



**ANE MARCELA DAS CHAGAS MENDONÇA**

**PLASTICIDADE MORFOFISIOLÓGICA DE  
DUAS ESPÉCIES LENHOSAS OCORRENTES  
EM DIFERENTES FITOFISIONOMIAS DE  
CERRADO À DISPONIBILIDADE DE LUZ E  
ÁGUA**

**LAVRAS- MG**

**2013**

**ANE MARCELA DAS CHAGAS MENDONÇA**

**PLASTICIDADE MORFOFISIOLÓGICA DE DUAS ESPÉCIES  
LENHOSAS OCORRENTES EM DIFERENTES FITOFISIONOMIAS DE  
CERRADO À DISPONIBILIDADE DE LUZ E ÁGUA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia/Fisiologia Vegetal, para obtenção do título de Mestre.

Orientador

Prof. Dr. João Paulo Rodrigues Alves Delfino Barbosa

**LAVRAS- MG**

**2013**

**Ficha Catalográfica Elaborada pela Coordenadoria de Produtos e  
Serviços da Biblioteca Universitária da UFLA**

Mendonça, Ane Marcela das Chagas.

Plasticidade morfofisiológica de duas espécies lenhosas  
ocorrentes em diferentes fitofisionomias de cerrado à  
disponibilidade de luz e água / Ane Marcela das Chagas Mendonça.  
– Lavras : UFLA, 2013.

74 p. : il.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Lavras, 2013.

Orientador: João Paulo Rodrigues Alves Delfino Barbosa.

Bibliografia.

1. Plasticidade fenotípica. 2. Lâminas de água. 3. Radiação. 4.  
Fitofisionomias florestais. 5. Fitofisionomias savânicas. I.  
Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD – 581.1

**ANE MARCELA DAS CHAGAS MENDONÇA**

**PLASTICIDADE MORFOFISIOLÓGICA DE DUAS ESPÉCIES  
LENHOSAS OCORRENTES EM DIFERENTES FITOFISIONOMIAS DE  
CERRADO À DISPONIBILIDADE DE LUZ E ÁGUA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia/Fisiologia Vegetal, para obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 01 de agosto de 2013.

Dr. Fabrício José Pereira      UFLA

Dr. Edson Simão                UFU

Orientador

Prof. Dr. João Paulo Rodrigues Alves Delfino Barbosa

**LAVRAS- MG**

**2013**

*À minha família, que pela sua união sempre se fez presente em minha vida, me permitindo crescer em um ambiente de aconchego e amor, onde pude aprender virtudes que me acompanham e garantem meu crescimento pessoal.*

DEDICO

## AGRADECIMENTOS

À Deus, por permitir a conclusão de mais uma etapa da minha vida acadêmica.

À Universidade Federal de Lavras e ao Setor de Fisiologia Vegetal, pela oportunidade de realização do mestrado.

À CAPES, pela concessão da bolsa de estudos.

Ao Prof<sup>o</sup> João Paulo por aceitar me orientar, pela paciência e disponibilidade em auxiliar e discutir sobre a condução do experimento.

Aos meus pais, Marcos e Noêmia, que sempre priorizaram pela educação, além de me dedicarem muito amor e carinho. Ao meu irmão Rafael, pela sua amizade e companheirismo. A minha avó Maria e tia Mary, que sempre me apoiaram em minhas decisões, além de serem exemplos de força para mim.

Ao Paulo, por toda dedicação, amor e carinho. A finalização deste trabalho é uma conquista nossa!

Aos amigos do Laboratório de Ecofisiologia e Funcionamento de Ecossistemas, pelos momentos de auxílio, amizade e descontração. Agradeço à Joana, pela ajuda durante as avaliações e com a estatística. Ao Marcelo, Vanessa, Hugo, Alexis e Nátali, pela valiosa ajuda na condução do experimento. À Nayara e Kamilla, que foram essenciais para esse trabalho, principalmente nas análises de anatomia. Sem a ajuda de vocês eu não teria conseguido. Gostaria também de agradecer ao Luiz, Márcio, Marinês, Katiúscia e professores Evaristo e Fabrício, do Laboratório de Anatomia, que sempre foram muito prestativos, além de sempre disponibilizarem o espaço físico para realização das análises.

Aos professores Edson Simão, Fabrício Pereira, Flávia Coelho e ao doutor Marcelo Rodrigues, por aceitarem a participação na banca de defesa, contribuindo para o aprimoramento do projeto.

Aos professores do Setor de Fisiologia Vegetal, pelos ensinamentos que auxiliaram no meu processo de formação profissional.

Aos técnicos Joel e Odorêncio, pelo auxílio e suporte oferecido durante o experimento. Ao técnico Darthagnan e ao professor Luiz Edson, por permitirem a utilização do laboratório de Nutrição e Metabolismo.

Aos colegas da Fisiologia, com os quais pude compartilhar bons momentos e aos amigos que, mesmo distantes, sempre torceram por mim.

## RESUMO

O Cerrado é um domínio vegetacional composto por fitofisionomias que variam desde florestas até savanas. Apesar de estarem sob condições climáticas semelhantes, essas fitofisionomias apresentam diferenças microclimáticas, em relação à disponibilidade hídrica e de irradiância. Assim, as fitofisionomias florestais tendem a apresentar maior disponibilidade de água e menor irradiância, e o padrão contrário pode ser observado nas fitofisionomias savânicas. Além das condições citadas, o regime de queimadas presente nesse domínio influencia a distribuição de espécies e a manutenção das fitofisionomias. *P. pseudocaryophyllus* e *D. miscolobium* são espécies encontradas em áreas florestais e savânicas, respectivamente, o que pode levar a padrões de respostas diferenciadas. Objetivou-se, neste trabalho, avaliar o crescimento inicial das duas espécies em função da interação entre diferentes níveis de radiação (Pleno Sol (PS), Sombrite 50 % (S) e Insufilme® (I)) e a disponibilidade hídrica (54; 38; 16 mm semana<sup>-1</sup>), compondo um delineamento inteiramente casualizado em esquema fatorial 3X3. Durante o período experimental, foram realizadas avaliações semanais de crescimento e ao final foram realizadas avaliações de trocas gasosas, relações hídricas, reflectância foliar, anatomia e alocação de biomassa. Os dados de crescimento foram submetidos à análise de variância e os dados fisiológicos e anatômicos à PCA. *D. miscolobium* apresentou maiores taxas de crescimento, área foliar e alocação de biomassa para as raízes, bem como menores valores de mortalidade. Notou-se também maiores valores de fotossíntese líquida, transpiração, condutância estomática e potencial hídrico mesmo sob condições de pleno sol, sendo atribuído ao maior desenvolvimento de feixes vasculares esse tipo de resposta. Para *P. pseudocaryophyllus*, as taxas de crescimento foram menores, bem como a área foliar e alocação para o sistema radicular, enquanto as taxas de mortalidade foram maiores, principalmente no pleno sol. Nesse mesmo ambiente, houve redução da condutância estomática, transpiração e potencial hídrico. Dessa forma, para as condições em que foram conduzidos os experimentos *D. miscolobium* apresentou maior capacidade de ajuste em relação às condições de baixa disponibilidade hídrica e alta irradiância quando comparada à *P. pseudocaryophyllus*. Além disso, é provável que as características observadas tendam a classificar *D. miscolobium* como uma espécie pioneira e *P. pseudocaryophyllus* como clímax.

Palavras-chave: Plasticidade fenotípica. Lâminas de água. Radiação. Fitofisionomias florestais. Fitofisionomias savânicas.

## ABSTRACT

The Cerrado is a vegetation domain composed of formations ranging from forests to savanna. Despite occurring under similar climatic conditions, these vegetation types show microclimatic differences related to water availability and radiation. Thus, forests vegetation types tend to have higher water availability and lower irradiance, and the opposite pattern can be observed in savanna vegetation types. In addition to the referred conditions, to fire regime in Cerrado areas influence species distribution and the maintenance of vegetation types. *P. pseudocaryophyllus* and *D. miscolobium* are species found in forest and savanna, respectively. This study aimed to evaluate initial growth of the two species constrained by interplays between radiation levels (Full sunlight (PS), Sombrite 50% (S) and Insufilme® (I)) and water availability (54; 38; 16 mm week<sup>-1</sup>), composing an entirely randomized design in a factorial 3x3. During the experimental period, we measured growth characteristics weekly and at the end of the experiment we evaluated gas exchange, water relations, leaf reflectance, anatomy and biomass allocation. The growth characteristics were subjected to analysis of variance and the physiological and anatomical data were analyzed with principal component analysis - PCA. *D. miscolobium* showed higher growth rates, leaf area and biomass allocation to the roots, as well as lower levels of mortality. It also showed higher values of net photosynthesis, transpiration, stomatal conductance and water potential even under full sunlight, being the further development of vascular bundles responsible for this response. For *P. pseudocaryophyllus* growth rates were lower, as well as leaf area, allocation to the root system, while the mortality values were higher, especially in full sunlight. In this same environment, a reduction in stomatal conductance, transpiration and water potential was observed. Thus, for the conditions in which the experiments were conducted *D. miscolobium* showed greater adaptive capacity in relation to conditions of low water availability and high irradiance compared to *P. pseudocaryophyllus*. Furthermore, it is likely that the observed characteristics tend to classify *D. miscolobium* as a pioneer species and *P. pseudocaryophyllus* as climax.

Keywords: Phenotypic plasticity. Irrigation. Radiation. Forest phytophysiology. Savanna phytophysiology.

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO.....</b>	<b>8</b>
<b>2 REFERENCIAL TEÓRICO.....</b>	<b>10</b>
<b>2.1 Fitofisionomias Florestais e Savânicas do domínio Cerrado.....</b>	<b>10</b>
<b>2.2 Plasticidade morfofisiológica.....</b>	<b>12</b>
<b>2.3 Queimadas e modificações das fitofisionomias.....</b>	<b>14</b>
<b>2.4 Descrição das espécies estudadas.....</b>	<b>17</b>
<b>3 MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>19</b>
<b>3.1 Local de estudo, material vegetal e delineamento experimental.....</b>	<b>19</b>
<b>3.2 Monitoramento das condições da casa de vegetação.....</b>	<b>21</b>
<b>3.3 Período experimental.....</b>	<b>21</b>
<b>3.4 Análise de crescimento.....</b>	<b>22</b>
<b>3.5 Relações Hídricas.....</b>	<b>23</b>
<b>3.6 Reflectância foliar.....</b>	<b>24</b>
<b>3.7 Trocas gasosas e fluorescência.....</b>	<b>25</b>
<b>3.8 Quantificação de pigmentos foliares.....</b>	<b>26</b>
<b>3.9 Extravasamento de eletrólitos.....</b>	<b>27</b>
<b>3.10 Anatomia foliar.....</b>	<b>28</b>
<b>3.11 Análise de dados.....</b>	<b>29</b>
<b>4 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....</b>	<b>31</b>
<b>4.1 Caracterização ambiental da casa de vegetação.....</b>	<b>31</b>
<b>4.2 Análise de crescimento.....</b>	<b>37</b>
<b>4.3 Características fisiológicas.....</b>	<b>47</b>
<b>4.4 Características anatômicas.....</b>	<b>58</b>
<b>4.5 Índice de Plasticidade Fenotípica.....</b>	<b>65</b>
<b>5 CONCLUSÕES.....</b>	<b>69</b>

<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>71</b>
-------------------------	-----------

## 1 INTRODUÇÃO

O Cerrado é um domínio vegetacional neotropical, que ocorre em sua maior parte na porção Centro-Sul do Brasil e é composto por fitofisionomias que variam de florestais à savânicas. As características florísticas, estruturais e funcionais das diferentes fitofisionomias do Cerrado são determinadas principalmente pela variação topográfica que, por sua vez, gera contrastes no tipo de solo, na disponibilidade hídrica e no ambiente radiativo. Essas características, além do regime de queimadas, podem se relacionar com as espécies que se estabelecem em cada ambiente, bem como nas possíveis adaptações desenvolvidas em resposta a essas condições.

Dessa maneira, espécies florestais encontram-se expostas às condições de maior disponibilidade hídrica sendo a radiação o principal fator limitante, enquanto espécies savânicas estão sujeitas à baixa disponibilidade de água e alta irradiância. Assim, as características morfológicas e fisiológicas de espécies do Cerrado, ora em fitofisionomias florestais, ora em fitofisionomias savânicas, devem ser plásticas, sendo capazes de modificar características funcionais e morfológicas em resposta às condições ambientais, o que pode permitir se adequarem a diferentes ambientes, garantindo sua manutenção e sobrevivência em condições, muitas vezes, adversas de disponibilidade de recursos.

O Cerrado apresenta grande diversidade biológica que se encontra em perigo por conta da intensificação do processo de fragmentação, devido principalmente às atividades antrópicas, como plantações de grandes culturas, pastagens e eventos de queimadas. Essa degradação pode, por sua vez, modificar os padrões de formações vegetacionais existentes. Assim, é essencial conhecer mecanismos de ajuste fisiológicos e morfológicos que determinam a plasticidade das espécies do domínio Cerrado frente às mudanças ambientais de

curto prazo. Esse tipo de conhecimento é importante para determinar estratégias de conservação da biodiversidade existente nesse domínio.

Objetivou-se neste trabalho, verificar a capacidade das espécies *Pimenta pseudocaryophyllus* (Gomes) Landrum. (Myrtaceae) e *Dalbergia miscolobium* Benth. (Fabaceae), pertencentes a duas fitofisionomias do Cerrado, de modificar padrões de respostas morfofisiológicas em relação à diferentes disponibilidades de água e radiação, além de ampliar os conhecimentos sobre as possíveis estratégias de plasticidade utilizadas por ambas as espécies em seus ambientes naturais.

## **2 REFERENCIAL TEÓRICO**

### **2.1 Fitofisionomias Florestais e Savânicas do domínio Cerrado**

O Cerrado é o segundo maior domínio vegetacional do Brasil, formado por um complexo de biomas cujas fitofisionomias variam de florestais a campestres. O clima característico das regiões de Cerrado é o sazonal úmido, com média de precipitação anual que varia entre 800 e 1800 mm. O período chuvoso ocorre entre os meses de outubro e abril e a duração da estação seca varia de quatro a sete meses (BUSTAMANTE et al., 2012). Esse domínio também é caracterizado pela topografia bastante variável (entre 300 e 1600 m de altitude) que ocasiona diferenças microclimáticas, de disponibilidade hídrica, de ambientes radiativos e de regimes de queimadas entre suas fitofisionomias (BUSTAMANTE et al., 2012; ROSSATTO et al., 2012).

As fitofisionomias florestais mais comuns são: mata de galeria, mata ciliar, mata seca e cerradão. Nesses ambientes há predominância de espécies de porte arbóreo, com a formação de um dossel contínuo, podendo ou não estar associadas aos cursos de água (RIBEIRO; WALTER, 2008). Essas fitofisionomias, localizadas em baixas cotas altitudinais na paisagem, possuem maior disponibilidade hídrica, podendo estar sujeitas a períodos de alagamento sazonais, e radiação heterogênea que podem variar de acordo com a arquitetura do dossel e a decíduidade das espécies dominantes (ROSSATTO et al., 2010, ROSSATTO et al., 2012).

