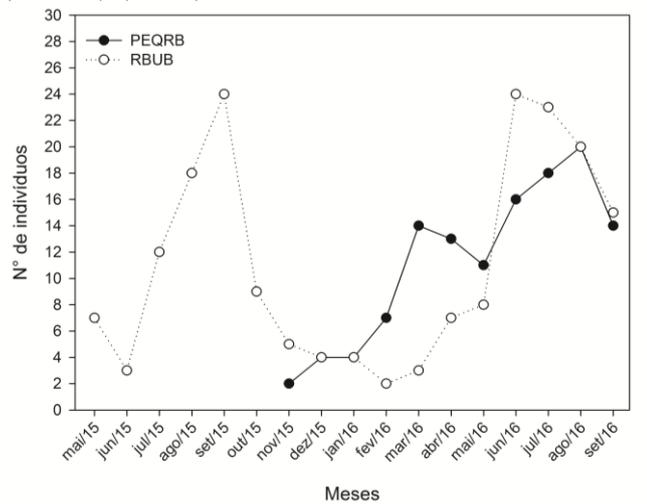
	Comprimento		Diâmetro	
	PEQRB	RBUB	PEQRB	RBUB
Incremento radial (mm)	-0,2	-0,5	-0,2	-0,7
Emissão de folhas (n°)	0,4	0,8	0,3	0,8
Abscisão de folhas (n°)	0,04	0,5	0,2	0,5

Coefficientes de correlação em negrito são significativos ($p < 0,05$).

4.2.3 Altura

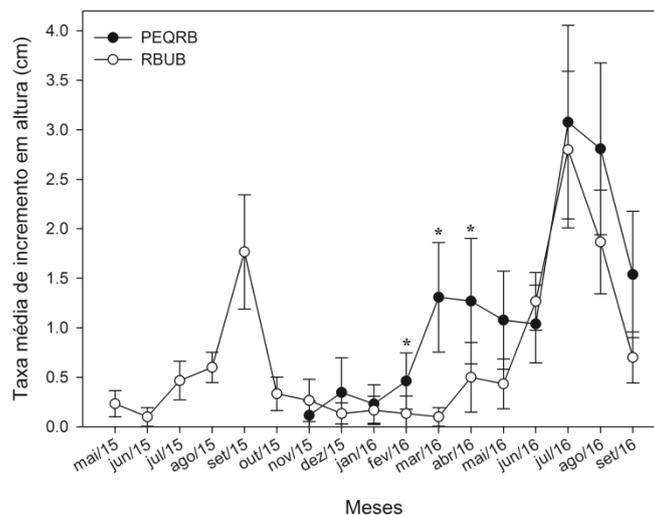
O número de indivíduos de *V. thyrsoidea* que cresceram em altura foi variável no tempo e entre as áreas de estudo. Na RBUB, a maior sincronia entre os indivíduos ocorreu em agosto e setembro de 2015, e de junho a agosto de 2016. Já no PEQRB, a maior sincronia ocorreu de junho a agosto de 2016 (Figura 22).

Figura 22 – Número de indivíduos de *Vochysia thyrsoidea* que apresentaram crescimento em altura no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) (n=26) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB) (n=30).



Apesar da diferença do número de indivíduos crescendo mensalmente, o crescimento só diferiu entre as áreas nos meses de fevereiro, março e abril de 2016 (Figura 23). Ao final do estudo, a mediana do incremento acumulado foi de 11,5 cm no PEQRB e de 9,0 na RBUB (Figura 24).

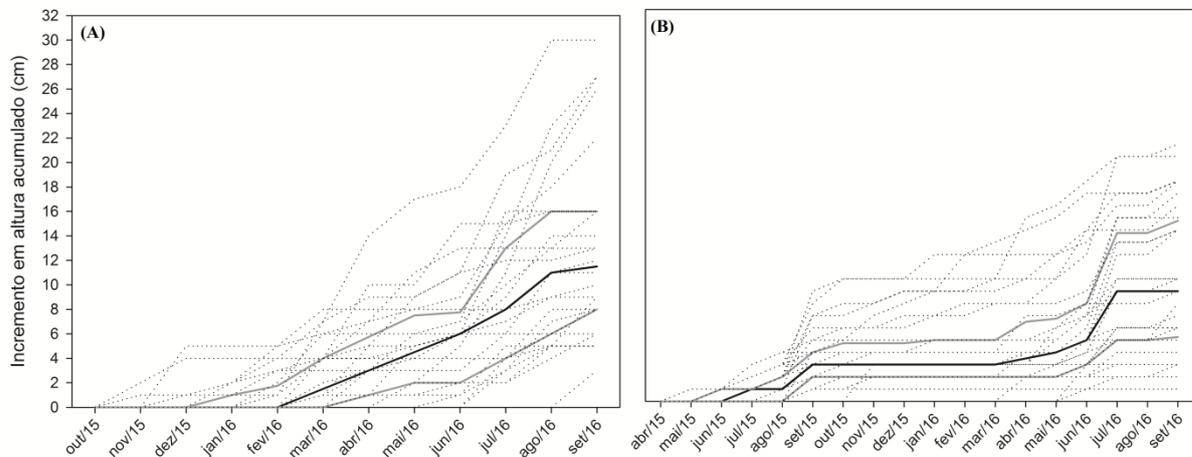
Figura 23 – Taxa média de incremento em altura mensal de *Vochysia thyrsoidea* ($26 \leq n \leq 30$) no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB).



Os asteriscos (*) indicam diferença significativa pelo teste t ($p < 0,05$) e as barras de erro o intervalo de confiança de 95%.

Observam-se picos de crescimento de fevereiro a agosto de 2016 no PEQRB e de março a julho de 2016 na RBUB (Figura 24, A e B).

Figura 24 – Incremento em altura acumulado de *Vochysia thyrsoidea* (26<n<30) no (A) Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito e na (B) Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão.



Linhas pontilhadas: incremento acumulado individual; Linha cor cinza inferior: percentil 25; Linha cor cinza superior: percentil 75; Linha cor preta: mediana.

As correlações entre a altura e as variáveis abióticas no PEQRB foram negativas com a radiação global e com as temperaturas mínima e média referentes ao mês exato do crescimento. Com um a dois meses anteriores, foram significativas apenas com os dados de radiação (Tabela 8).

Na RBUB, as correlações com as variáveis abióticas no mês exato ao crescimento foram significativas com coeficientes negativos para conteúdo relativo de água no solo e temperatura, e positivos para o DPV. Com um mês anterior, as correlações seguiram o mesmo padrão anterior, com exceção da temperatura máxima, que foi positiva. Já com dois meses anteriores, a altura correlacionou apenas com as temperaturas mínima e média, radiação global e horas de radiação, sendo todos os coeficientes de correlação negativos (Tabela 8)

Tabela 8 – Correlação de Spearman entre o incremento em altura de *Vochysia thyrsoidea* e as variáveis abióticas observadas no mês exato e em meses anteriores ao crescimento no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB). (continua)

Variáveis abióticas	Mês exato		1 mês anterior		2 meses anteriores	
	PEQRB	RBUB	PEQRB	RBUB	PEQRB	RBUB
Conteúdo relativo de água no solo (%)	-0,5	-0,5	-0,1	-0,5	0,05	-0,3
Temperatura máxima (°C)	-0,1	-0,5	-0,4	0,5	-0,5	0,07
Temperatura mínima (°C)	-0,6	-0,6	-0,5	-0,6	-0,3	-0,6
Temperatura média (°C)	-0,6	-0,2	-0,7	-0,2	-0,4	-0,6
DPV máximo (kPa)	0,4	0,6	0,1	0,6	-0,05	0,4
DPV mínimo (kPa)	0,5	0,5	0,05	0,5	-0,3	0,2

DPV médio (kPa)	0,4	0,5	0,09	0,5	-0,1	0,2
Radiação global potencial (MJ.m ⁻²)	-0,6	-0,3	-0,7	-0,3	-0,5	-0,7
Radiação direta (horas)	-0,5	-0,3	-0,7	-0,2	-0,6	-0,7

Coeficientes de correlação em negrito são significativos ($p < 0,05$).