Desta maneira, em áreas florestais do Cerrado, tanto a quantidade como a qualidade da radiação sofrem modificações, podendo interferir em eventos associados ao crescimento e desenvolvimento das espécies. Pelo fato da clorofila absorver principalmente na região do vermelho, e em condições de sombreamento haver a diminuição da razão de vermelho e vermelho extremo, é

necessário que haja adaptação das espécies vegetais, principalmente as de sub-bosque, às condições diferenciadas de radiação (MACIEL et al., 2002). Assim, espécies florestais tendem a possuir maiores valores de área foliar específica, menor espessura foliar por conta da diminuição do número de camadas dos tecidos paliçádicos e atingem taxas máximas de fotossíntese de forma rápida, sendo que condições de alta radiação provocam fotoinibição (HOFFMANN; FRANCO, 2003).

O padrão de crescimento dessas espécies é relativamente rápido, pois possuem o diâmetro da copa mais largo em relação à área basal, casca mais fina e, na fase juvenil, possuem uma arquitetura mais ramificada e menor alocação de biomassa para o sistema radicular (RATNAM et al., 2011). O menor investimento em xilema associado aos menores valores de potencial hídrico e a menor condutância estomática, durante a estação seca, indicam que os indivíduos de fitofisionomias florestais possuem menor eficiência no transporte de água (GOTSCH et al., 2010). Além disso, espécies florestais nas etapas iniciais de desenvolvimento possuem baixa capacidade de estabelecimento em áreas de savanas abertas (HOFFMANN; ORTHEN; FRANCO, 2004).

As fitofisionomias savânicas do Cerrado são compostas em grande parte pelo cerrado sentido restrito, caracterizado pela presença de árvores baixas com troncos tortuosos, arbustos e poáceas em proporções diferentes. Já as fitofisionomias campestres são compostas por: campo sujo, campo limpo e campo rupestre, havendo predomínio de espécies herbáceas, além de arbustos e subarbustos em menores proporções (RIBEIRO; WALTER, 2008). De modo geral, essas áreas encontram-se em maiores cotas altitudinais na paisagem, com menor disponibilidade de água e altos valores de saldo líquido de radiação.

Diante dessas condições, as folhas das espécies de ambientes savânicos do Cerrado devem apresentar mecanismos de dissipação de energia mais eficientes, bem como maior espessura dos tecidos do limbo foliar, evitando

danos aos fotossistemas (ROSSATTO et al., 2010). Nessa condição ambiental, há uma tendência em se atingir a saturação para taxas máximas de fotossíntese em intensidades mais elevadas de radiação fotossinteticamente ativas quando comparadas à folhas de espécies de fitofisionomias florestais (HOFFMANN; FRANCO, 2003).

As espécies savânicas possuem taxas de crescimento lentas, folhas rígidas e coriáceas, casca grossa e padrão de crescimento inicial sem muitas ramificações e com maior alocação de recursos para as raízes (RATNAM et al., 2011). Plantas jovens de espécies savânicas tendem a possuir menores taxas de mortalidade mesmo sob condições de estresse hídrico e presença de eventos de queimadas. O estabelecimento dessas em locais de floresta é limitado (HOFFMANN; FRANCO, 2003; HOFFMANN; ORTHEN; FRANCO, 2004).

Mesmo sob condições de baixa disponibilidade hídrica, as árvores de savana são capazes de manter altos valores de potencial hídrico e de condutância estomática. Assim, essas espécies são capazes de desenvolver maior quantidade de xilema, órgãos de reserva ou raízes profundas capazes de absorver água nas camadas mais profundas do solo e menor área foliar específica, capazes da manutenção da homeostase do potencial hídrico (GOTSCH et al., 2010).

## **2.2 Plasticidade morfofisiológica**

A plasticidade pode ser definida como a capacidade de mudança de um organismo em relação à informação do ambiente, podendo ocorrer em vários níveis, sendo particularmente importante para as plantas devido ao seu modo de vida sésil (NOVOPLANSKY, 2002; SCHLICHTING, 1986). As modificações podem ser de caráter morfológico, em que há alterações de características estruturais, além do fisiológico que compreende as mudanças à nível de

processos. Ambos os tipos de plasticidade contribuem para o ajuste da planta à disponibilidade de recursos (SCHLICHTING; SMITH, 2002).

Espécies de ambientes savânicos, de menor disponibilidade de água e alta irradiância, apresentam a tendência de possuir menor plasticidade morfológica, investindo mais em modificações fisiológicas. Por outro lado, espécies de ambientes florestais tendem a modificar aspectos morfológicos (GOULART et al., 2011; SCHLICHTING, 1986). De modo geral, espécies florestais apresentam baixa plasticidade em condições de alta luminosidade, o que poderia indicar que essas espécies não são adequadas para se estabelecer em áreas savânicas (HOFFMANN; FRANCO, 2003). Entretanto, espécies de Cerrado parecem ser muito mais intolerantes às condições de sombra e aos solos das áreas florestais, sendo que é mais fácil a expansão de florestas em áreas de savana do que o contrário (RATNAM et al., 2011).

Desta forma, fenótipos altamente plásticos são capazes de se adaptar mais facilmente a ambientes heterogêneos, como é o domínio Cerrado, sendo essa uma característica essencial quando se leva em consideração as pressões de origem natural e antrópica às quais esse ambiente está sujeito (SCHLICHTING; SMITH, 2002).

### **2.3 Queimadas e modificações das fitofisionomias**

As condições de disponibilidade de água e irradiância são diferenciadas entre os ambientes do domínio Cerrado, no entanto a ocorrência de queimadas parece ser o fator determinante na distribuição das espécies entre esses ambientes. As fitofisionomias florestais do domínio Cerrado são menos susceptíveis à ocorrência de fogo devido ao dossel que torna o ambiente mais úmido, com menor influência do vento, além de reduzir a existência de poáceas

que seriam combustível inicial de alta flamabilidade para esse processo (HOFFMANN et al., 2012).

Nas áreas savânicas, a existência de poáceas e a fitofisionomia aberta favorecem a ocorrência de queimadas, sendo estas até mesmo necessárias para a manutenção da abertura do dossel, já que muitas dessas espécies são intolerantes ao sombreamento, mas tolerantes ao fogo (RATNAM et al., 2011). A presença de casca mais grossa nas árvores desse ambiente e a maior alocação de biomassa para as raízes nas fases iniciais garantem que, após as queimadas, essas espécies possam restabelecer a parte aérea via rebrota (HOFFMANN et al., 2009). Além disso, o fogo pode estar envolvido em mecanismos de quebra de dormência em sementes que necessitam de altas temperaturas, promovendo aumento da viabilidade e capacidade de germinação, e em consequência, do número de indivíduos recrutados (HOFFMANN et al., 2009; ZAIDAN; CARREIRA, 2008).

Em contrapartida, em algumas áreas de cerrado que passam por eventos de queimadas há uma tendência em reduzir o número de espécies, que pode ser ocasionada pela inviabilidade das sementes pós-fogo ou pela redução da diversidade do banco de sementes (IKEDA et al., 2008). Assim, o fogo também pode restringir o recrutamento de espécies florestais para áreas de savana (HOFFMANN et al., 2009). A ocorrência de queimadas naturais e esporádicas já está possivelmente inserida na dinâmica das áreas do Cerrado, tendo em vista a manutenção da biodiversidade e favorecendo a existência de uma matriz de diferentes fitofisionomias nesse domínio (PINHEIRO; DURIGAN, 2009).

Porém, o domínio Cerrado é considerado um dos *hotspots* mundiais, pois apesar de ser considerada a savana com maior biodiversidade do mundo, vem sendo ameaçado por processos de fragmentação que podem ser de origem natural ou antrópica (KLINK; MACHADO, 2005; MYERS et al., 2000). As pressões antrópicas são as principais causas de ameaça às áreas remanescentes.

Cerca de metade do tamanho original do Cerrado já foi ocupada com atividades relacionadas à pastagem, e, mais recentemente, com a plantação de grandes culturas (KLINK; MACHADO, 2005). Os incêndios de origem antrópica também ocorrem e esses podem alterar a composição florística e a fisionomia das áreas afetadas, tendo sua ocorrência associada principalmente à estação seca (PINHEIRO; DURIGAN, 2009; SCHOLZ et al., 2008).

As áreas com queimadas frequentes apresentam maior taxa de mortalidade, principalmente de indivíduos jovens, o que remete à redução da diversidade e mudanças na estrutura da vegetação, que tende a se tornar mais aberta (RIBEIRO et al., 2012). Em contrapartida, áreas associadas a uma menor frequência de queimadas possuem taxas menores de mortalidade, resultando no aumento da densidade de espécies tolerantes e sensíveis ao fogo, do tamanho individual de espécies e da riqueza de espécies (GEIGER et al., 2011).

A supressão de eventos de fogo estimularia o maior desenvolvimento das espécies lenhosas do cerrado bem como a expansão de espécies que são da floresta para essas áreas, ocasionando a maior altura dos indivíduos adultos e o adensamento da copa até que áreas abertas fossem substituídas por fitofisionomias de cerrado mais fechadas (HOFFMANN et al., 2012). Esses processos de degradação modificam os padrões descritos para cada fitofisionomia, alterando características microclimáticas e edáficas, exercendo pressão seletiva para as espécies com menor plasticidade e ocasionando a perda de diversidade.

No entanto, este processo de modificação de fitofisionomias, principalmente do avanço das florestas para áreas abertas ainda é pouco entendido e pode ser muito lento (HOFFMANN; FRANCO, 2003). As espécies florestais, em geral, não apresentam muito sucesso nas áreas savânicas por não possuírem adaptações necessárias à baixa disponibilidade hídrica e de nutrientes, além da alta irradiância características dessas áreas. Além disso, os hábitos de

crescimento de árvores de floresta e de savana são diferentes, uma vez que os fatores limitantes e as diretivas de competição também são diferentes em cada ambiente (GEIGER et al., 2011; HOFFMANN, 2009).

É importante também compreender os mecanismos envolvidos na ocupação e distribuição das espécies no domínio Cerrado, considerando as respostas morfofisiológicas de cada espécie ao ambiente, bem como as características de cada fitofisionomia importantes na manutenção desses ambientes diferenciados (GEIGER et al., 2011). Isso auxilia no entendimento das respostas às condições abióticas atuais, bem como às possíveis modificações decorrentes dos processos de degradação desse domínio e em virtude das mudanças climáticas globais.

#### **2.4 Descrição das espécies estudadas**

*Pimenta pseudocaryophyllus* (Gomes) Landrum. é uma espécie nativa do Brasil, pertencente à família Myrtaceae e popularmente conhecida como craveiro do mato ou louro cravo. Seus representantes possuem hábito arbóreo com altura de 4 a 10 m, semidecíduos, folhas simples, coriáceas e filotaxia oposta. Seu período de floração ocorre durante os meses de dezembro e janeiro, enquanto sua frutificação ocorre a partir de maio. É pioneira, mas como pode ocorrer em áreas de Caatinga e Mata Atlântica suas formas podem apresentar características distintas. No domínio Cerrado, indivíduos dessa espécie são encontrados em mata de galeria, ambiente com menor disponibilidade de luz e maior disponibilidade hídrica (LORENZI, 2009; SANO; ALMEIDA; RIBEIRO, 2008).

*Dalbergia miscolobium* Benth. é considerada uma das espécies nativas brasileiras com maior distribuição, ocorrendo desde o estado do Piauí até o Paraná. É pertencente à família Fabaceae e conhecida como jacarandá do

cerrado ou cabiúna. Apresenta porte arbóreo que pode variar de 3 a 12 m de altura, é perenifólia ou semidecídua e suas folhas são compostas, do tipo alternadas e coriáceas. Sua floração ocorre entre janeiro e maio, com frutificação entre maio - junho. Possui características de planta pioneira, ainda que possa ser encontrada em formações secundárias abertas. Pode ser encontrada em áreas de cerradão até campo limpo, onde geralmente a disponibilidade de recursos são opostas às de fitofisionomias florestais (LORENZI, 2009; SANO; ALMEIDA; RIBEIRO, 2008).

### 3 MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 Local de estudo, material vegetal e ambiente de cultivo

Foram realizados dois experimentos, para cada uma das espécies, em casa de vegetação, no período de 19 de outubro de 2012 a 08 de maio de 2013, na área experimental do Setor de Fisiologia Vegetal da UFLA. As análises do material vegetal foram realizadas no Laboratório de Ecofisiologia Vegetal e Funcionamento de Ecossistemas, Laboratório de Anatomia Vegetal e Laboratório de Nutrição e Metabolismo de Plantas, situados no Departamento de Biologia, na Universidade Federal de Lavras, município de Lavras (21°13'40''S e 44°57'50''W GRW), região Sul do estado de Minas Gerais.

As sementes de *P. pseudocaryophyllus* foram coletadas em fragmentos de Cerrado numa fitofisionomia do tipo cerradão, no município de Ijaci (21°10'12''S e 44°55'31''W GRW), ao Sul de Minas Gerais. Já as sementes de *D. miscolobium* foram coletadas em fragmentos do Cerrado na fitofisionomia do tipo sentido restrito, no município de Monte Carmelo (18°43'29''S e 47°29'55''W GRW), na região do Triângulo Mineiro.

Utilizou-se o método de semeadura em bandejas plásticas contendo como substrato areia, sem que houvesse a realização de tratamentos pré-germinativos. As bandejas foram colocadas em casa de vegetação com cobertura de plástico de baixa densidade e distribuídas em três ambientes: *PS*- sem subcobertura, com condições similares a um ambiente de pleno sol; *S*- com subcobertura de tela de sombreamento 50%; *I*- com subcobertura de insulfilm<sup>®</sup> que permite a passagem de apenas 25% da radiação, além de modificar sua qualidade.

Dois meses após a emergência, foram selecionados indivíduos quanto a sua homogeneidade, sendo transplantados para citropotes com 14 cm de

diâmetro e 33,5 cm de altura, contendo 4 litros de substrato areia. As plantas foram mantidas nos mesmos ambientes da casa de vegetação onde ocorreu o processo de germinação. Durante o período experimental, foi realizado um ciclo de adubação com solução nutritiva, utilizando-se o protocolo de Malavolta (2006) modificado, a  $\frac{1}{4}$  de força.

### **3.2 Delineamento experimental**

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, em esquema fatorial (3x3) composto por três lâminas de água e três ambientes de radiação. Para cada nível de água, em cada ambiente, foram utilizadas cinco repetições. Em cada ambiente foi montado um banco de plantas, para que os indivíduos mortos durante o período experimental pudessem ser substituídos, o que garantiu a manutenção do número de repetições para a realização das análises.

### **3.3 Lâminas de água**

A capacidade de campo (CC) do substrato foi determinada a partir de três amostras de substrato areia com volume de 250 g 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 72 horas para que a água pudesse percolar, restando somente a quantidade que ficasse aderida às partículas do solo. A partir desses valores foi determinado o valor de 0,21  $\text{m}^3.\text{m}^{-3}$  para o substrato utilizado- areia lavada.