Além disso, o crescimento em altura de *V. thyrsoidea* correlacionou negativamente com o incremento radial e positivamente com a emissão e abscisão de folhas nas duas áreas de estudo (Tabela 9).

Tabela 9 – Correlação de Spearman da altura de *Vochysia thyrsoidea* com o comprimento e diâmetro dos entrenós, emissão e abscisão de folhas e incremento radial no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB).

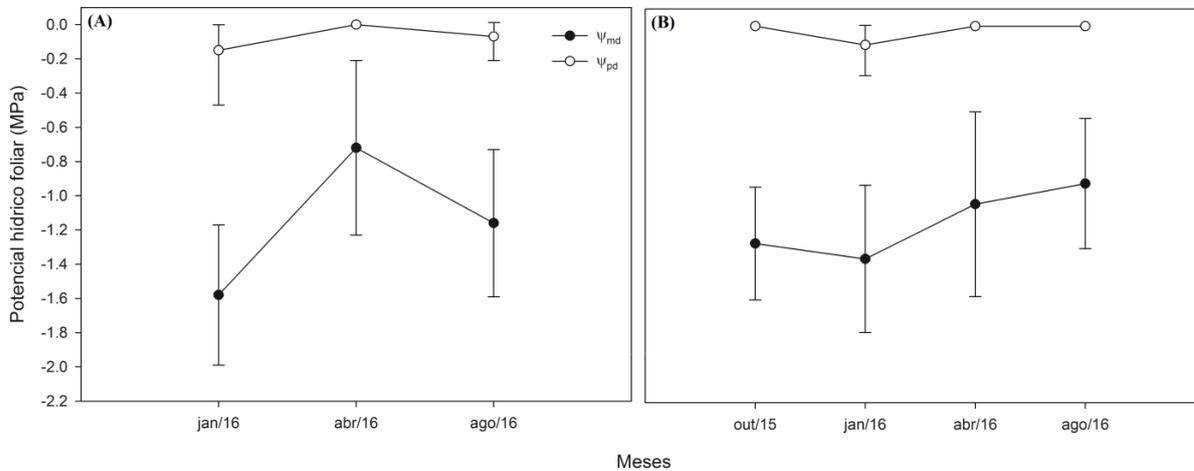
	Altura	
	PEQRB	RBUB
Comprimento dos entrenós (mm)	-0,2	0,1
Diâmetro dos entrenós (mm)	-0,1	0,3
Emissão de folhas (n°)	0,7	0,8
Abscisão de folhas (n°)	0,6	0,5
Incremento radial (mm)	-0,6	-0,5

Coeficientes de correlação em negrito são significativos ($p < 0,05$).

4.2.4 Comportamento fisiológico

Os valores de potencial hídrico foliar de *V. thyrsoidea* foram semelhantes entre as áreas de estudo (Figura 25). Em escala temporal no PEQRB, observa-se que os valores do $\Psi_{w_{md}}$ referente ao mês de janeiro foram significativamente menores em relação aos outros meses (Figura 25, A). Já na RBUB, os indivíduos também apresentaram $\Psi_{w_{md}}$ mais negativos em janeiro, mas não diferiu estatisticamente dos outros meses analisados (Figura 25, B). Em ambas as áreas, não houve diferença significativa entre os meses para o $\Psi_{w_{pd}}$ (Figura 25).

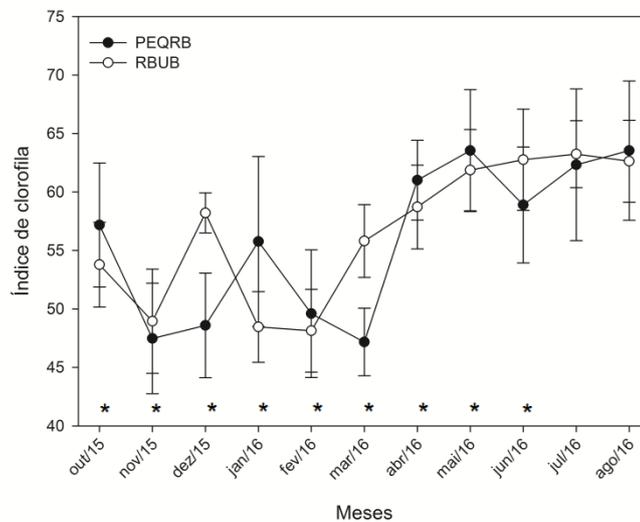
Figura 25 – Médias do potencial hídrico foliar máximo $\Psi_{w_{pd}}$ (*predawn*) e mínimo $\Psi_{w_{md}}$ (*midday*) de *Vochysia thyrsoidea* no (A) Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (n=10) e (B) Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (n=10).



As barras de erro representam o desvio padrão. Médias com a mesma letra minúscula na horizontal não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 5% de significância.

O índice de clorofila de folhas maduras de *V. thyrsoidea* variou ao longo do tempo e foi significativamente diferente entre as subpopulações do PEQRB e RBUB na maioria dos meses analisados (Figura 26). No entanto, em ambas as áreas, o teor desse pigmento foi correlacionado negativamente com a radiação global, horas de radiação direta, conteúdo relativo de água no solo e temperatura média e mínima. Na RBUB, também foi verificada correlação positiva significativa com o DPV máximo (Tabela 10).

Figura 26 – Índice de clorofila de folhas de *Vochysia thyrsoidea* no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (n=104) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (n=120).



As barras de erro representam o desvio padrão. Os asteriscos (*) indicam diferença significativa ($p < 0,05$) pelo teste t.

Tabela 10 – Correlação de Pearson do índice de clorofila de *Vochysia thyrsoidea* com as variáveis abióticas observadas no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB) e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão (RBUB).

Variáveis abióticas	Índice de clorofila	
	PEQRB	RBUB
Conteúdo relativo de água no solo (%)	-0,7	-0,6
Temperatura máxima (°C)	-0,3	0,4
Temperatura mínima (°C)	-0,7	-0,8
Temperatura média (°C)	-0,6	-0,7
DPV máximo (kPa)	0,5	0,6
DPV mínimo (kPa)	0,07	0,2
DPV médio (kPa)	0,4	0,4
Radiação global potencial (MJ.m ⁻²)	-0,7	-0,8
Radiação direta (horas)	-0,6	-0,7

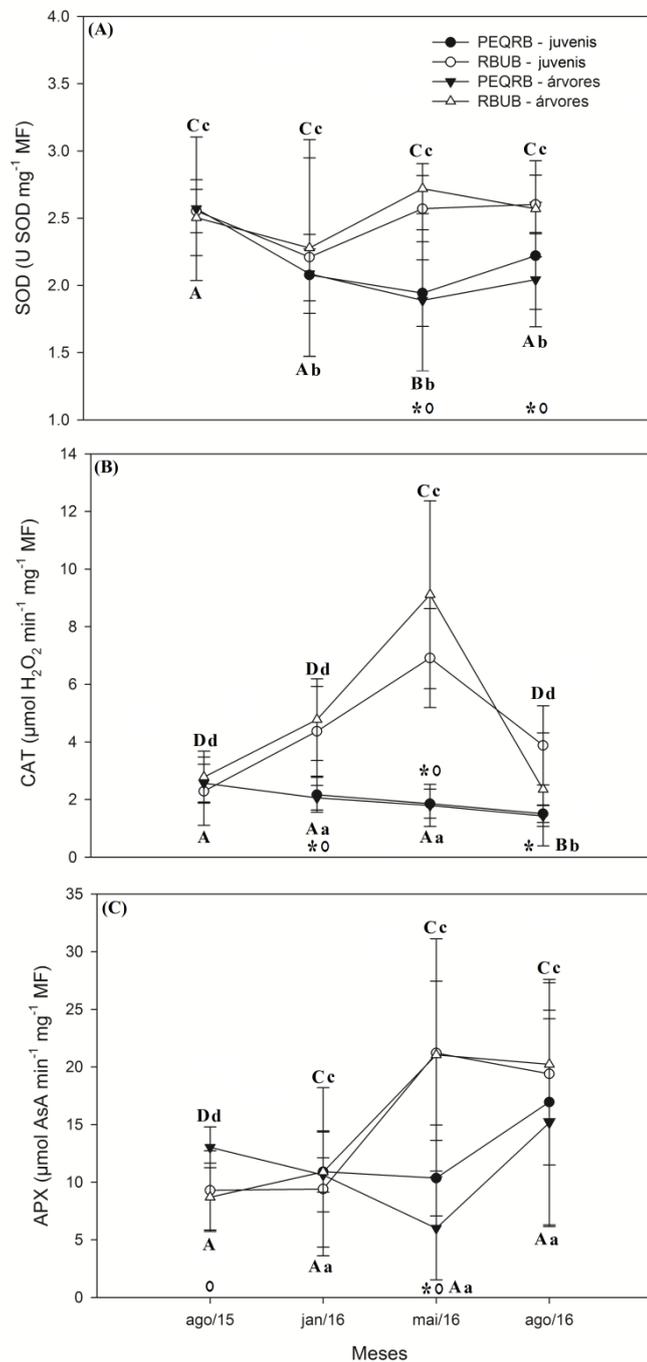
Coefficientes de correlação em negrito são significativos ($p < 0,05$).

Em relação às enzimas antioxidantes das folhas de *V. thyrsoidea*, a atividade da dismutase do superóxido (SOD) e da peroxidase do ascorbato (APX) foi semelhante entre os juvenis e as árvores dentro de cada área de estudo. A atividade da catalase (CAT) apresentou o mesmo padrão somente no PEQRB, enquanto que na RBUB houve diferença em maio e agosto de 2016 entre os dois grupos (Figura 27).

Em escala temporal no PEQRB, a atividade da SOD foi significativamente menor em maio de 2016 no grupo das árvores e não houve diferença entre os juvenis das duas áreas de estudo e entre as árvores da RBUB (Figura 27, A). Além disso, os dois grupos apresentaram diminuição na atividade da CAT em agosto de 2016 no PEQRB, enquanto que na RBUB os maiores valores de CAT foram obtidos em maio de 2016 (Figura 27, B). Já a atividade da APX foi significativamente menor em agosto de 2015 para ambos os grupos da RBUB (Figura 27, C).

Observa-se que a atividade da SOD nos dois grupos foi significativamente maior na RBUB nos meses de maio e agosto de 2016 (Figura 27, A). As folhas dos juvenis dessa área apresentaram maior atividade da CAT durante todo o período em relação ao PEQRB. Nas árvores, os valores de CAT foram significativamente maiores também na RBUB, mas somente nos meses de janeiro e maio de 2016 (Figura 27, B). Já a atividade da APX diferiu entre as áreas de estudo no mês de agosto de 2015, sendo maior para as árvores do PEQRB, enquanto que ambos os grupos da RBUB apresentaram maiores atividades dessa enzima em maio de 2016 (Figura 27, C).

Figura 27 – Médias das atividades enzimáticas (A) SOD - dismutase do superóxido, (B) CAT - catalase e (C) APX - peroxidase do ascorbato de folhas de *Vochysia thyrsoidea* no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito e na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão.



As barras de erro representam o desvio padrão. Letras minúsculas representam os grupos dos juvenis e maiúsculas as árvores. Médias com a mesma letra na horizontal não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 5% de significância. Letras A e B representam o PEQRB e letras C e D a RBUB. Os asteriscos (*) e os círculos (o) indicam diferença significativa ($p < 0,05$) pelo teste t no grupo dos juvenis e das árvores, respectivamente.

5 DISCUSSÃO

A pouca variação do potencial hídrico foliar (Figura 25) confirma a hipótese de que *Vochysia thyrsoidea* é uma espécie isohídrica. A presença do extenso sistema radicular, que é uma adaptação determinante no estabelecimento de espécies arbóreas em ambientes savânicos, favorece esse comportamento.

Porém, o que mais chamou a atenção foi a redução do potencial hídrico mínimo ($\Psi_{w_{md}}$) na avaliação de janeiro de 2016 (Figura 25), sendo que esse período foi marcado por elevada precipitação pluviométrica (Figura 6), o que colaborou com a obtenção de 100% do conteúdo relativo de água no solo (Figura 7) e o DPV no momento da avaliação não foi tão alto, sendo em média 0,86 MPa.

Durante as avaliações, observou-se o aparecimento de goma (exsudato característico da espécie), sendo mais frequente nos indivíduos do PEQRB. Dessa forma, a redução do potencial hídrico da folha pode estar relacionada com a obstrução de vasos do xilema pela presença desse exsudato. A produção de goma por *Vochysia thyrsoidea* ocorre em canais secretores presentes no xilema secundário de todos os órgãos vegetativos e tem por finalidade a cicatrização de injúrias (PAVIANI; JERONYMO, 1992). Talvez a goma tenha obstruído vasos de xilema em algumas folhas em resposta a insetos sugadores de seiva.

Mesmo com essa a redução significativa do potencial hídrico mínimo ($\Psi_{w_{md}}$) observada no PEQRB, os valores obtidos nos outros meses, que correspondem a outras estações do ano, foram semelhantes entre si (Figura 25). Além disso, a reidratação observada na avaliação do potencial máximo ($\Psi_{w_{pd}}$) confirma que a espécie possui acesso às camadas mais profundas de água no solo (Figura 7).

Partindo do princípio que a água não é limitante para *V. thyrsoidea* em áreas de cerrado rupestre, o crescimento da espécie é regulado, majoritariamente, por outros *drivers* que induzem diferentes respostas nos indivíduos. A temperatura mínima e a radiação solar parecem controlar as estratégias de crescimento (Tabelas 3, 4 e 8).

O somatório da maior disponibilidade hídrica com o aumento da temperatura mínima e a maior incidência de radiação solar proporciona aumento da taxa fotossintética, que, por sua vez, direciona mais carboidratos para o câmbio vascular, aumentando assim sua atividade na formação de lenho (LISI et al., 2008; MENDIVELSO et al., 2016; GARCÍA-CERVIGÓN; CAMARERO; ESPINOSA, 2017). Dessa forma, as maiores taxas de incremento ocorreram em períodos mais quentes e com maior radiação solar (Figuras 15 e 16; Tabela 3).