Os citropotes foram colocados no interior de baldes com capacidade para 7 litros e a irrigação foi realizada semanalmente, simulando eventos pluviométricos em um sistema fechado. Foram utilizadas três lâminas de água:

volume referente a 100%CC (840 ml), simulando uma chuva de 54 mm; 70%CC (590 ml), simulando uma chuva de 38 mm e 30%CC (250 ml), simulando uma chuva de 16 mm.

Desse modo, a disponibilidade de água resultante nos citropotes era variável conforme as lâminas de água aplicadas e os ambientes da casa de vegetação. Assim, os níveis de água dos baldes foram mensurados semanalmente e para verificar a CC resultante nos citropotes, foram realizadas quatro medidas de umidade do substrato ao longo do período experimental, utilizando o sensor de umidade ML2x *ThetaProbe* (*Delta-t devices*).

### **3.4 Monitoramento das condições da casa de vegetação**

Durante o período experimental monitorou-se a cada 30 minutos a temperatura ( $T$  °C) e umidade relativa do ar (UR %) de cada ambiente, com auxílio de um termohigrômetro Extech Instruments, modelo RHT10. Em outubro de 2012, nos horários (8:00, 12:00 e 16:00 horas), foram realizadas avaliações de irradiância para caracterização de cada ambiente, utilizando um espectrorradiômetro portátil USB-650 RED TIDE.

### **3.5 Período experimental**

O experimento para a espécie *P. pseudocaryophyllus* durou 156 dias, enquanto para *D. miscolobium* durou 206 dias. Para as avaliações semanais de crescimento, alocação de biomassa e área foliar específica, foram utilizadas cinco repetições por tratamento. Ao final dos períodos experimentais, foram realizadas avaliações de relações hídricas, reflectância foliar, trocas gasosas, fluorescência, quantificação de pigmentos foliares, danos às membranas e anatomia foliar para cada espécie. Para essas análises, utilizaram-se três

repetições por tratamento, onde foram escolhidas folhas maduras, completamente expandidas e sem vestígios de injúrias por pragas ou patógenos.

### 3.6 Análise de crescimento

Foram realizadas medidas de altura, diâmetro do caule a 1 cm do substrato com auxílio de um paquímetro digital INSIZE modelo IP54, contagem do número total de folhas e a mortalidade de cada tratamento. A partir dos dados de altura e diâmetro do caule foram calculadas as taxas médias de incremento (m) para cada tratamento.

Ao final do período experimental, aferiu-se a massa fresca das folhas, caules e raízes, levados para estufa de circulação forçada a 70°C até atingir massa constante. Avaliou-se a matéria seca das folhas (MSF), do caule (MSC), da raiz (MSR) e total (MST). A partir desses valores foi possível calcular a alocação de biomassa (%) para as folhas (ABF), para a raiz (ABR) e para o caule (ABC), através das equações 1, 2 e 3:

$$ABF = \frac{MSF}{MST} \times 100 \quad (1)$$

$$ABR = \frac{MSR}{MST} \times 100 \quad (2)$$

$$ABC = \frac{MSC}{MST} \times 100 \quad (3)$$

A área foliar por amostra foi determinada com o auxílio de um medidor de área foliar portátil CID *Bio-Science*, modelo CI-203. A área foliar específica (AFE- m<sup>2</sup>.kg<sup>-1</sup>) de cada planta foi calculada dividindo a área foliar total (AFT) pela massa seca foliar total, conforme a equação 4:

$$AFE = \frac{AFT}{MSF} \quad (4)$$

### 3.5 Relações Hídricas

Valores referentes ao estado hídrico das plantas foram obtidos com a câmara de pressão de Scholander (PMS *Instruments- Plant Moisture- Modelo 1000*) antes do amanhecer ( $\Psi_w$  máximo- MPa) e ao meio dia ( $\Psi_w$  mínimo- MPa). O teor relativo de água (TRA- %) foi calculado a partir da equação 5, com base na massa de quatro discos foliares (1,5 cm de diâmetro) para *P. pseudocaryophyllus* e quatro folíolos para *D. miscolobium* retirados da mesma folha.

$$TRA = \frac{(MF-MS)}{(MT-MS)} \times 100 \quad (5)$$

Sendo MF, MT e MS a massa fresca, túrgida e seca, respectivamente (BARRS; WEATHERLEY, 1962).

A massa fresca foi obtida após a coleta utilizando balança de precisão. Para as medidas de massa túrgida, o material biológico foi imerso em placa de Petri contendo água destilada, acondicionados no escuro e sob refrigeração de 10 °C, durante o período de 24 horas. Após esse período, o material foi submetido à secagem em estufa de circulação forçada a 70 °C, obtendo-se o valor de massa seca.

### 3.6 Reflectância foliar

Com o auxílio de um espectrorradiômetro portátil, USB-650 RED TIDE, acoplado a uma fonte de radiação eletromagnética DT-MINI (200 a 2000 nm) e a uma sonda de reflectância R400-7-VIS-NIR (US *Bio Solutions Ocean Optics*), avaliou-se o espectro de reflectância foliar com a resolução espectral de 1 nm.

A partir dos dados obtidos, com  $R\lambda$  indicando a reflectância (R) em um dado comprimento de onda (entre o ultravioleta - 220 nm ao infravermelho - 850 nm), inferiram-se os índices descritos abaixo pelas equações 6, 7, 8 e 9:

1) Índice de diferença Normalizada- NDI (GITELSON; MERZLYAK, 1994)

$$NDI = \frac{(R750 - R705)}{(R705 + R750)} \quad (6)$$

2) Índice de amarelecimento- YI (ADAMS; PHILPOT; NORWELL, 1999)

$$YI = \frac{[R580 - (2R624) + R660]}{1936} \quad (7)$$

3) Razão específica para a clorofila *a*- PSSRa (BLACKBURN, 1998)

$$PSSRa = \frac{R800}{R675} \quad (8)$$

4) Índice de reflectância fotoquímico- PRI (GAMON; PEÑUELAS; FIELD, 1992)

$$PRI = \frac{(R531 - R570)}{(R531 + R570)} \quad (9)$$

### 3.7 Trocas gasosas e fluorescência

A avaliação de trocas gasosas foi realizada entre 9:00 e 11:00 horas, com o auxílio de um analisador de gás infravermelho (IRGA- Li-Cor LI-6400XT). Sua câmara de *led* foi programada para uma densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) de  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Foram determinados os valores de fotossíntese líquida ( $A$ -  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), transpiração ( $E$ -  $\text{mmolH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), condutância estomática ( $g_s$ -  $\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), e carbono interno ( $C_i$ - ppm). A partir desses valores, calculou-se a eficiência do uso da água (EUA-  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmolH}_2\text{O}^{-1}$ ), do carbono (EUC-  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{ppm}^{-1}$ ) e da luz (EUL-  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol fótons}^{-1}$ ), conforme as equações 10, 11 e 12:

$$\text{EUA} = \frac{A}{E} \quad (10)$$

$$\text{EUC} = \frac{A}{C_i} \quad (11)$$

$$\text{EUL} = \frac{A}{600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}} \quad (12)$$

Nas mesmas folhas em que foram feitas as análises de trocas gasosas, determinou-se, com o auxílio de um fluorômetro portátil MINI-PAM (*Walz Inc.*), entre as 14:00 e 15:00 horas, a curva de resposta ao fluxo de fótons fotossintéticos (FFF), com aplicação de oito pulsos crescentes de intensidade de radiação, obtendo-se valores de fluorescência inicial ( $F_o$ ), fluorescência máxima ( $F_M$ ), fluorescência variável ( $F_V$ ) determinado pela diferença entre  $F_o$  e  $F_M$  e eficiência fotoquímica aparente do fotossistema II ( $F'_m/F_m$ ). O valor de

eficiência fotoquímica potencial do PSII ( $F_v/F_m$ ) foi determinado no período noturno, entre 19:00 e 20:00 horas.

A partir destes valores foram calculados o *quenching* fotoquímico ( $q_p$ ), *quenching* não fotoquímico ( $q_n$ ), o coeficiente de extinção não fotoquímico (NPQ) e a taxa relativa de transporte de elétrons (ETR), a partir das equações 13, 14, 15 e 16:

$$q_p = \frac{(F_m' - F)}{(F_m' - F_0)} \quad (13)$$

$$q_n = \frac{(F_m - F_m')}{(F_m - F_0)} \quad (14)$$

$$NPQ = \frac{(F_m - F_m')}{F_m'} \quad (15)$$

$$ETR = F_v/F_m \times FFF \times 0.5 \times 0.84 \quad (16)$$

### 3.8 Quantificação de pigmentos foliares

As concentrações dos pigmentos cloroplastídicos, clorofila *a*, *b*, total e carotenóides (xantofila+caroteno) foram determinadas de acordo com a metodologia de Lichtenthaler e Buschmann (2001). Foram coletadas folhas maduras, acondicionadas em papel alumínio, mantidas em caixa de isopor e levadas para câmara escura, onde foram macerados 0,1 g de matéria fresca em 15 ml de acetona 80%. Na sequência, as amostras foram filtradas, o volume foi completado para 30 ml e aferidas as leituras em espectrofotômetro (DU 640 Beckman), nos comprimentos de onda (663,2, 646,8 e 470,0 nm) para clorofila *a*, *b*, total e carotenóides, respectivamente. A partir das equações 17, 18, 19 e 20

foram obtidos valores em  $\mu\text{g}\cdot\text{ml}^{-1}$ , sendo esses posteriormente transformados em  $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ , pela retirada do fator de diluição.

$$\text{Clorofila a} = (12,25 \cdot A_{663,2}) - (2,79 \cdot A_{646,8}) \quad (17)$$

$$\text{Clorofila b} = (21,50 \cdot A_{646,8}) - (5,10 \cdot A_{663,2}) \quad (18)$$

$$\text{Clorofila total} = (7,15 \cdot A_{663,2}) + (18,71 \cdot A_{646,8}) \quad (19)$$

$$\text{Carotenóides} = \frac{[(1000 \cdot A_{470}) - (1,82 \cdot \text{Cl a}) - (85,02 \cdot \text{Cl b})]}{198} \quad (20)$$

A partir dos valores obtidos através das equações, foram calculadas as razões clorofila *a:b* e clorofila total:carotenóides.

### 3.9 Extravasamento de eletrólitos

Foram coletados 5 discos foliares com diâmetro de 10 mm para a espécie *P. pseudocaryophyllus* e 5 discos com diâmetro de 3 mm para *D. miscolobium*, a partir das mesmas folhas. O material foi imerso em tubos de ensaio contendo 3,5 ml de água destilada, os quais ficaram sob agitação constante por um período de 24 horas. Decorrido esse intervalo, realizou-se a primeira leitura com condutivímetro de bancada, modelo Q405M, caracterizando a medida de condutividade livre (CL-  $\mu\text{s}$ ). Após essa medição, os discos foram postos em banho-maria a 100 °C por uma hora, e aferida novamente a condutividade elétrica, caracterizando-se a condutividade total (CT-  $\mu\text{s}$ ) (PIMENTEL et al., 2002).

A partir desses dados foi calculado o extravasamento de eletrólitos (EE-%) pela equação 21, sendo esse valor expresso em porcentagem:

$$EE = \left( \frac{CL}{CT} \right) \times 100 \quad (21)$$

### 3.10 Anatomia foliar

Para as análises anatômicas, coletou-se uma folha por planta de três indivíduos de cada tratamento, que foram fixadas em F.A.A. e armazenadas em álcool 70%. Foram realizadas secções transversais com o auxílio de um micrótomo de mesa, modelo LPC. Os cortes foram clarificados em hipoclorito de sódio a 50%, lavados em água destilada, corados com safrablau (safranina 1% e azul de astra 0,1% na proporção de 7:3) e montados em lâminas semipermanentes.

As lâminas foram fotografadas em microscópio *Zeiss Scope AX10*, acoplado à câmera digital *Canon Powershot G10*. As fotomicrografias foram analisadas em software para análise de imagens *UTHSCSA-Imagetool*. No limbo foliar foram realizadas as medidas ( $\mu\text{m}$ ): EAD = espessura da epiderme da face adaxial; EAB = espessura da epiderme da face abaxial; EPP = espessura do parênquima paliçádico; EPE = espessura do parênquima esponjoso; EMF = espessura do mesofilo e razão PP/PE. Na nervura central foram realizadas as medidas ( $\mu\text{m}^2$ ): AN= área da nervura; AFV= área do feixe vascular; AX= área do xilema. A área do floema (AF) foi obtida subtraindo AX de AFV e também foram calculadas a razão de investimento em feixe vascular para cada tratamento.

De cada folha coletada confeccionou-se uma lâmina, sendo digitalizadas três secções histológicas por lâmina e em cada secção foram mensurados três

campos observacionais para o limbo foliar e um campo observacional para a nervura.

### 3.11 Análise de dados

Os dados foram testados quanto à sua normalidade pelo teste de Shapiro-Wilk. Para a normalização, alguns dados foram transformados em  $\log(x+1)$ .

Os valores das análises de crescimento, de EUA, EUL, EUC, razão clorofila *a:b*, razão clorofila total:carotenóides e a razão de investimento em feixe vascular foram submetidos à análise de variância no programa Sisvar versão 5.3, utilizando como fontes de variação a radiação, nível de água e radiação x nível de água. Os valores médios foram comparados pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade.

As demais variáveis foram divididas em duas categorias: características fisiológicas (relações hídricas, reflectância foliar, trocas gasosas, fluorescência, pigmentos foliares, extravasamento de eletrólitos) e características anatômicas. Essas foram analisadas através de Análise de Componentes Principais (PCA) pelo programa PC-ORD, versão 5.0. que permitiu definir as principais variáveis em função dos níveis de água e radiação em cada ambiente aos quais as espécies *P. pseudocaryophyllus* e *D. miscolobium* foram submetidas. A importância de cada componente principal foi determinada pela distribuição Broken-Stick, em que se assume que a variância total é distribuída aleatoriamente. Os autovalores, que foram superiores aos valores da distribuição, foram considerados significativos.

Utilizando todas as variáveis analisadas, foi calculado o índice de plasticidade fenotípica (IPF) (VALLADARES et al., 2000) a partir da equação 22. O IPF é uma relação entre os valores médios máximo e mínimo, fornecendo

resultados que variam de 0 a 1. Quanto mais próximo de 1 forem os valores obtidos, menor será a capacidade que as variáveis estudadas possuirão de modificarem-se em relação ao ambiente, significando uma menor plasticidade fenotípica (LIMA et al., 2010). Para cada espécie foram calculados os índices referentes às características fisiológicas, anatômicas e de crescimento.

$$IPF = \frac{(\text{Média máxima} - \text{média mínima})}{\text{Média máxima}} \quad (22)$$

## 4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1 Caracterização ambiental da casa de vegetação

Os valores médios de T e UR por ambiente, ao longo do período experimental foram: *PS* (28 °C, 65 %), com máximas de 55 °C e 95 %; com mínimas de 12 °C e 19 %. No ambiente *S*, as médias foram 25 °C e 71 %, atingindo máximas de 40 °C e 94 %; com mínimas de 12 °C e 22 %. Já no ambiente *I*, as médias foram 24 °C e 71%, com máximas de 43 °C e 96 %; e mínimas de 13 °C e 21 % (Figura 1).

Na medida em que a irrigação foi realizada, pode-se perceber de forma geral um crescente acúmulo de água ao longo do experimento. Assim, como o nível de água dos tratamentos de 100%CC dos ambientes *S* e *I*, ultrapassou o volume suportado pelos baldes, foi necessário esvaziá-los na 17ª semana de experimento. Esse procedimento foi feito em todos os tratamentos para que fosse feita uma padronização do reinício da irrigação semanal (Figura 2).

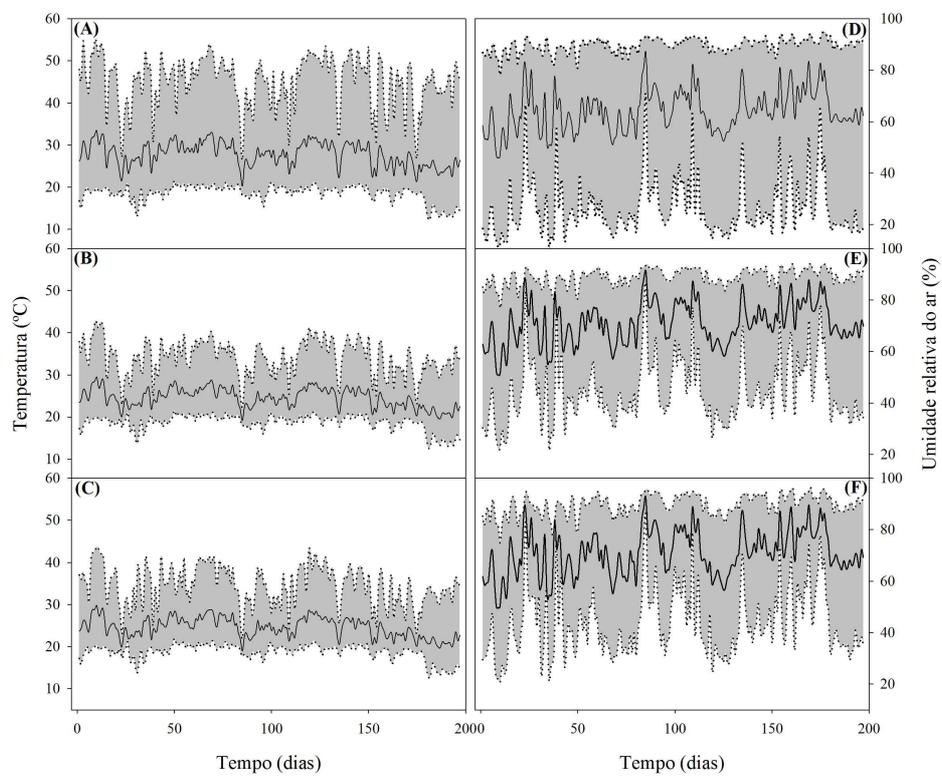


Figura 1 Médias diárias de temperatura (°C) e umidade relativa do ar (%) durante o período experimental, nos ambientes de pleno sol (A e C), sombrite (B e E) e insufilme® (C e F).

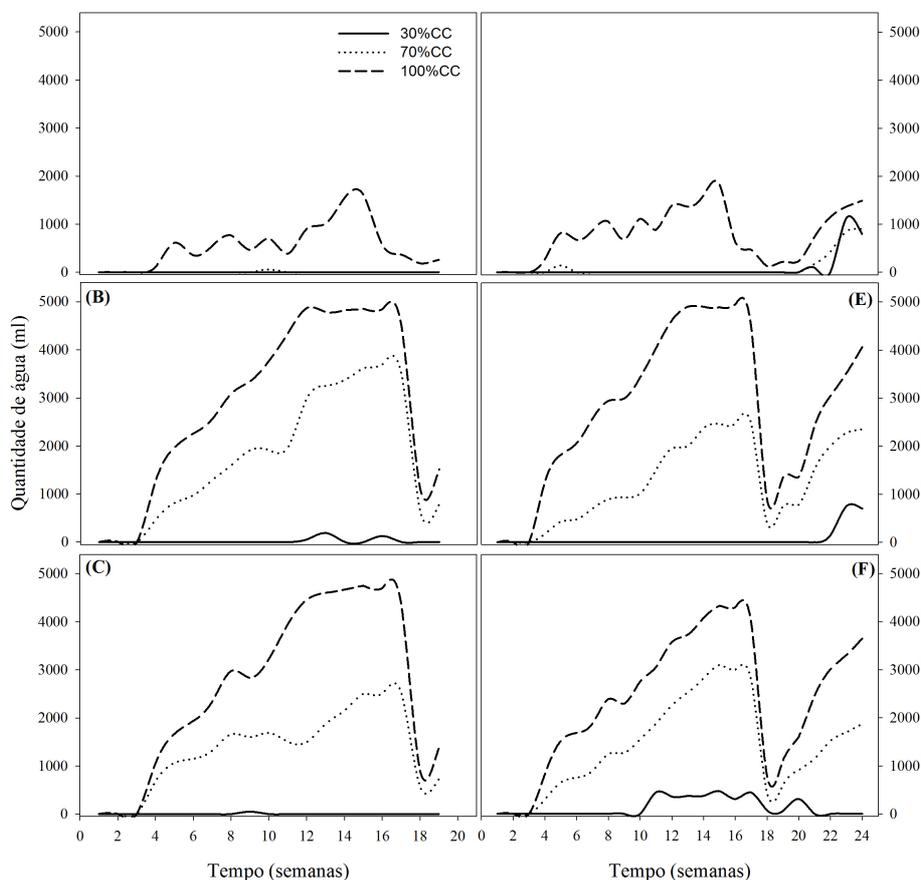


Figura 2 Nível de água nos baldes dos tratamentos com 30%CC (linha contínua), 70%CC (linha pontilhada) e 100%CC (linha tracejada) da espécie *Pimenta pseudocaryophyllus* (A, B e C) e *Dalbergia miscolobium* (D, E e F), nos três ambientes da casa de vegetação: pleno sol (A e D), sombrite (B e E) e insulfilm® (C e F).

A quantidade de água resultante nos baldes do tratamento PS-100%CC para as duas espécies variou bastante, o que poderia refletir a maior variação de temperatura registrada nesse ambiente.

Os baldes com 30% e 70% CC das duas espécies no ambiente *PS*, apresentaram pouco ou nenhum acúmulo de água, não permanecendo estáveis os níveis de CC. Para o tratamento 100% CC no *PS*, apesar das médias de reserva de água no balde atingirem até 1300 ml (*P. pseudocaryophyllus* - Figura 2A) e 1600 ml (*D. miscolobium*- Figura 2D), esses valores não foram suficientes para manter o substrato a 100 % CC. O valor 0 encontrado na 14ª semana para o *PS*-30% deve-se à morte de todas as plantas desse tratamento (Tabela 1).

Tabela 1- Valores médios de umidade do substrato ( $\text{m}^3.\text{m}^{-3}$ ), contida nos citropotes do experimento de *Pimenta pseudocaryophyllus*.

	Medida 1	Medida 2	Medida 3	Medida 4
	10ª semana	14ª semana	17ª semana	19ª semana
	( $\text{m}^3.\text{m}^{-3}$ )	( $\text{m}^3.\text{m}^{-3}$ )	( $\text{m}^3.\text{m}^{-3}$ )	( $\text{m}^3.\text{m}^{-3}$ )
<i>PS</i> -30%	0,05	0	0,05	0,04
<i>PS</i> -70%	0,05	0,04	0,03	0,04
<i>PS</i> -100%	0,07	0,13	0,08	0,14
<i>S</i> -30%	0,11	0,08	0,10	0,09
<i>S</i> -70%	0,14	0,20	0,18	0,12
<i>S</i> -100%	0,24	0,30	0,33	0,14
<i>I</i> -30%	0,10	0,08	0,06	0,06
<i>I</i> -70%	0,14	0,16	0,14	0,11
<i>I</i> -100%	0,21	0,42	0,32	0,14

A reserva de água nos tratamentos *S*-70 % e *I*-70 % foi suficiente para manter a umidade em torno de 70 % da CC, como pode ser evidenciado pelos valores obtidos com o sensor de umidade. Já no tratamento *S*-100 % CC o acúmulo máximo de água nos baldes foi de 4900 ml (*P. pseudocaryophyllus*- Figura 2B), 4700 ml (*D. miscolobium*- Figura 2E). Enquanto que no ambiente *I*-

100 %, o acúmulo foi de 4800 ml (*P. pseudocaryophyllus* - Figura 2C) e 4300 ml (*D. miscolobium* - Figura 2F), ultrapassando a capacidade de campo de 100% nestes tratamentos, simulando uma situação de alagamento, exceto para a medida da 10ª semana para *D. miscolobium* no I-100 % CC (Tabela 2). Os baixos valores a 100 % CC na medida 4, foram devidos à retirada de água por conta do extravasamento (Tabela 1).

Tabela 2- Valores médios de umidade do substrato ( $\text{m}^3.\text{m}^{-3}$ ) contida nos citropotes do experimento de *Dalbergia miscolobium*.

	Medida 1 10ª semana ( $\text{m}^3.\text{m}^{-3}$ )	Medida 2 14ª semana ( $\text{m}^3.\text{m}^{-3}$ )	Medida 3 17ª semana ( $\text{m}^3.\text{m}^{-3}$ )	Medida 4 24ª semana ( $\text{m}^3.\text{m}^{-3}$ )
<i>PS</i> -30%	0,04	0,04	0,02	0,09
<i>PS</i> -70%	0,05	0,04	0,01	0,09
<i>PS</i> -100%	0,07	0,10	0,07	0,10
<i>S</i> -30%	0,09	0,09	0,12	0,11
<i>S</i> -70%	0,13	0,15	0,14	0,19
<i>S</i> -100%	0,22	0,35	0,28	0,25
<i>I</i> -30%	0,06	0,12	0,10	0,09
<i>I</i> -70%	0,09	0,16	0,11	0,14
<i>I</i> -100%	0,15	0,27	0,22	0,30

Os tratamentos com 30% CC dos ambientes de sombrite e insulfilm<sup>®</sup>, foram suficientes para manter ou, até mesmo, superar a porcentagem da capacidade de campo esperada. Quanto ao acúmulo de água nesses tratamentos, os valores médios não ultrapassaram 150 ml para (*P. pseudocaryophyllus* - Figura 2B) e 750 ml para (*D. miscolobium* - Figura 2E).

É provável que a manutenção dos níveis de água e das capacidades de campo do substrato esteja relacionada com a temperatura de cada ambiente.

A irradiância normalizada para cada ambiente apresentou uma tendência de maiores valores para o ambiente *PS*, sendo que esse aumento é atenuado no horário das 12:00h (Figura 3). Percebeu-se também pouca diferença entre o *S* e *I*. Entretanto, pode-se notar que no ambiente *I*, independente do horário do dia há um incremento de irradiância incidente a partir de 680 nm, região do vermelho-distante.

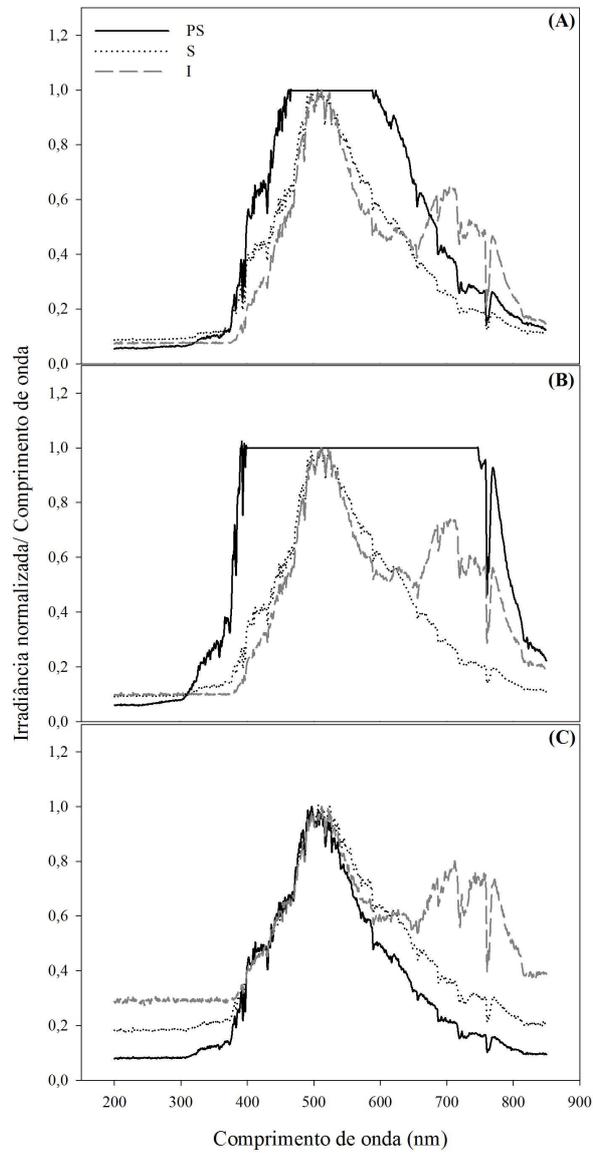


Figura 3 Irradiância normalizada/comprimento de onda nos três ambientes da casa de vegetação: PS- pleno sol (linha contínua), S- sombrite (linha pontilhada) e I- insulfilm<sup>®</sup> (linha tracejada) nos horários de 8:00 (A), 12:00 (B) e 16:00 horas (C).

## 4.2 Mortalidade

Para a espécie *P. pseudocaryophyllus*, no ambiente *PS*, foram observados valores elevados de mortalidade em relação aos demais ambientes, independente da condição de disponibilidade hídrica (Figura 4A). No tratamento de *PS-30%CC* observou-se 93% de mortalidade, enquanto a menor porcentagem foi observada na condição de *S-100%CC*, com 0% de mortalidade. No *PS*, na medida em que houve o aumento na disponibilidade de água ocorreu a diminuição na mortalidade que foi inferior a 40% no 100%CC. Nos ambientes *S* e *I*, no tratamento de 30%CC, a mortalidade foi de 28 e 43%, respectivamente. Esses resultados indicam que, em baixas condições de radiação, é provável que plantas jovens de *P. pseudocaryophyllus* sobrevivam mesmo sob condições de baixa disponibilidade hídrica.