Durante os meses do quadrimestre mais frio e seco de 2015 (MJJA), as taxas de incremento radial foram mais altas em relação aos outros anos, mas estas ainda foram menores em relação a alguns meses que compreendem o quadrimestre mais quente e chuvoso (Figuras 15 e 16). Ressalta-se que durante o quadrimestre mais frio e seco de 2015, houve aumento da precipitação pluviométrica (Tabela 1) e ligeiro aumento da temperatura mínima (Figura 9, C), o que pode ter propiciado o crescimento radial.

Apesar do mesmo comportamento das subpopulações frente às condições abióticas analisadas, as taxas de incremento radial diferiram entre as áreas em alguns períodos (Figura 15), com maior incremento acumulado ao final do estudo nos indivíduos não parasitados do PEQRB (Figura 16), sendo reflexo, principalmente, da radiação potencial incidente nas duas áreas de estudo. A orientação do relevo do PEQRB voltado para a face leste proporciona aos indivíduos melhores condições de aproveitamento da luz para a assimilação do carbono, já que a incidência ocorre predominantemente na parte da manhã.

A diferença no incremento radial nos meses de outubro e dezembro de 2013, com maiores taxas no PEQRB (Figura 15), pode estar relacionada ao menor número de indivíduos ativos na RBUB nesse período (Figura 13), sendo ainda reflexo do ajuste das faixas dendrométricas. Apesar de não ter obtido correlação significativa entre o incremento radial e a distribuição diamétrica, o ajuste das faixas dendrométricas na RBUB pode ter demandado mais tempo, devido à maior quantidade de indivíduos com fuste mais fino. Além disso, não houve diferença da temperatura, DPV e conteúdo relativo de água no solo entre as áreas durante esses meses (Figuras 7 e 9). E, durante esse período, a RBUB recebe mais radiação em relação ao PEQRB (Figura 8), o que favoreceria o crescimento radial.

Para os outros meses em que as taxas de incremento radial diferiram significativamente entre as áreas (Figura 15), observa-se que o crescimento ocorreu em resposta às interações entre as variáveis abióticas analisadas, e mesmo assim há lacunas desconhecidas sobre relações bióticas e outros fatores não estudados.

Além disso, a estrutura diamétrica, a competição relação com a hemiparasita *Psittacanthus robustus* também podem influenciar no crescimento da espécie. Como foi visto, a estrutura diamétrica da RBUB (Figuras 10, B e 11) indica um balanço positivo entre o recrutamento e a mortalidade, enquanto que a do PEQRB (Figuras 10, A e 11) parece ainda estar se recuperando de perturbações passadas, como incêndios. No entanto, não houve correlação significativa do incremento radial com as classes de diâmetro dos indivíduos de *V. thyrsoidea*.

Em áreas savânicas, como o cerrado rupestre, a competição ocorre, principalmente, abaixo do solo por água e nutrientes. Como a estrutura da vegetação arbórea das áreas apresenta distribuição espacial esparsa, a competição foi baixa, porém a subpopulação da RBUB compete por mais recursos (Figura 12), sendo que a maioria dos competidores vizinhos são *V. thyrsoidea* (OBSERVAÇÃO PESSOAL), ao contrário do PEQRB, onde os indivíduos estão mais esparsos. O fato de ter obtido correlação entre o incremento e a competição apenas em julho de 2014 na RBUB ($r_s = -0,3$; $p = 0,04$) pode indicar maior ocorrência de facilitação ao invés de competição, ou, que, ambas ocorrem simultaneamente.

De acordo com a hipótese do gradiente de estresse, o saldo das interações é influenciado pelas condições ambientais e, à medida que o estresse abiótico aumenta, a capacidade competitiva torna-se menos importante, prevalecendo a facilitação (CALLAWAY, 2007). Essa interação positiva pode estar envolvida com a dominância de *V. thyrsoidea* nessas áreas, já que possui crescimento lento e contínuo (Figura 16).

Carnwath e Nelson (2016) constataram, através da dendroecologia, que a competição não afetou as respostas de crescimento de *Pseudotsuga menziesii* em anos de seca. No entanto, observaram o contrário para anos úmidos, comprovando que as interações competitivas se tornam menos importantes em condições abióticas mais estressantes.

Em análise individual, verifica-se que as diferenças no incremento radial acumulado não seguiram um padrão em relação ao nível de competição (Figura 18), mostrando que outros fatores também estão associados com o crescimento, como por exemplo, a relação de parasitismo de *Psittacanthus robustus* com a espécie.

Apesar de pouca diferença significativa entre o incremento radial mensal dos indivíduos parasitados e não parasitados no PEQRB (Figura 14), os indivíduos parasitados por *P. robustus* apresentaram a menor taxa de incremento radial acumulado ao final do estudo no PEQRB (Figura 17). Alguns destes indivíduos, como o 9, 11, 12, 13, 14, 20, 23 e 26 apresentaram baixo incremento radial total em meio a pouca competição, condizendo com os resultados obtidos por Teodoro et al. (2010) e Chagas Júnior (2013), que estudaram as relações entre *P. robustus* e *V. thyrsoidea* no PEQRB e em outras áreas de cerrado rupestre da região de abrangência da bacia hidrográfica do Alto do Rio Grande.

Teodoro et al. (2010) verificaram que hospedeiras com alturas mais elevadas são, geralmente, as mais parasitadas. Logo, os indivíduos citados acima estão dentre os mais altos marcados na área. As ervas de passarinho preferem hospedeiros mais altos e mais velhos, uma vez que estão expostos há mais tempo à infestação e facilitam a dispersão de suas sementes, que é realizada por pássaros (AUKEMA, 2004; ROXBURGH; NICOLSON, 2008). Além

disso, o distanciamento do solo proporcionado pelos indivíduos mais altos aumenta as chances de sobrevivência dos parasitas durante eventuais incêndios (TEODORO et al., 2010).

Chagas-Júnior (2013) verificou que a eficiência fotossintética e o estado hídrico de *V. thyrsoidea* foram afetados pelo parasitismo. De modo que a mortalidade das hospedeiras está associada ao grau de infestação (TEODORO; VAN DEN BERG; ARRUDA, 2013). Durante o período de estudo, apenas um indivíduo no PEQRB morreu, sendo o indivíduo 23 que também foi infectado por *P. robustus*.

Para entender a dinâmica do crescimento radial de *V. thyrsoidea* nos cerrados rupestres, é necessário também conhecer a dinâmica foliar, visto que, por ser uma espécie sempre-verde, ambos os eventos ocorrem simultaneamente e há possíveis *trade-offs* na partição de fotoassimilados para os diferentes drenos.

Os picos de emissão foliar nos meses mais frios mostram que a temperatura mínima associada com a diminuição da radiação global são os fatores abióticos que sinalizam o momento certo para a maior produção de folhas (Figura 19). Dessa forma, a maior brotação em meses que antecedem o período chuvoso é importante pelo fato de que o aumento da área foliar específica de espécies acumuladoras de Al^{3+} no Cerrado é lento (SOUZA et al., 2015).

Além disso, os indivíduos evitam a produção de folhas em períodos muito quentes, que, por não apresentarem estado de maturação fisiológico plenamente desenvolvido, ficam mais susceptíveis aos danos no PSII (KRAUSE; VIRGO; WINTER, 1995; PAULA et al., 2015).

A emissão de folhas de *V. thyrsoidea* em áreas de cerrado *stricto sensu* já foi relatada por Rossatto (2013), no qual observou esse evento na maior parte do ano, com picos em agosto, maio e setembro e ausência de brotação em fevereiro, março e abril. No PEQRB, a emissão de folhas foi contínua, mas com diminuição em períodos mais quentes (Figura 19, A). Já na RBUB, os ramos marcados não apresentaram folhas novas no período de outubro de 2015 a março de 2016 (Figura 19, B). Porém, os mesmos indivíduos cresceram em altura (Figura 22) e, o crescimento vertical de *V. thyrsoidea* ocorre com o alongamento dos entrenós juntamente com a brotação de folhas (OBSERVAÇÃO PESSOAL). Diante disso, não se pode afirmar que a espécie cessou a produção de folhas nesse período, visto que o número de indivíduos que cresceram em altura foi semelhante ao do PEQRB. Acredita-se então que ocorreu brotação na RBUB nesses meses, mas com pouca frequência.

Melo (2015) também observou para a subpopulação da RBUB que os picos de produção de folhas ocorreram em meses semelhantes e também em outubro, novembro, dezembro e janeiro. Ressalta-se que a área foi afetada por um incêndio em outubro de 2014.

Logo, a intensa produção de folhas observada nesses meses possivelmente foi uma resposta pós-fogo, o que mostra a capacidade de ajuste de *V. thyrsoidea* frente às condições adversas.

Com efeito, a brotação de folhas em espécies sempre-verdes durante a estação seca é uma característica comum em outras savanas do mundo (EAMUS; PRIOR, 2001; PRIOR; BOWMAN, EAMUS, 2004; LAMONTAGNE et al 2005; VICO et al., 2015), sendo favorecida pelo desenvolvimento de sistema radicular profundo (OTIENO; SCHMIDT; KINYAMARIO, 2005; GOLDSTEIN et al., 2008), que permite a manutenção do potencial hídrico nos períodos de seca e maior longevidade foliar.

Em relação à mortalidade de folhas, observa-se que esse evento ocorre simultaneamente à emissão de folhas (Figura 19). O déficit de pressão de vapor parece ser o principal sinalizador externo na mortalidade, visto que folhas velhas reduzem a capacidade de controlar a condutância estomática (BORCHERT; RIVERA; HAGNAUER, 2002).

No entanto, houve períodos com maior perda em relação à produção. De forma que, o balanço negativo entre a emissão e abscisão observado no mês de outubro de 2015 na RBUB (Figura 19, B) aconteceu, provavelmente, pelo aumento do DPV (Figura 9) ou em resposta a outros fatores não analisados, visto que a perda de folhas foi observada em 20 indivíduos, com a maior quantidade de perda de todo período analisado, que foi de 80 folhas (Figura 19, B). No PEQRB, os balanços negativos ocorreram em novembro e dezembro de 2015 e abril de 2016, mas somente em 4, 1 e 8 indivíduos, respectivamente (Figura 19, A). O fato de não ter obtido correlação significativa com o DPV nessa área (Tabela 5) provavelmente está relacionado com a falta de dados referente ao mês de abril, onde ocorreu maior pico.

Considera-se que *V. thyrsoidea* exibe *trade-off* entre o crescimento da parte aérea e o crescimento diamétrico, visto que os coeficientes de correlação foram negativos para as duas áreas ($r_{\text{SPQRB}} = -0,6$, $p=0,01$; $r_{\text{RBUB}} = -0,4$, $p=0,04$). Assim, durante os meses mais frios, grande parte dos carboidratos produzidos pelas folhas já estabelecidas na copa é direcionada para a formação de folhas novas e, em meses mais quentes, os recursos são alocados para o incremento radial.

No entanto, essas estratégias são dinâmicas e, ao observar o incremento radial e a emissão de folhas dos indivíduos da RBUB de julho a setembro de 2015 (Figuras 15, 16 e 19), verifica-se que houve alto investimento nos dois tipos de crescimento. Agosto e setembro foram marcados pelo aumento da precipitação pluviométrica (Figura 6), sendo efeito do El Niño, o que influenciou positivamente na disponibilidade hídrica para *V. thyrsoidea* (Figura 7). Assim, os indivíduos, provavelmente, ao invés de translocar carboidratos para as raízes, que não precisariam no momento, direcionaram para o incremento diamétrico.

No PEQRB, verificam-se também estratégias na partição de biomassa. Como pode ser visto, a produção de folhas foi completamente “nula” em novembro e dezembro de 2015 (Figura 19, A), período que foi marcado por surtos de crescimento radial (Figura 16). Durante os meses de janeiro a maio de 2016, que também cresceram em diâmetro, observa-se que os indivíduos também redirecionaram recursos para a brotação. Essas respostas mostram que o *trade-off* entre o crescimento radial e a parte aérea de *V. thyrsoidea* não é linear e que a espécie possui capacidade de ajuste para maximizar sua sobrevivência.

Além da demografia foliar, a expansão e mortalidade de ramos associados à altura também são medidas importantes na dinâmica de crescimento, pois estão relacionados com o crescimento da parte aérea da planta. Como foi visto, a mortalidade de ramos foi baixa, podendo estar relacionada com a senescência natural (Figura 20). Porém, mesmo com a perda, o crescimento dos ramos ocorreu juntamente com a emissão de folhas que, conseqüentemente, aumentou a altura. A correlação negativa destes eventos com o incremento radial confirma a existência de *trade-off* entre o crescimento radial e a parte aérea da espécie (Tabelas 7 e 9).

É claramente visto que *V. thyrsoidea* possui ajustes fisiológicos que permitem a manutenção da homeostase mesmo sob as condições limitantes do cerrado rupestre. Dessa forma, o investimento em pigmentos fotossintetizantes durante os períodos de menor irradiância (Figura 26 e Tabela 10) é uma estratégia para aumentar a eficiência na captação de luz (RONQUIM; PRADO; SOUZA, 2013), o que mantém a fotossíntese líquida da espécie (MONTEIRO, 2014; MELO, 2015).

Por outro lado, o menor índice de clorofila em períodos de alta irradiância e de temperaturas elevadas ocorre devido ao aumento da foto-oxidação desses pigmentos (LOGAN et al., 2006; SIEBENEICHLER et al., 2008; LEÓN-SÁNCHEZ et al., 2016). Ressalta-se que temperaturas muito baixas também são responsáveis por maior degradação das clorofilas (GONZÁLEZ-ZURDO et al., 2016). Assim, a correlação do índice de clorofila com essa variável deve ser interpretada com cautela.

A obtenção de coeficientes de correlação negativos entre o índice de clorofila e a disponibilidade hídrica e o DPV (Tabela 10) não indica que os cloroplastos produzem mais clorofila em períodos de restrição hídrica. Pelo contrário, o estresse hídrico afeta o metabolismo do nitrogênio que, por ser constituinte da molécula de clorofila, prejudica a síntese desse pigmento (PALLARDY, 2008). Assim, essa correlação foi obtida ao acaso devido ao período de menor incidência de radiação solar coincidir com períodos de menor disponibilidade hídrica nas áreas de estudo.