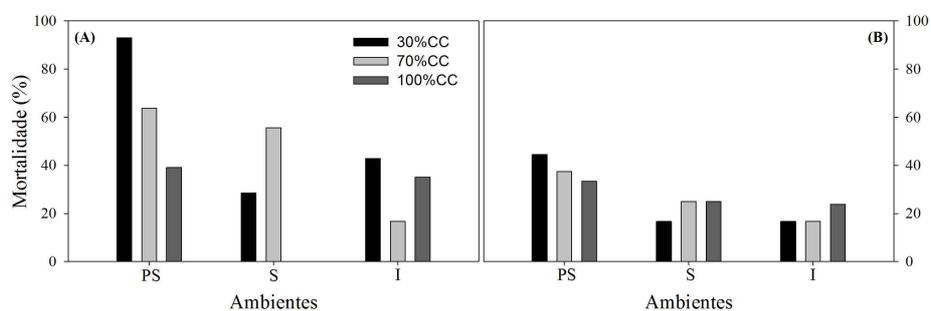


Figura 4 Mortalidade para as espécies *P. pseudocaryophyllus* (A) e *D. miscolobium* (B) nos três ambientes (PS- pleno sol, S- sombrite, I- insulfilm<sup>®</sup>) e nas três lâminas de água (30, 70 e 100%CC)

De uma forma geral, a espécie *D. miscolobium* apresentou menores valores de mortalidade (Figura 4B). A maior mortalidade (44%) também foi observada no *PS-30%CC*, embora nesse ambiente não houvesse uma diferença acentuada com relação às outras condições de disponibilidade hídrica. O

tratamento de 30%CC nos ambientes *S* e *I* apresentou valores de mortalidade de 16%, enquanto no 100%CC, de ambos os ambientes, houve um aumento no número de plantas mortas, sendo esse um padrão diferente do observado para *P. pseudocaryophyllus*. Esse resultado pode indicar que as condições de alagamento presentes nos tratamentos de 100%CC dos ambientes *S* e *I*, seriam responsáveis por diminuir a capacidade de sobrevivência dessas plantas.

Os valores de mortalidade observados para as duas espécies no ambiente *PS*, que simularia savanas abertas, são também encontrados na natureza onde o recrutamento, estabelecimento e sobrevivência tendem a diminuir à medida que as áreas vão se tornando mais abertas. Já em ambientes mais fechados, a cobertura do dossel teria um efeito positivo, diminuindo as condições de alta irradiância e de déficit hídrico (SALAZAR et al., 2012a). Em condições de campo, a alta mortalidade em fitofisionomias abertas provavelmente está relacionada à escassez de locais adequados para a germinação, bem como às condições adversas encontradas durante a fase de estabelecimento da plântula (SALAZAR et al., 2012b).

A limitação no estabelecimento de espécies lenhosas em áreas abertas auxilia na manutenção das baixas densidades de árvores e nos padrões de distribuição das espécies, ao longo do gradiente topográfico existente no Cerrado (SALAZAR et al., 2012a).

As fitofisionomias ocupadas pelas espécies lenhosas permitem diferenciá-las em relação aos padrões de respostas encontrados, sendo que *P. pseudocaryophyllus* é encontrada em áreas florestais. Nesses locais, os dosséis mais fechados modificam as condições hídricas, de irradiância e o microclima (ROSSATTO; HOFFMANN; FRANCO, 2009b). Desse modo, a dificuldade no estabelecimento de plantas jovens em condições com alta irradiância e baixos níveis de água poderia ser um dos fatores que impediria essa espécie de colonizar áreas savânicas mesmo na supressão de eventos de fogo ou realizá-la

em taxas bastante lentas (HOFFMANN; ORTHEN; FRANCO, 2004). A maior disponibilidade hídrica pode resultar em condições de alagamento sazonal, sendo comumente observada em áreas de baixas elevações e que são ocupadas por fitofisionomias florestais (ROSSATTO et al., 2012). As espécies típicas de ambientes savânicos são intolerantes a essas condições (HOFFMANN; ORTHEN; FRANCO, 2004). Esse fato poderia explicar a menor mortalidade da *P. pseudocaryophyllus* nos tratamentos de 100%CC dos ambientes de *S* e *I* e o aumento da mortalidade de *D. miscolobium*, nesses mesmos tratamentos.

Os menores valores de mortalidade da *D. miscolobium*, quando comparados à *P. pseudocaryophyllus*, são comumente observados para espécies de fitofisionomias mais abertas no primeiro ano de vida, mesmo sob condições de déficit hídrico. Estudos demonstram que espécies savânicas podem se estabelecer tanto em fitofisionomias savânicas mais abertas quanto em mais fechadas (HOFFMANN; FRANCO, 2003; HOFFMANN; ORTHEN; FRANCO, 2004).

#### 4.3 Análise de crescimento

Para os valores de altura e diâmetro do caule de ambas as espécies, foram observadas taxas médias de incremento de 0,0067 m.semana<sup>-1</sup> e 0,00010 m.semana<sup>-1</sup> para *P. pseudocaryophyllus* (Figura 5A e B) e 0,0124 m.semana<sup>-1</sup> e 0,00015 m.semana<sup>-1</sup> para *D. miscolobium* (Figura 5D e E), não havendo diferenças entre os tratamentos. Isso poderia indicar que, para ambas as espécies na fase de crescimento inicial. As condições experimentais impostas não afetam diretamente as taxas de crescimento de indivíduos sobreviventes.

Foram verificadas maiores taxas de incremento em altura e em diâmetro do caule para *D. miscolobium*. Entretanto, esperava-se uma maior taxa de incremento para a espécie de fitofisionomia florestal *P. pseudocaryophyllus*, já

que, em condição natural, isso seria necessário para promover a corrida ao dossel. No entanto, a espécie de fitofisionomia florestal também foi mantida no ambiente de *PS*, responsável por simular condições savânicas, onde nem sempre é observado o estabelecimento desse tipo de espécie por conta da alta irradiância e das condições de déficit hídrico. Outro fator necessário para a invasão de espécies florestais no ambiente savânico depende da supressão de fogo e do tipo sucessional da espécie (ROSSATTO; HOFFMANN; FRANCO, 2009b). Além disso, *D. miscolobium* também pode ser encontrada em áreas de cerradão, que é uma savana arborizada, porém essas tendem a ser mais abertas e compostas de espécies semidecíduas, o que poderia explicar os resultados encontrados.

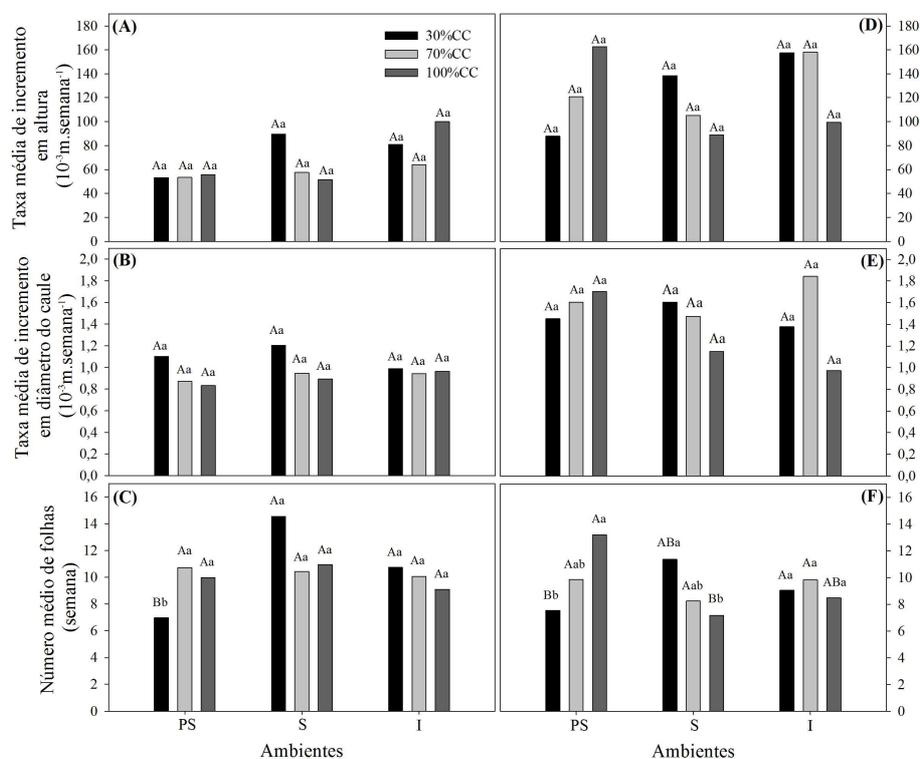


Figura 5 Taxa média de incremento em altura ( $\text{m} \cdot \text{semana}^{-1}$ ) (A e D), em diâmetro do caule ( $\text{m} \cdot \text{semana}^{-1}$ ) (B e E) e número de folhas (C e F) para as espécies *Pimenta pseudocaryophyllus* (A, B e C) e *Dalbergia miscolobium* (D, E e F) nos três ambientes da casa de vegetação (PS- pleno sol, S- sombrite, I- insulfilm®) e nas três lâminas de água (30%, 70% E 100%CC). Letras maiúsculas são comparações entre os diferentes ambientes da casa de vegetação. Letras minúsculas são comparações dentro de cada ambiente entre as lâminas de água. Médias com mesma letra para cada comparação, não diferem entre si de acordo com o teste de Tukey ( $P \leq 0,05$ ).

Entretanto, os padrões no incremento em altura para espécies florestais e savânicas são diferenciados. O crescimento em altura de espécies florestais seria

importante devido à competição por radiação com outras espécies. Já para as espécies arbóreas presentes no ambiente savânico, esse crescimento é fundamental para a diminuição dos danos causados por eventos de fogo (ROSSATTO; HOFFMANN; FRANCO, 2009b).

Em relação ao número médio de folhas, foram observadas diferenças entre os indivíduos mantidos nas diferentes condições de disponibilidades hídricas e de radiação. *P. pseudocaryophyllus*, no *PS*, apresentou menor número de folhas (7) para o tratamento de 30%CC, diferindo dos tratamentos de 70% e 100% CC, com média de 11 e 10 folhas. Esse resultado demonstra que a menor disponibilidade de água do tratamento de 30%CC, associada à alta irradiância característica do ambiente, provocam menor investimento na emissão de novas folhas. No ambiente *S* não foram observadas diferenças entre os tratamentos, com maior número médio de folhas (15) na lâmina de água de 30%CC. O mesmo ocorreu no *I*, com maior valor médio de 11 folhas observado no tratamento de 30%CC (Figura 5C).

Para a área foliar específica dessa mesma espécie, não foram observadas diferenças entre os níveis de água dentro de cada ambiente. No entanto, quando a comparação foi realizada entre os diferentes ambientes, na lâmina de água de 70%CC o maior valor foi obtido no ambiente *I*, com média de  $7,35 \text{ m}^2.\text{kg}^{-1}$  (Figura 6A). Já no *S* com essa mesma capacidade de campo, a média foi de  $4,90 \text{ m}^2.\text{kg}^{-1}$ , seguido do menor valor ( $2,87 \text{ m}^2.\text{kg}^{-1}$ ) observado no *PS*. Na lâmina de água de 100%CC, foi observado esse mesmo padrão, com maior média ( $5,78 \text{ m}^2.\text{kg}^{-1}$ ) no ambiente *I*, seguido do *S* ( $4,11 \text{ m}^2.\text{kg}^{-1}$ ) e do *PS* ( $2,54 \text{ m}^2.\text{kg}^{-1}$ ).

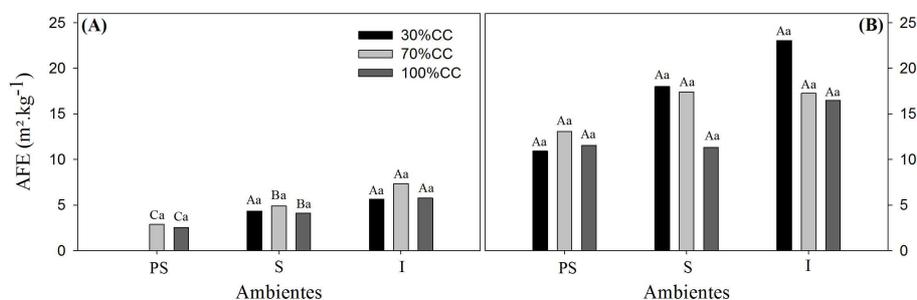


Figura 6 Área foliar específica ( $\text{m}^2.\text{kg}^{-1}$ ) de *Pimenta pseudocaryophyllus* (A) e *Dalbergia miscolobium* (B) nos três ambientes da casa de vegetação (PS- pleno sol, S- sombrite, I- insulfilm®) e nas três lâminas de água (30%, 70% e 100%CC). Letras maiúsculas são comparações entre os diferentes ambientes da casa de vegetação. Letras minúsculas são comparações dentro de cada ambiente entre as lâminas de água. Médias com mesma letra para cada comparação, não diferem entre si de acordo com o teste de Tukey ( $P \leq 0,05$ ).

Para a *D. miscolobium*, não foram verificadas diferenças para o número de folhas entre os níveis de água do I, sendo o maior número médio (10 folhas) encontrado no tratamento de 70%CC (Figura 5F). No PS, o maior número de folhas foi observado para o tratamento de 100%CC com 13 folhas, enquanto a menor média foi registrada para 30%CC (8 folhas). O tratamento 70%CC apresentou média de 10 folhas não diferindo dos outros dois tratamentos. Já o S apresentou padrão inverso, com maior número de folhas (11) para o 30%CC e valor médio menor para 100%CC (7 folhas). Da mesma maneira, o 70%CC com média de 8 folhas, não diferiu das demais condições de disponibilidade hídrica nesse ambiente.

Ao comparar o número de folhas entre os ambientes, verificou-se que para a lâmina de água de 30%CC, a menor média foi do ambiente de PS, enquanto o maior valor foi do S, de modo que a emissão foliar pode ter sido afetada pela menor quantidade de água. O padrão inverso foi encontrado para o

tratamento de 100%CC, onde a maior média foi observada no *PS* e a menor no *S*, sendo que nesse ambiente a emissão de folhas pode ter sido afetada pela condição de alagamento definida por essa condição de disponibilidade hídrica.

Em relação à *AFE* dessa espécie, não houve diferenças entre os tratamentos, sendo a maior média (23,06 m<sup>2</sup>.kg<sup>-1</sup>) observada no tratamento I-30%CC (Figura 6B). De uma forma geral, para a espécie que ocorre em fitofisionomias savânicas observou-se maiores valores de *AFE* em relação à que ocorre em florestais.

Árvores de fitofisionomias savânicas tendem a possuir menores valores de *AFE*, enquanto árvores de ambientes florestais possuem maior *AFE* (ROSSATTO; HOFFMANN; FRANCO, 2009b). No entanto, o padrão observado foi maior para as médias de *AFE* da *D. miscolobium*.

Estudos com espécies tolerantes à sombra em florestas tropicais, indicam que essas tendem a apresentar menores valores de *AFE* e maior matéria seca alocada para as folhas, como mecanismo de proteção contra herbivoria (POORTER, 2009). Apesar da *D. miscolobium* possuir valores superiores de *AFE*, durante o período experimental, observaram-se mecanismos de fechamento dos folíolos, o que pode indicar uma estratégia para diminuir a perda de água em horários de maior transpiração pois essa espécie, em situação natural, ocupa nichos caracterizados por maior irradiância e temperatura.