Em relação às enzimas antioxidantes das folhas de *V. thyrsoidea*, o fato da atividade da SOD, que é a primeira enzima a atuar no mecanismo de defesa contra o estresse oxidativo (GILL; TUTEJA, 2010), ter apresentado variações insignificantes entre os meses analisados na RBUB indica que as flutuações ambientais decorrentes de cada mês não foram fontes potenciais de estresse oxidativo para os indivíduos. No entanto, observa-se que, com apenas um ligeiro aumento na atividade da dismutase do superóxido, como por exemplo, em maio de 2016, a peroxidase do ascorbato e a catalase entraram em atividade, demonstrando que *V. thyrsoidea* possui resposta rápida às alterações dos fluxos normais de EROs na célula (Figura 24).

Como já foi relatado que a espécie mantém a taxa fotossintética durante a estação seca do Cerrado (MONTEIRO, 2014; MELO, 2015), o aumento da atividade da APX durante os meses de janeiro, maio e agosto de 2016 na RBUB pode ter ocorrido em função de uma maior taxa fotossintética, que, conseqüentemente, gera íons superóxido durante a fotólise da água na cadeia de transporte de elétrons, que são convertidos a H_2O_2 pela SOD e à água e oxigênio pela atividade da APX nos cloroplastos (ASADA, 2006).

Por outro lado, a maior atividade da CAT em maio de 2016 na RBUB pode estar relacionada com um possível aumento da fotorrespiração, já que estas atuam, principalmente, nos peroxissomos (JALEEL et al., 2009). Durante esse mês, observa-se que a média da temperatura máxima foi de $30,27 \pm 2,88$ °C, respectivamente (Figura 9). No entanto, a atividade dessa enzima foi baixa em agosto de 2016, mês que também foi marcado por temperaturas elevadas ($32,21 \pm 3,21$ °C), mas a alta atividade da APX também pode ter ocorrido em função da fotorrespiração, já que a que uma isoenzima da APX (mAPX) é encontrada nos peroxissomos (MANO et al., 1997; SHIGEOKA et al., 2002).

Os indivíduos de ambos os grupos do PEQRB investiram menos nas atividades das enzimas do sistema antioxidante em relação à RBUB (Figura 27), o que pode ser explicado pela menor competição por água e nutrientes nessa área (Figura 12). Além disso, as atividades das enzimas nas folhas dos juvenis e das árvores, mesmo com poucas variações, parecem responder positivamente para a manutenção da homeostase celular.

6 CONCLUSÃO

O crescimento de *Vochysia thyrsoidea* nos cerrados rupestres é maximizado pela capacidade da espécie em manter altos os valores de potencial hídrico, podendo ser classificada como isohídrica.

Apesar da diferença na orientação das faces das vertentes do relevo entre as duas áreas, o comportamento do crescimento foi semelhante entre as subpopulações. No entanto, os indivíduos do PEQRB apresentaram maior taxa de incremento acumulado ao final do estudo, o que foi favorecido por estarem voltados à face leste, aproveitando melhor a incidência da luz no período da manhã para a assimilação do carbono.

A atividade cambial está intrinsecamente relacionada com dinâmica foliar, sendo regulada, principalmente, pela temperatura e radiação solar. Em períodos mais frios e com menor irradiância, os indivíduos investem no crescimento da parte aérea para maximizar a assimilação de carbono durante o período chuvoso e, assim, direcionar mais fotoassimilados para o crescimento radial. No entanto, essa resposta não é linear, pois os indivíduos das duas áreas de estudo possuem a capacidade de alterar essas alocações em resposta aos desbalanços da disponibilidade de recursos. Essa aptidão permite o sucesso da espécie nos cerrados rupestres.

REFERÊNCIAS

- ANDRADE, L. R. M. et al. Al- hyperaccumulator Vochysiaceae from the Brazilian Cerrado store aluminum in their chloroplasts without apparent damage. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 70, n. 1, p. 37-42, Jan. 2011.
- ANTUNES JÚNIOR et al. Efeito do microclima no intercâmbio gasoso potencial de cambará (*Vochysia divergens* Pohl) e lixeira (*Curatella americana* L.) em área de Cerrado. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 9, n. 1, p. 77-85, Jan./Mar. 2011.
- APEL, K.; HIRT, H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 55, p. 373-399, June 2004.
- ASADA, K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. **Plant Physiology**, Rockville, v. 141, n. 2, p. 391-396, June 2006.
- AUKEMA, J. E. Distribution and dispersal of desert mistletoe is scale-dependent, hierarchically nested. **Ecography**, Copenhagen, v. 27, n. 2, p. 137-144, Mar. 2004.
- BARBOSA, B. C. et al. Avaliação da capacidade de rebrotamento pós-distúrbio das plantas lenhosas típicas dos campos rupestres. **Ecologia Austral**, Córdoba, v. 24, n. 3, p. 350-355, Dec. 2014.
- BHATTACHARJEE, S. Reactive oxygen species and oxidative burst: roles in stress, senescence and signal transduction in plants. **Current Science**, Bengaluru, v. 89, n. 7, p. 1113-1121. Oct. 2005.
- BIEMELT, S.; KEETMAN, U.; ALBRECHT, G. Re-aeration following hypoxia or anoxia leads to activation of the antioxidative defense system in roots of wheat seedlings. **Plant Physiology**, Rockville, v. 116, n. 2, p. 651-658, Feb. 1998.
- BORCHERT, R.; RIVERA, G.; HAGNAUER, W. Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. **Biotropica**, Washington, v. 34, n. 1, p. 27-39, Mar. 2002.
- BOWER, D. R.; BLOCKER, W. W. Accuracy of bands and tape for measuring diameter increments. **Journal of Forestry**, Washington, v. 64, n. 1, p. 21-22, Jan. 1966.
- BUCCI, S. J. et al. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. **Trees**, Berlin, v. 19, n. 3, p. 296-304, May 2005.
- BUCCI, S. J. et al. Water relations and hydraulic architecture in Cerrado trees: adjustments to seasonal changes in water availability and evaporative demand. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Londrina, v. 20, n. 3, p. 233-245, July/Sept. 2008.
- BUSTAMANTE, M. M. C. et al. Potential impacts of climate change on biogeochemical functioning of Cerrado ecosystems. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 72, n. 3, p. 655-671, Aug. 2012.

CALLAWAY, R. M. **Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2007. 415 p.

CAMERON, R. J.; LEA, R. Band dendrometers or diameter tapes? **Journal of Forestry**, Washington, v. 78, n. 5, p. 277-278, May, 1980.

CARNWATH, G. C.; NELSON, C. R. The effect of competition on responses to drought and interannual climate variability of a dominant conifer tree of western North America. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 104, p. 1421–1431, Sept. 2016.

CARVALHO, F. A.; FELFILI, J. Cost-benefit analysis of industrial and homemade dendrometer bands. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 25, n. 3, p. 566-570. Jul/Sept. 2011.

CHAGAS JÚNIOR, J. M. **Influência do parasitismo de *Psittacanthus robustus* (Mart.) nos padrões populacionais e respostas fisiológicas de *Vochysia thyrsoidea* Pohl**. 2013. 51p. Dissertação (Mestrado em Ecologia Aplicada) - Universidade Federal de Lavras, Lavras. 2013.

DESLAURIERS, A. et al.. Daily weather response of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) stem radius increment from dendrometer analysis in the boreal forests of Québec (Canada). **Trees**, Berlin, v. 17, n. 6, p. 477–484, Nov. 2003.

EAMUS, D.; PRIOR, L. Ecophysiology of trees of seasonally dry tropics: comparisons among phenologies. **Advances in Ecological Research**, , Norman, v. 32, p. 113-197, Dec. 2001.

EITEN, G. The Cerrado vegetation of Brazil. **The Botanical Review**, v. 38, n. 2, p. 201-341, Apr./June 1972.

FELFILI, J. M.; CARVALHO, F. A.; HAIDAR, R. F. **Manual para monitoramento de parcelas permanentes nos biomas Cerrado e Pantanal**. Brasília, DF: Editora da UnB, 2005. 55 p.

FERREIRA, A. G.; BORGHETTI, F. 2004. **Germinação: do básico ao aplicado**. São Paulo: Artmed, 2004. 323 p.

GARCÍA-CERVIGÓN, A. I.; CAMARERO, J. J.; ESPINOSA, C. I. Intra-annual stem increment patterns and climatic responses in five tree species from an Ecuadorian tropical dry forest. **Trees**, Berlin, v. 31, n. 3, p 1057-1067, Mar. 2017.

GIANNOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants. **Plant Physiology**, Rockville, v. 59, n. 2, p. 309-314, Feb. 1977.

GILL, S. S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry: société française de physiologie végétale**, Paris, v. 48, n. 12, p.909-930, Dec. 2010.

GIULIETTI, A. M. et al. Biodiversity and conservation of plants in Brazil. **Conservation Biology**. Cambridge, v. 19, n. 3, p. 632-639, June 2005.

GOLDSTEIN, G. et al. Water economy of Neotropical savanna trees: six paradigms revisited. **Tree Physiology**, Victoria, v. 28, n. 3, p. 395-404, Mar. 2008.

GONÇALVES, D. J. P.; ROMERO, R.; YAMAMOTO, K. Vochysiaceae no Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 64, n. 4, p. 863-875, Out./Dec. 2013.

GONZÁLEZ, M. E.; VEBLÉN, T. T.; SIBOLD, J. D. Fire history of Araucaria–Nothofagus forests in Villarrica National Park, Chile. **Journal of Biogeography**, Oxford, v. 32, n. 7, p. 1187–1202. June 2005

GONZÁLEZ-ZURDO, P. et al. Costs of leaf reinforcement in response to winter cold in evergreen. **Tree Physiology**, Victoria, v. 36, n. 3, p. 273-286, Mar. 2016.

GOTELLI, N. J.; ELLISON, A. M. **Princípios de estatística em ecologia**. Porto Alegre: Artmed, 2011. 683 p.

GOTSCH, S. G. et al. Allocation to leaf area and sapwood area affects water relations of co-occurring savanna and forest trees. **Oecologia**, Berlin, v. 163, n. 2, p. 291-301, June 2010.

HARIDASAN, M. Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Londrina, v. 20, n. 3, p.183-195, July/Sept. 2008.

HEGYI, F. **A simulation model for managing jack pine stands. In: J. FRIES (ed.). Growth models for tree and stand simulation**. Stockholm: Royal College of Forestry, 1974. p. 74-90.

HOFFMANN, W. A. et al. Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna–forest boundaries under frequent fire in central Brazil. **Ecology**, Ithaca, v. 90, n. 5, p. 1326-1337, May 2009.

HOFFMANN, W. A. et al. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. **Ecology Letters**, Oxford, v. 15, n. 7, p. 759-768, July 2012.

IKEDA, F. S. et al. Banco de sementes em cerrado *sensu stricto* sob queimadas e sistema de cultivo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 43, n. 6, p. 667-673, June 2008.

JALEEL, C. A. et al. Antioxidant defense responses: physiological plasticity in higher plants under abiotic constraints. **Acta Physiology Plant**, Heidelberg, v. 31, n. 3, p. 427-436, May 2009.

JONES, H. G. **Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology**. 2 ed. Cambridge: Cambridge University, 1992. 85 p.

KEELAND, B. D.; YOUNG, P. J. **Construction and installation of dendrometer bands for periodic tree-growth measurements**. Disponível em:

<<https://www.nwrc.usgs.gov/topics/Dendrometer/>>. Acesso em: 20 mar. 2012.

KEELEY, J. E. et al. **Fire in Mediterranean Climate Ecosystems: Ecology, Evolution and Management**. Cambridge: Cambridge University Press, 2012. 515 p.

KÖPPEN, W. **Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra**. México: Fondo de Cultura Econômica, 1948. 479 p.

KRAUSE, G. H.; VIRGO, A.; WINTER, K. High susceptibility to photoinhibition of young leaves of tropical forest trees. **Planta**, Heidelberg, v. 197, n. 4, p. 583-591, Nov. 1995.

LAMONTAGNE, S. et al. Groundwater use by vegetation in a tropical savanna riparian zone (Daly River, Australia). **Journal of Hydrology**, Connecticut, v. 310, n. 1-4, p. 280-293, Aug. 2005.

LEÓN-SÁNCHEZ, L. et al. Photosynthesis and growth reduction with warming are driven by nonstomatal limitations in a Mediterranean semi-arid shrub. **Ecology and Evolution**, v. 6, n. 9, p. 2725-2738, May 2016.

LISI, C. S. et al. Tree-ring formation, radial increment periodicity and phenology of tree species from a Seasonal Semi-Deciduous Forest in Southeast Brazil. **IAWA Journal**, Utrecht, v. 29, n. 2, p. 189-207, Jan. 2008.

LOGAN, B. A. et al. The role of antioxidant enzymes in photoprotection. **Photosynthesis Research**, The Hague, v. 88, n. 2 p. 119-132, May 2006.

MACHADO, N. G. et al. Growth rhythm of *Vochysia divergens* Pohl (Vochysiaceae) in the Northern Pantanal. **Acta Scientiarum**, Maringá, v. 37, n. 1, p. 81-90, Jan./Mar., 2015.

MANO S. et al. Stromal and thylakoid-bound ascorbate peroxidases are produced by alternative splicing in pumpkin. **FEBS Letters**, Amsterdam, v. 413, n. 1, p. 21-26, Aug. 1997.

MELO, N. C. **Aspectos ecofisiológicos de *Vochysia thyrsoidea* Pohl. em cerrado rupestre no sul de Minas Gerais**. 2015. 110 p. Tese (Doutorado em Botânica Aplicada) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2015.

MENDIVELSO, H. A. et al. Climate influences on leaf phenology, xylogenesis and radial stem changes at hourly to monthly scales in two tropical dry forests. **Agricultural and Forest Meteorology**, New Haven, v. 216, p. 20-36, Jan. 2016.

MENGUTAY, M. et al. Adequate magnesium nutrition mitigates adverse effects of heat stress on maize and wheat. **Plant and Soil**, The Hague, v. 368, n. 1, p. 57-72, July 2013.

MONTEIRO, R. F.; MARTINS, R. P.; YAMAMOTO, K. Host specificity and seed dispersal of *Psittacanthus robustus* (Loranthaceae) in south-east Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 8, n. 3, p. 307-314, Aug. 1992.

MONTEIRO, V. F. C. **Crescimento radial e resposta ecofisiológica de *Vochysia thyrsoidea* Pohl. às condições ambientais do cerrado rupestre.** 2014. 82 p. Dissertação (Mestrado em Botânica Aplicada) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2014.

MORELLATO, L. P. C.; LEITÃO-FILHO, H. F. Reproductive phenology of climbers in a Southeastern Brazilian forest. **Biotropica**, Washington, v. 28, n. 2, p. 180-191, June 1996.