Além disso, como nas condições naturais do cerrado a presença de bases trocáveis no solo é escassa, o carbono gerado na fotossíntese acaba sendo depositado na forma de esclerificações, pelo fato de existirem baixas concentrações de N e P. Assim, há maior massa por unidade área e conseqüentemente uma menor *AFE* (MELO JÚNIOR; BONA; CECCANTINI, 2012). Como durante o período experimental houve a aplicação de solução nutritiva, esse padrão esperado teria sido invertido para a espécie ocorrente na savana.

Em relação à *ABF* para *P. pseudocaryophyllus*, no ambiente *S* foi registrado maior valor de alocação de 73% no tratamento de 70%CC, enquanto o menor valor de 52% foi na lâmina de água de 100%CC. O tratamento de 30%CC, nesse mesmo ambiente, não apresentou diferença em relação aos outros dois níveis de água, com média de 63% de alocação. Já o ambiente *I*, com maior valor médio (61%) no 70%CC e o *PS*, com maior valor (58%) no 100%CC, não apresentaram diferenças entre seus níveis hídricos (Figura 7A).

A *ABR* no ambiente *S* apresentou diferença entre os níveis de disponibilidade hídrica, onde a maior média de 29% foi observada no 100%CC e a menor de 13% no 70%CC. O valor encontrado para o 30%CC se igualou aos outros dois tratamentos com média de alocação de 21%. No *I* não houve diferença, com maior porcentagem média de 32% para a lâmina de água de 100%CC. O mesmo ocorreu no *PS* com maior valor (31%), no tratamento de 70%CC (Figura 7A).

Comparando os ambientes, na lâmina de água de 70%CC foi observada maior média de *ABR* para o *PS*, enquanto o menor valor médio ocorreu no *S*. É provável que a maior irradiância e maior temperatura desse ambiente (*PS*) tenha contribuído para maior alocação de biomassa no tratamento de 70%CC.

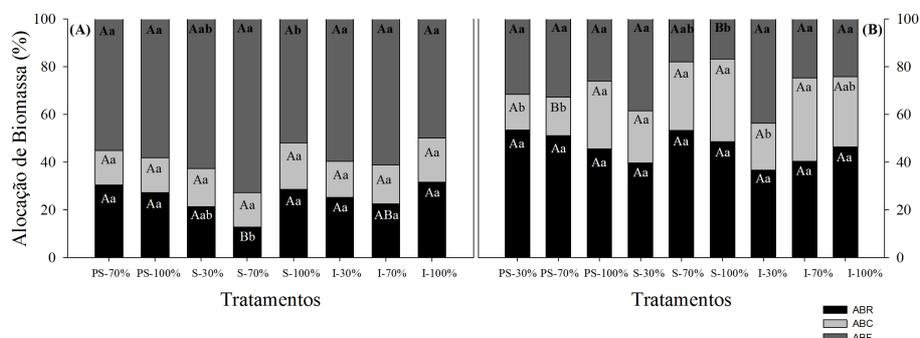


Figura 7 Alocação de biomassa (%) para *Pimenta pseudocaryophyllus* (A) e *Dalbergia miscolobium* (B) nos três ambientes da casa de vegetação (PS- pleno sol, S- sombrite, I- insulfilm<sup>®</sup>) e nas três lâminas de água (30%, 70% e 100%CC). Letras maiúsculas são comparações entre os diferentes ambientes da casa de vegetação. Letras minúsculas são comparações dentro de cada ambiente entre as lâminas de água. Médias com mesma letra para cada comparação, não diferem entre si de acordo com o teste de Tukey ( $P \leq 0,05$ ).

Para *ABF* de *D. miscolobium*, não houve diferença estatística no *I*, com maior média de 47% para 30%CC. O mesmo ocorreu no *PS*, onde a maior média (33%) foi registrada no 70%CC. No *S*, o tratamento de 30%CC apresentou média de 39%, sendo esse, o maior valor. O menor valor foi de 17% para o 100%CC e o 70%CC apresentou valor médio (18%) igual aos outros dois tratamentos (Figura 7B). Em condições de alagamento, o padrão típico de resposta de espécies lenhosas do cerrado é a restrição de acúmulo de biomassa (ROSSATTO et al., 2012).

Para *ABC*, no ambiente *I* o tratamento de 70%CC apresentou maior porcentagem média de 35% e o menor valor (20%) foi observado no 30%CC. Já o 100%CC, desse mesmo ambiente não diferiu de nenhum dos dois, com média de 29%. O *PS* apresentou no tratamento de 100%CC a maior média (28%), enquanto as menores médias foram observadas nos 70%CC (16%) e 30%CC

(15%). Já no *S* não houve diferenças entre os tratamentos, com maior média de 35% no 100%CC (Figura 7B).

A *ABR* não apresentou diferenças estatísticas entre os ambientes e os níveis de água, sendo a maior média de 53% observada no tratamento de 30%CC do *PS* (Figura 7B). Apesar disso, pode-se perceber uma tendência em haver maior *ABR* nos tratamentos de 30 e 70%CC do *PS*, sendo esses valores reduzidos na lâmina de água de 100%CC do mesmo ambiente.

Em espécies savânicas é comum um padrão de rápido desenvolvimento do sistema radicular nos primeiros meses após a germinação garantindo a exploração de água armazenada nas camadas mais profundas do solo, durante as épocas de secas sazonais e de chuvas abaixo da média esperada (HOFFMANN; FRANCO, 2003; OLIVEIRA et al., 2005). Além do acesso à água das camadas mais profundas do solo, a maior alocação de biomassa para as raízes pode promover o acúmulo de reservas necessário para regeneração dos indivíduos após eventos de fogo (HOFFMANN; ORTHEN; FRANCO, 2004).

Plantas jovens com ampla distribuição no cerrado, como a *Copaifera langsdorffii*, alocam maior biomassa para as raízes, acumulando recursos nesses órgãos para enfrentar períodos mais restritos quanto à aquisição de água (RONQUIM; PRADO; SOUZA, 2009).

Já as plantas jovens de espécies lenhosas florestais tendem a alocar menor porcentagem de biomassa para as raízes (HOFFMANN; FRANCO, 2003) e sob condições de alagamento, o que pode ocorrer naturalmente, podem investir mais em raízes superficiais (ROSSATTO et al., 2012). O padrão de alocação também pode ser influenciado pelo tamanho da semente. Espécies com sementes pequenas, como é o caso da *P. pseudocaryophyllus*, possuem tendência de desenvolver raízes nas regiões mais superficiais do solo, pelo menos durante a fase de desenvolvimento inicial (HOFFMANN; ORTHEN; FRANCO, 2004).

As plantas que se encontram posicionadas em maiores altitudes costumam extrair água das camadas mais profundas do solo, enquanto as plantas posicionadas em altitudes mais baixas utilizam a água das camadas mais superficiais. Quanto maior a proporção de solo não saturado superficialmente, maior o desenvolvimento do sistema radicular (ROSSATTO et al., 2012).

Os padrões de respostas observados para a *P. pseudocaryophyllus* podem indicar que ela seja uma espécie clímax, com maiores valores de mortalidade no ambiente que simula savana aberta, taxas de incremento em altura e diâmetro do caule mais lentas. Já a *D. miscolobium*, com menores valores de mortalidade e taxas de incremento maiores tenderia a ser pioneira. No entanto, árvores do cerrado não parecem mostrar especializações claras entre espécies pioneiras clímax e pioneiras. Além disso, espécies de fitofisionomias savânicas parecem não necessitar da combinação de vários caracteres que garantam a elas o sucesso nessas áreas (GOTSCH et al., 2010)

#### **4.4 Características fisiológicas**

A PCA realizada com as características fisiológicas para *P. pseudocaryophyllus* explicou 43,5% da variância total do conjunto de dados, com 26,2% de variância acumulada no componente principal 1 (CP-1) e 17,3% no CP-2 (Figura 8). As variáveis com autovetores mais relevantes para CP-1 foram  $A$ ,  $F'_m/F_m$ ,  $ETR$ , clorofilas  $a$  e  $b$ , enquanto para CP-2 foram  $\Psi_{wpd}$  e  $gs$ .

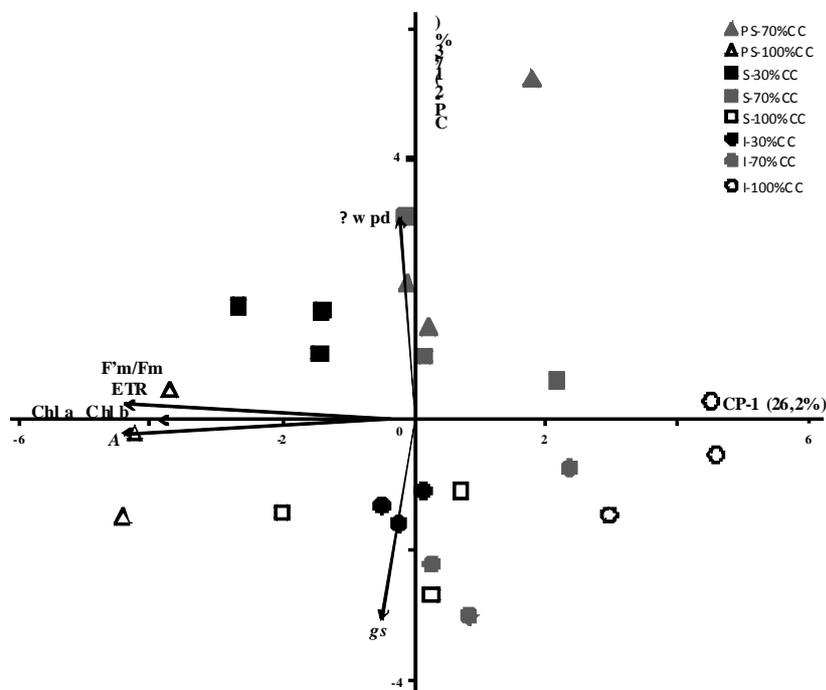


Figura 8 A primeira (CP-1) versus a segunda componente (CP-2) principal da ordenação com base nas características fisiológicas de *Pimenta pseudocaryophyllus* nas três lâminas de água (30%, 70% e 100% CC) e nos três ambientes da casa de vegetação (PS- pleno sol, S- sombrite e I- insulfilm®). O percentual de variação de cada componente é exposto no gráfico.

Para *D. miscolobium*, a PCA das características fisiológicas explicou 51,5% da variância total. A CP-1 da análise para essa espécie foi responsável por 35% da variância total dos dados e a CP-2 apresentou valor de 16,5% (Figura 9). As variáveis com maiores autovetores para CP-1 foram A, F'm/Fm, ETR, gs, E e clorofila b, enquanto na CP-2 apenas o índice PSSRa.

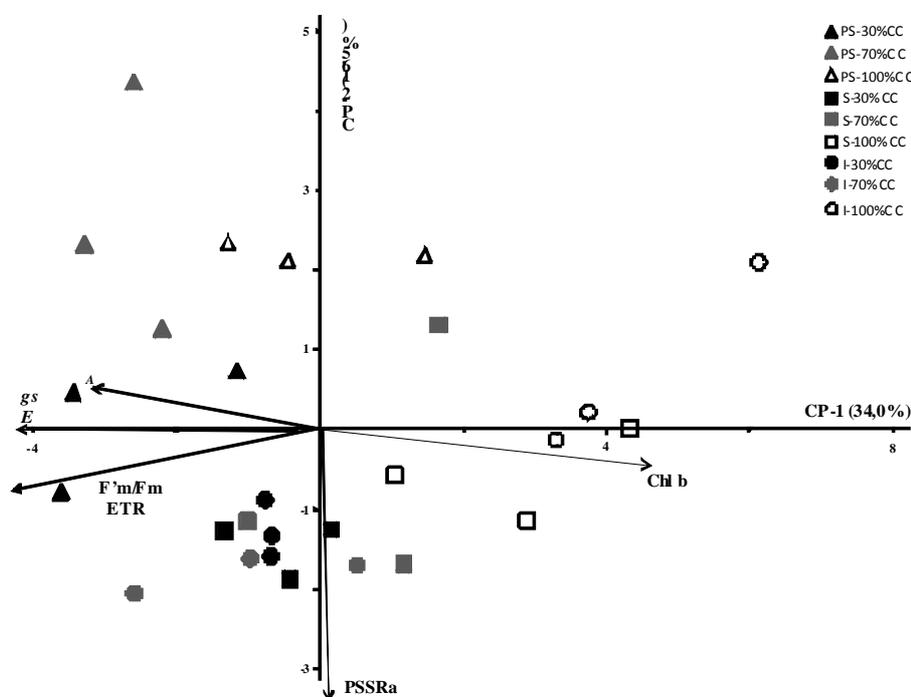


Figura 9 A primeira (CP-1) versus a segunda componente (CP-2) principal da ordenação com base nas características fisiológicas de *Dalbergia miscolobium* nas três lâminas de água (30%, 70% e 100% CC) e nos três ambientes da casa de vegetação (PS- pleno sol, S- sombrite e I- insulfilm®). O percentual de variação de cada componente é exposto no gráfico.

De maneira geral, observou-se agrupamento em função do ambiente radiativo e das lâminas de água para as duas espécies, evidenciando que ambas possuem plasticidade fisiológica de acordo com as condições ambientais e disponibilidade de recursos a que os indivíduos foram submetidos.

Para *P. pseudocaryophyllus*, os maiores valores de  $A$  foram encontrados no tratamento de PS-100%CC e para *D. miscolobium* nos tratamentos do ambiente de PS, especialmente nas duas condições de menor disponibilidade de água. Esses resultados comprovam observações realizadas por outros pesquisadores de que, em espécies de ambientes naturais do cerrado, o aumento

de taxas de fotossíntese líquida é uma característica geralmente associada à condições de maior disponibilidade de radiação eletromagnética (HABERMANN et al., 2011; HOFFMANN; FRANCO, 2003). É provável que esse tipo de resposta seja devido a um maior investimento em aparato fotossintético que é característico de folhas de sol e um aumento na quantidade de Ribulose- 1,5-Bifosfato Carboxilase Oxigenase, enzima responsável pela etapa de carboxilação do ciclo de fixação do carbono (ROSSATTO et al., 2010). Porém, vale ressaltar que os indivíduos de *D. miscolobium* apresentaram redução dos valores de *A* com o aumento da quantidade de água disponível.

As menores taxas de fotossíntese líquida encontradas para o tratamento *PS-70%CC* da *P. pseudocaryophyllus* foram provavelmente ocasionadas pela menor disponibilidade hídrica quando comparado ao *PS-100%CC*. Pelo fato dessa espécie ser encontrada em fitofisionomias florestais, onde existe maior quantidade de água disponível no solo, não foi possível observar adaptações em relação às condições de alta irradiância e baixa disponibilidade de água do ambiente *PS*, o que pode indicar menor plasticidade fenotípica.

Para ambas as espécies, as taxas fotossintéticas foram reduzidas nos tratamentos dos ambientes *S* e *I*. Em fitofisionomias mais sombreadas, é comum ocorrer essa redução, devido à menor incidência de radiação eletromagnética e a modificação e a diminuição da razão vermelho:vermelho distante. Além disso, plantas sombreadas parecem não ser capazes de utilizar feixes de luz de alta irradiância que podem incidir nesses ambientes em determinados horários do dia, bem como possuem menores concentrações de Ribulose-1,5-Bifosfato Carboxilase Oxigenase (RONQUIM; PRADO; SOUZA, 2009).

As maiores concentrações de clorofila *a* e *b* para *P. pseudocaryophyllus* também foram observadas no tratamento de *PS-100%CC*, de modo que esse resultado pode se relacionar com a maior taxa fotossintética encontrada para esse tratamento (Figura 8). Porém, a razão de clorofila *a:b* para esse mesmo

tratamento foi menor quando comparado aos valores dos ambientes *S* e *I*, sendo esse um resultado diferente do esperado (Figura 10A). Plantas de ambiente de pleno sol, de espécies arbóreas, tendem a apresentar valores maiores dessa razão, pelo fato de que nessa condição é necessária uma maior quantidade de clorofila *a*, pigmento diretamente envolvido com o centro de reação dos fotossistemas (LICHTENTHALER et al., 2007). No entanto, a resposta encontrada pode estar relacionada ao fato dessa espécie apresentar baixa plasticidade fenotípica para essa característica.

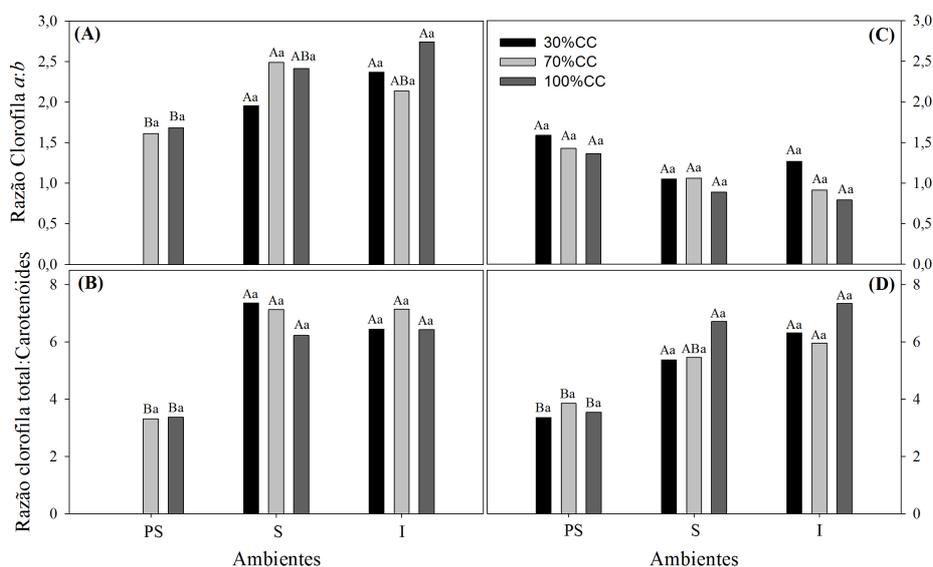


Figura 10 Razão clorofila *a:b* (A e C) e clorofila total: carotenóides (B e D) para *P. pseudocaryophyllus* (A e B) e *D. miscolobium* (C e D) nos três ambientes da casa de vegetação (PS-pleno sol, S- sombrite e I- insulfilm®) e nas três lâminas de água (30%, 70% e 100%CC). Letras maiúsculas são comparações entre os diferentes ambientes da casa de vegetação. Letras minúsculas são comparações dentro de cada ambiente entre as lâminas de água. Médias com mesma letra para cada comparação, não diferem entre si de acordo com o teste de Tukey (P≤0,05).

Apesar de não haver diferenças estatísticas para razões de clorofila *a:b* da *D. miscolobium*, pode-se notar uma tendência de redução dessa relação nos ambientes de *S* e *I* (Figura 10C). Isso pode ser confirmado, quando a análise de PCA aponta que os maiores valores de clorofila *b* foram observados nos tratamento de 100%CC dos ambientes de *S* e *I*. Em condições de sombra existe uma tendência em aumentar a concentração de clorofila *b*, que provavelmente ocorre devido à ocorrência de pilhas de tilacóides mais amplas, mais empilhadas e maior investimento em complexo antena (LICHTENTHALER et al., 2007).

Já para os tratamentos do *PS* dessa espécie, o maior investimento em clorofila *a*, que compõe o centro de reação, pode ser uma das explicações para as maiores taxas fotossintéticas observadas. Modificações das razões de pigmentos entre folhas de ambientes de pleno sol e sombreado, refletem na maior capacidade de cloroplastos presentes em folhas de sombra na canalização de energia através dos complexos-antena e de sol para conversão fotoquímica, que reflete maiores valores de eficiência do PSII (SARIJEVA; KNAPP; LICHTENTHALER, 2007).

Registraram-se maiores valores de  $F'_m/F_m$  e *ETR* para plantas do tratamento de PS-100%CC da *P. pseudocaryophyllus* e PS-30%CC da *D. miscolobium*. Aliado aos valores de eficiência encontrados para a *D. miscolobium*, os tratamentos do ambiente de *PS* (70 e 100%CC) também apresentaram maiores valores de *quenching* não fotoquímicos. Folhas que se encontram expostas a ambientes de alta irradiância comumente apresentam um maior rendimento do PSII, maior capacidade de transporte de elétrons e de fotoproteção através de *quenching* não fotoquímicos (ROSSATTO et al., 2010). Estudos com *Vochysia tucanorum* indicam que, durante a estação seca, são comuns maiores valores de eficiência fotoquímica potencial ( $F_v/F_m$ ) em folhas de plantas expostas a ambientes de pleno sol (RONQUIM; PRADO; SOUZA, 2013).

O padrão inverso, observado em ambientes sombreados relaciona-se com a menor capacidade fotossintética e de aproveitamento dos feixes com alta irradiância, podendo até mesmo se caracterizar como fotoinibição (RONQUIM; PRADO; SOUZA, 2009; ROSSATTO et al., 2010).

Juntamente com os maiores valores de *quenching* não fotoquímicos encontrados para *D. miscolobium* no tratamento de *PS*, foram registradas menores razões clorofila total:carotenóides (Figura 10D). O mesmo padrão de resposta foi observado para a espécie florestal, apesar de não serem evidenciados menores valores de *quenching* não fotoquímicos nesses tratamentos de *OS* (Figura 10B). É comum folhas de sol exigirem o dobro da quantidade de carotenóides quando comparadas às folhas de sombra. Mesmo com menores concentrações de clorofila, a alta irradiância de ambientes de pleno sol permitem a manutenção de maiores taxas de assimilação de carbono, enquanto a maior concentração de carotenóides pode estar diretamente ligada ao ciclo das xantofilas, para dissipação de energia. Essas alterações nas proporções de pigmentos podem estar diretamente relacionadas com mecanismos essenciais em locais de alta irradiância (LICHTENTHALER et al., 2007; SARIJEVA; KNAPP; LICHTENTHALER, 2007).

*D. miscolobium* apresentou os maiores valores de *g<sub>s</sub>* e *E* em todas as lâminas de água do ambiente *PS*. Nota-se que, em ambientes de pleno sol, como as fitofisionomias savânicas, são observadas maiores taxas de fotossíntese líquida, condutância estomática e transpiração, o que pode indicar uma adaptação às áreas abertas do cerrado, já que, para essa espécie, também foram encontrados maiores valores de alocação de biomassa para o sistema radicular (HABERMANN et al., 2011).

Folhas de sol ou adaptadas a esse tipo de ambiente possuem estômatos menores e em maior densidade, o que pode explicar a maior condutância estomática, sendo que essa característica parece ser um pré-requisito para folhas

de sol e suas maiores taxas fotossintéticas (ROSSATTO; HOFFMANN; FRANCO, 2009a). Porém, por não terem sido realizadas análises anatômicas paradérmicas durante o experimento, não se pode afirmar se isso aconteceu para essa espécie.

É provável que as taxas de assimilação de carbono sejam intrinsecamente controladas pela condutância estomática (SARIJEVA; KNAPP; LICHTENTHALER, 2007). Porém, para *P. pseudocaryophyllus* os maiores valores de *g<sub>s</sub>* e *E* foram registrados para os tratamentos de *I* 30 e 70%CC e *S* 100%CC. A redução dos valores dessas variáveis pode estar associada a menores taxas de assimilação de CO<sub>2</sub>, o que não foi evidenciado nesse caso.

Mesmo em condições com maior disponibilidade de água, as menores taxas de irradiância, características de ambientes como *S* e *I*, reduzem as taxas de assimilação de carbono, em plantas sob essas condições. No caso da *P. pseudocaryophyllus*, apesar de menores taxas de fotossíntese líquida, em tratamentos de *S* e *I* foram obtidos maiores valores de *g<sub>s</sub>*. A maior quantidade de água disponível em ambientes sombreados permite que os estômatos se mantenham abertos, com maiores valores de transpiração também (HABERMANN et al., 2011). Para essa espécie ter melhor resposta em ambientes sombreados seria necessária maior *AFE*, o que não foi observado nas condições em que o experimento foi conduzido.

Em relação à *EUC* não foram observadas diferenças estatísticas entre os tratamentos, mesmo com o maior valor observado para *S*-70%CC da *P. pseudocaryophyllus*, esse não diferiu devido à grande variação dos valores entre as repetições (Figura 11A e D).

Os menores valores de *EUA* para *P. pseudocaryophyllus* foram observados nos tratamentos *S*-100%CC e todos os níveis de água do ambiente *I*, apesar de não terem sido registradas diferenças estatísticas entre os tratamentos (Figura 11B). Esse resultado pode ser relacionado com a maior condutância

estomática e transpiração obtidos nesses tratamentos. Em relação ao tratamento de *PS-70%*, o maior valor de *EUA* juntamente com menores valores de *A*, indicam que, nesse tratamento, as menores taxas fotossintéticas se relacionam com o fechamento estomático e conseqüentemente com menor gasto de água. O maior controle de *gs*, principalmente em condições de seca, auxilia na manutenção do potencial hídrico e na redução da perda de água para atmosfera, além da menor entrada de  $\text{CO}_2$ , o que ocasiona menores taxas fotossintéticas (PRADO et al., 2004). O padrão inverso é observado para o *PS-100%CC*.

A *EUA* para *D. miscolobium* foi menor nos tratamentos do ambiente *S*, sendo os menores valores obtidos para o tratamento hídrico de *100%CC* (Figura 11E). Padrão diferente foi observado em plantas jovens de *Styrax* spp. que apresentaram maior eficiência do uso da água em área de sub-bosque de cerrado (HABERMANN et al., 2011).

No ambiente de *PS*, a *EUA* dessa mesma espécie foi maior, o que justifica as maiores taxas fotossintéticas mesmo sem diminuição de *gs* e *E*. Isso indica que a *D. miscolobium* é bem adaptada às condições de alta irradiância. O *I-70* e *100%CC* provavelmente apresentaram maiores valores de *EUA* devido ao excesso de água que ocasionou fechamento dos estômatos e menor transpiração.

A *EUL* apresentou valores predominantemente maiores para *P. pseudocaryophyllus* que teve um padrão inverso ao observado para a *EUA* (Figura 11C). Assim, o maior valor de *EUL* do *PS-100%CC* em relação ao *PS-70%CC* é evidenciada pelas maiores taxas fotossintéticas. Em relação aos ambientes *S* e *I*, houve uma tendência em aumentar a *EUL*. Para a *D. miscolobium*, os valores de *EUL* foram menores em relação à espécie florestal (Figura 11F).

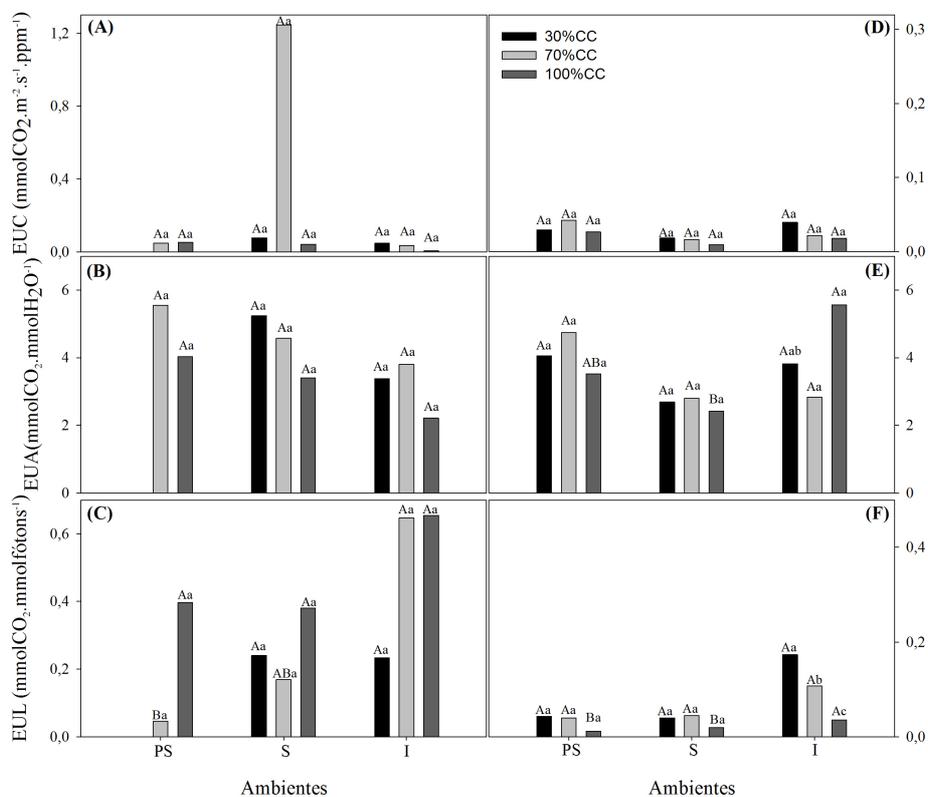


Figura 11 *EUC* (A e D), *EUA* (B e E) e *EUL* (C e F) para *P. pseudocaryophyllus* (A, B e C) e *D. miscolobium* (D, E e F) nos três ambientes da casa de vegetação (PS-pleno sol, S- sombrite e I- insulfilm®) e nas três lâminas de água (30%, 70% e 100%CC). Letras maiúsculas são comparações entre os diferentes ambientes da casa de vegetação. Letras minúsculas são comparações dentro de cada ambiente entre as lâminas de água. Médias com mesma letra para cada comparação, não diferem entre si de acordo com o teste de Tukey ( $P \leq 0,05$ ).

Os menores valores de  $\Psi_{w_{pd}}$  para *P. pseudocaryophyllus*, foram observados nos tratamentos *PS-70%CC*, *S-30* e *70%CC*. Estudos com espécies da fitofisionomia florestal de cerradão indicam que, em condições de seca houve redução nos valores de  $\Psi_{w_{pd}}$ , que chegaram até valores de -0,9 MPa, indicando

que as condições de baixa disponibilidade hídrica afetam o *status* hídrico foliar para essa espécie (PRADO et al., 2004).