NAKANO, Y.; ASADA, K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v. 22, n. 5, p. 867-880, 1981.

OLIVEIRA-FILHO A. T.; RATTER, J. A. **Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome.** In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (Ed). The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna. New York: Columbia University Press, 2002. p. 91-120.

OLIVEIRA, J. M. et al. Seasonal cambium activity in the subtropical rain forest tree *Araucaria angustifolia*. **Trees**, Berlin, n. 23, n. 1, p. 107-115, Feb. 2009.

OTIENO, M. W. T.; SCHMIDT, J. I.; KINYAMARIO, J. Tenhunen Responses of *Acacia tortilis* and *Acacia xanthophloea* to seasonal changes in soil water availability in the savanna region of Kenya. D.O. **Journal of Arid Environments**, Chubut, v. 62, n. 3, p. 377-400, Aug. 2005.

PALHARES, D.; FRANCO, A. C.; ZAIDAN, L. B. P. Respostas fotossintéticas de plantas de cerrado nas estações seca e chuvosa. **Revista Brasileira de Biociência**, Porto Alegre, v. 8, n. 2, p. 213-220, Oct./Dec. 2010.

PALLARDY, S. G. **Nitrogen metabolism.** In: Physiology of Woody plants. San Diego: Elsevier, 2008. p. 233-254.

PAULA, S. M. et al. Desempenho fotossintético de folhas jovens e maduras de *Vochysia cinnamomea* (Vochysiaceae) em áreas de cerrado rupestre intactas e pós-queimada. **Bioscience Journal**, Uberlândia, v. 31, n. 2, p. 591-600, Mar./Apr. 2015.

PAVIANI, T. I, JERONYMO, A. S. Canais secretores em *Vochysia thyrsoidea* Pohl. (Vochysiaceae). **Acta Botanica Brasilica**. São Paulo, v. 6, n. 1, p. 99-105, July 1992.

PAZ, H.; PINEDA-GARCÍA, F.; PINZÓN-PÉREZ, L. F. Root depth and morphology in response to soil drought: comparing ecological groups along the secondary succession in a tropical dry forest. **Oecologia**, Berlin, v. 179, n. 2, p. 551-561, Oct. 2015.

POORTER, L.; BONGERS, F. **Ecology of tropical forests.** Wageningen: Wageningen Agricultural University, 1993. 223 p.

PRIOR, L. D., BOWMAN, D. M. J. S.; EAMUS, D. Seasonal differences in leaf attributes in Australian tropical tree species: family and habitat. **Functional Ecology**, Oxford, v. 18, n. 5, p. 707-718, Sept. 2004.

RATNAM, J. et al. When is a 'forest' a savanna, and why does it matter? **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v. 20, n. 5, p. 653-660, Sept. 2011.

RIBEIRO, L. C.; PEDROSA, M.; BORGHETTI, F. Heat shock effects on seed germination of five Brazilian savanna species. **Plant Biology**, Stuttgart, v. 15, n. 1, p. 152-157, Jan. 2013.

RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. **As principais fitofisionomias do Cerrado**. In: SANO, S. M.; ALMEIDA, S. P.; RIBEIRO, J. F. (Ed.). Cerrado: ecologia e flora. 3. ed. Planaltina: Embrapa Cerrados, 2008. p. 153-212.

RICHARDSON, A. D. et al. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. **Agricultural and Forest Meteorology**, New Haven, v. 169, p. 156-173, Feb. 2013.

RONQUIM, C. C.; PRADO, C. H. B. A.; SOUZA, J. P. Estabelecimento e crescimento de plantas jovens de *Vochysia tucanorum* Mart. (Vochysiaceae) em área aberta e sombreada sob dossel florestal. **Scientia Florestalis**, Piracicaba, v. 41, n. 97, p. 121-130, Mar. 2013.

ROSSATTO, D. R. et al. Características funcionais de folhas de sol e sombra de espécies arbóreas em uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 24, n. 3, p. 640-647, Jul./Sept. 2010.

ROSSATTO, D. R. Seasonal patterns of leaf production in co-occurring trees with contrasting leaf phenology: time and quantitative divergences. **Plant Species Biology**, Kyoto, v. 28, n. 2, p. 138-145, May 2013.

ROXBURGH, L.; NICOLSON, S.W. Differential dispersal and survival of an African mistletoe: does host size matter? **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 195, n. 1, p. 21-31, Mar. 2008.

SÁ JÚNIOR, A. et al. Application of the Köppen classification for climatic zoning in the state of Minas Gerais, Brazil. **Theoretical and Applied Climatology**, Hamburg, v. 108, n. 1, p. 1-7, Apr. 2012.

SHIGEOKA, S. et al. Regulation and function of ascorbate peroxidase isoenzymes. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 53, n. 372, p. 1305-1319, May 2002.

SHIMIZU, G. H.; YAMAMOTO, K. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Vochysiaceae. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, São Paulo, v. 30, n. 1, p. 63-87, 2012.

SIEBENEICHLER, S. C. et al. Características morfofisiológicas em plantas de *Tabebuia heptaphylla* (Vell.) Tol. em condições de luminosidade. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 38, n. 3, p. 467-472, Jan. 2008.

SILVA, R. P. et al. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 166, n. 1-3, p. 295-301, Aug. 2002.

SILVA JÚNIOR, M. C. Fitossociologia e estrutura diamétrica da mata de galeria do Taquara, na reserva ecológica do IBGE, DF. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 28, n. 3, p. 419-428, June 2004.

SILVÉRIO, D. V. et al. Surface fire drives short-term changes in the vegetative phenology of woody species in a Brazilian savanna. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 15, n. 3, p. 1-9, Sept. 2015.

SOUSA, D. M. G.; LOBATO, E. (Ed.). **Cerrado: correção do solo e adubação**. Planaltina: EMBRAPA Cerrados, 2004. 416 p.

SOUZA, G. M.; BUCKERIDGE, M. S. Sistemas complexos: novas formas de ver a Botânica. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 27, n. 3, p. 407-419, Jul./Sept. 2004.

SOUZA, M. C. et al. Ecological strategies of Al-accumulating and non-accumulating functional groups from the cerrado *sensu stricto*. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 87, n. 2, p. 813-823, Apr./June 2015.

TALORA, D. C.; MORELLATO, P. C. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 23, n.1, p.13-26, Mar. 2000.

TARDIEU, F.; SIMONNEAU, T. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 49, n. Special, p. 419–432, Mar. 1998.

TEODORO, G. S. et al. How does a *Psittacanthus robustus* Mart. population structure relate to a *Vochysia thyrsoidea* Pohl. host population? **Flora**, London, v. 205, n. 12, p. 797-801, Dec. 2010.

TEODORO, G. S.; VAN DEN BERG, E; ARRUDA, R. Metapopulation Dynamics of the Mistletoe and Its Host in Savanna Areas with Different Fire Occurrence. **PLoS ONE**, San Francisco, v. 8, n. 6, e65836. DOI: 10.1371 / journal.pone.0065836, June 2013.

THORNTHWAITE, C. W.; MATHER, J. R. **The water balance**. Centerton: Drexel Institute of Technology - Laboratory of Climatology, 1955. 104 p.

VICO, G et al. Climatic, ecophysiological, and phenological controls on plant ecohydrological strategies in seasonally dry ecosystems. **Ecohydrology**, Medford (Massachusetts), v. 8, p. 660-681, June 2015.