A baixa disponibilidade hídrica desses tratamentos apresenta-se como um impedimento para manutenção do *status* hídrico. É provável que o ambiente de *I*, pela modificação na quantidade e qualidade de radiação incidente, impeça a redução do potencial hídrico. Os menores valores de potencial hídrico em espécies florestais indicam menor força motriz para o movimento de água (GOTSCH et al., 2010). Mesmo com fechamento estomático em espécies florestais, esse comportamento não parece contribuir para manutenção do potencial hídrico foliar em condições de seca (GOTSCH et al., 2010). Quando o potencial hídrico não coopera para a manutenção do *status* hídrico, é sugerido que haja ajustamento osmótico (PRADO et al., 2004).

Para *D. miscolobium* os menores valores de  $\Psi_{w_{pd}}$ , apesar dessa variável não aparecer entre as mais importantes na PCA, o seu autovetor foi de -0,37 para o CP-2, de modo que os menores valores foram encontrados nas disponibilidades hídricas dos ambientes de *S* e *I*. Mesmo sob as condições de alta irradiância do ambiente *PS*, essa espécie, que é adaptada a condições de savanas abertas, consegue manter o potencial hídrico. É provável que espécies típicas de cerrado possuam uma rizosfera que trabalha sob condição de disponibilidade hídrica favorável, realizando trocas gasosas com a atmosfera sem que haja um grande controle, não sendo afetada pela situação de déficit hídrico (PRADO et al., 2004).

As árvores de ambientes savânicos, como é o caso da *D. miscolobium* são capazes de desenvolver mecanismos capazes de manter a eficiência no transporte da água, resultando em menores flutuações diárias no estado de água nas folhas. Espécies que apresentam comportamento iso-hídrico possuem uma fração menor de alocação de recursos para osmorregulação e manutenção do turgor, podendo investir mais em crescimento. A maior área foliar, juntamente

com maiores taxas de assimilação de carbono resulta em maiores taxas de crescimento (SCHOLZ et al., 2008). Assim, uma das principais adaptações dessas espécies é o maior investimento em sistema radicular, garantindo-se o estabelecimento em áreas abertas e de alta irradiância, além de geralmente possuírem potencial hídrico maior quando comparado ao seu estabelecimento em áreas sombreadas ou em espécies florestais (HOFFMANN; ORTHEN; FRANCO, 2004).

É provável que, em espécies savânicas, os baixos valores de potencial hídricos tenham evoluído conjuntamente com alta densidade da madeira (que indica maior densidade dos vasos do xilema), evitando o fechamento estomático e embolia (GOTSCH et al., 2010).

Mesmo com os menores valores de potencial hídrico para as duas espécies, eles ainda não são considerados como uma condição de estresse hídrico extremo. Valores abaixo de -0,5 MPa para espécies de savana indicam uma condição de transição para o estresse severo, que ocorre quando atingem -1,5 MPa (PRADO et al., 2004).

A falta de apresentação dos dados e discussão em relação às demais características avaliadas, deve-se aos seus autovalores que não foram significativos de acordo com a PCA.

#### **4.5 Características anatômicas**

*P. pseudocaryophyllus* apresentou, em todos os níveis de disponibilidade hídrica e ambientes radiativos, uma camada adjacente à epiderme da face adaxial, cuja origem é desconhecida (Figura 12B). Essa camada subepidérmica possui células mais arredondadas, podendo se tratar de uma epiderme multisseriada ou hipoderme. Assim, estudos ontogenéticos são necessários para determinar de qual meristema é proveniente. A epiderme da face adaxial é

uniestratificada e possui tricomas voltados para mesma posição. O mesofilo é dorsiventral, constituído de duas a três camadas de parênquima paliçádico. Os feixes vasculares são bicolaterais, encontrando-se dispostos na forma de arco, onde o floema circunda completamente o xilema (Figura 12A). Essa característica da nervura é comumente encontrada em espécies da família Myrtaceae (FARIAS et al., 2009). Além disso, o feixe é rodeado por fibras esclerenquimáticas. Em ambas as faces da lâmina foliar é provável que existam canais lisígenos subepidérmicos.

Em relação à *D. miscolobium*, a epiderme das faces adaxial e abaxial são uniestratificadas e glabras (Figura 12D). O mesofilo é dorsiventral, sendo observadas de uma a três camadas de parênquima paliçádico. O feixe vascular é do tipo colateral, com floema voltado para face abaxial e xilema voltado para face adaxial, com a presença de fibras esclerenquimáticas voltadas para ambas as faces (Figura 12C). Além da nervura central, é claramente perceptível a existência de vários feixes menores que interrompem o mesofilo.

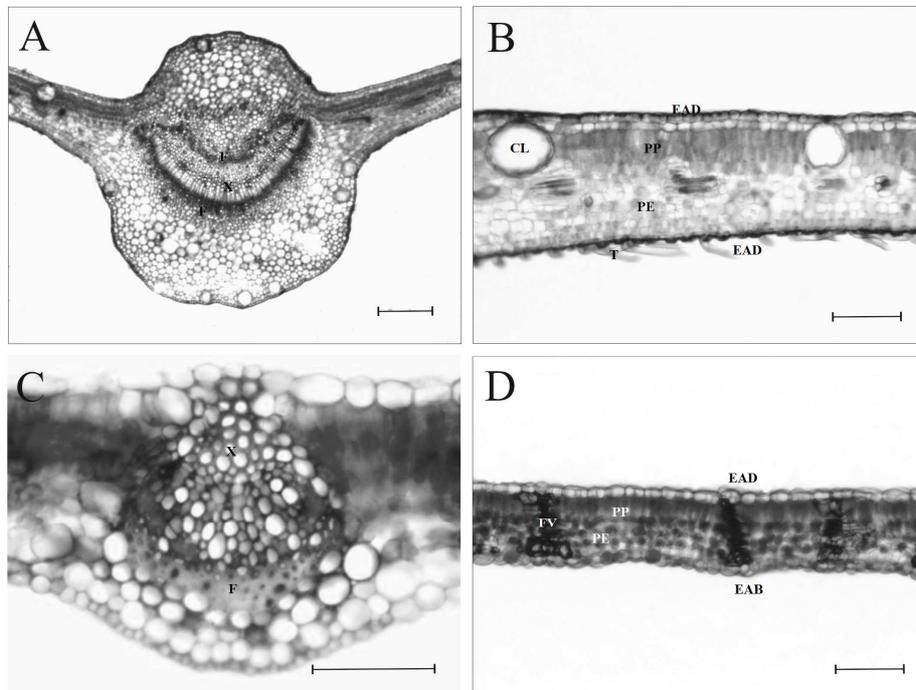


Figura 12 Micrografias das secções transversais do terço médio das lâminas foliares do limbo foliar (B e D) e nervura principal (A e C) para as espécies *P. pseudocaryophyllus* (A- barra=200μm e B- barra=100 μm) e *D. miscolobium* (C e D- barra= 100 μm). EAD= Epiderme da face adaxial; PP= Parênquima paliçádico; PE= Parênquima esponjoso; EAB= Epiderme da face abaxial; CL= Canal lisígeno; FV= Feixe vascular; X= Xilema; F= Floema. Imagem A- I-30%CC; B- PS-100%CC; C- I- 70%CC; D- I- 100%CC.

A PCA das características anatômicas para *P. pseudocaryophyllus* explicou 86,7% da variância total, em que a CP-1 foi responsável por 56,4% e a CP-2 por 30,3% (Figura 13). As variáveis com maiores autovetores para CP-1 foram as espessuras da *EAD*, *EAB*, *PP*, *PE* e mesofilo, enquanto para o CP-2 foram as áreas da nervura, xilema e floema.

Para a *D. miscolobium*, a PCA explicou 75,4% da variação, sendo a CP-1 responsável por 56,2% e a CP-2 por 19,2% (Figura 14). Os maiores

autovetores para CP-1 foram observados para as variáveis: espessuras dos *PP* e *PE*, mesofilo e as áreas de nervura, xilema e floema. Já para CP-2, os maiores autovalores foram para as espessuras da *EAD* e *EAB*.

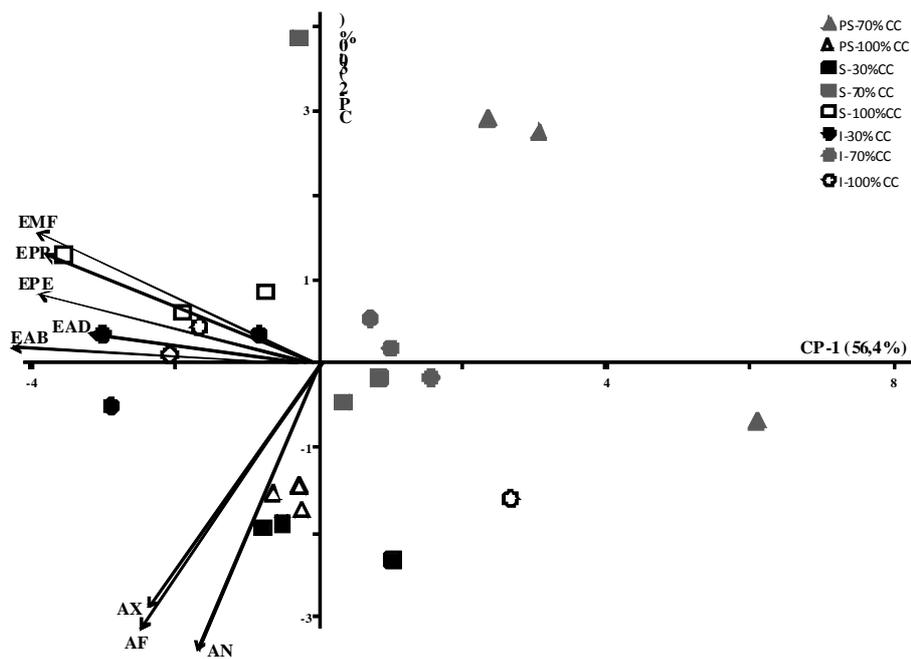


Figura 13 A primeira (CP-1) versus a segunda componente (CP-2) principal da ordenação com base nas características anatômicas de *Pimenta pseudocaryophyllus* nas três lâminas de água (30%, 70% e 100% CC) e nos três ambientes da casa de vegetação (*PS*- pleno sol, *S*- sombrite e *I*-insulfilm®). O percentual de variação de cada componente é exposto no gráfico.

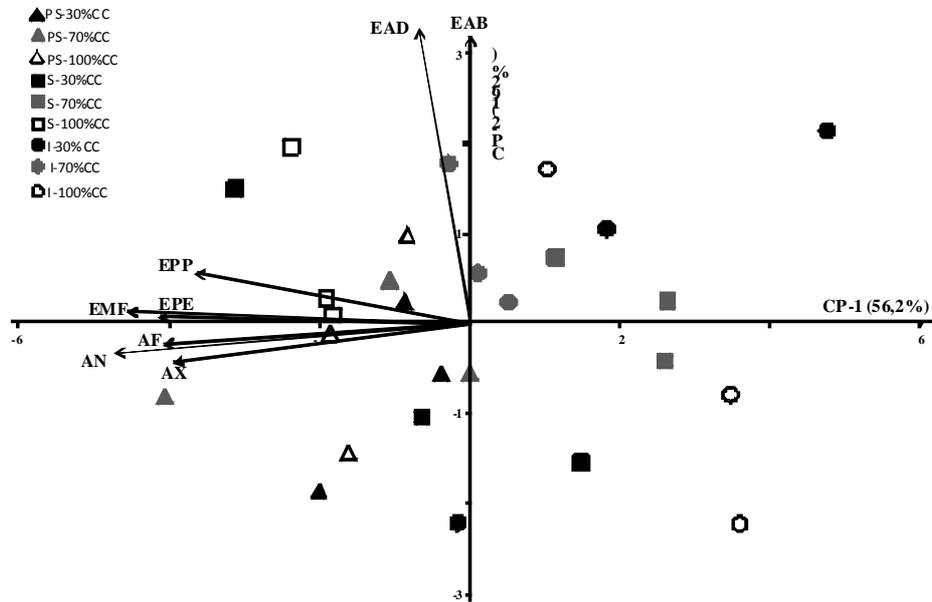


Figura 14 A primeira (CP-1) versus a segunda componente (CP-2) principal da ordenação com base nas características anatômicas de *Dalbergia miscolobium* nas três lâminas de água (30%, 70% e 100% CC) e nos três ambientes da casa de vegetação (PS- pleno sol, S- sombrite e I- insulfilm®). O percentual de variação de cada componente é exposto no gráfico.

Para *P. pseudocaryophyllus* os maiores valores de espessuras do mesofilo, PP, PE, EAB e EAD foram observados para os tratamentos de S-100%CC e I-30 e 100%CC (Figura 13). Já para *D. miscolobium*, as maiores espessuras do mesofilo, PP e PE foram registrados em todos os níveis de disponibilidade hídrica do ambiente PS, e nos tratamento de 30 e 100%CC do S. As maiores espessuras da EAD e EAB para essa mesma espécie foram referentes aos níveis de água do ambiente I e ao tratamento S-70%CC (Figura 14).

Plantas que se encontram em situações de alta irradiância tendem a possuir folhas com maior espessura do mesofilo, que é resultado de maior

investimento em camadas de células do parênquima paliçádico (GRATANI; COVONE; LARCHER, 2006). Dessa forma, o maior desenvolvimento do parênquima paliçádico otimiza a captação de luz incidente direta, enquanto o maior desenvolvimento do *PE* otimiza a captação de luz difusa, característica de locais sombreados (ROSSATTO; KOLB, 2012). Entretanto, para espécie de formação florestal houve um aumento da proporção do *PP*, em relação ao *PE* (Figura 15A). No ambiente de *PS*, para essa espécie a maior proporção de *PP* pode ser um mecanismo de proteção contra as altas taxas de irradiância desse local, apesar dos valores não terem sido. É provável que a presença de tricomas evite o superaquecimento foliar e diminua a perda de água, de modo que o investimento em um parênquima paliçádico mais espesso não seja necessário (ROSSATTO; KOLB, 2012).

Observou-se aumento da espessura da epiderme da face adaxial no tratamento de *I-30%CC*, para ambas as espécies. O aumento da espessura da epiderme pode ser um mecanismo para promover redução na perda de água (MELO JÚNIOR; BONA; CECCANTINI, 2012).

*D. miscolobium* apresentou mesofilo mais espesso nos níveis hídricos do ambiente *PS*, sendo essa uma resposta à alta irradiância, contribuindo para as maiores concentrações de pigmentos fotossintéticos e pelas maiores taxas fotossintéticas observadas para esses tratamentos. Entretanto, essa espécie apresentou menores valores da razão *PP:PE*, quando comparada à espécie florestal (Figura 15C). Em árvores típicas de cerrado, a proporção entre *PP* e *PE* costuma atingir valores de 1:1, e essa razão costuma ser ideal na distribuição da irradiância no mesofilo foliar de maneira mais uniforme (BIERAS; SAJO, 2009).

Apesar de não terem sido realizadas medidas de espessura da cutícula, essa estrutura está envolvida na redução da perda de água, o que pode ter sido

um dos fatores responsáveis pela diminuição de  $g_s$  e  $E$  nos tratamentos de *PS*, para a *D. miscolobium*.

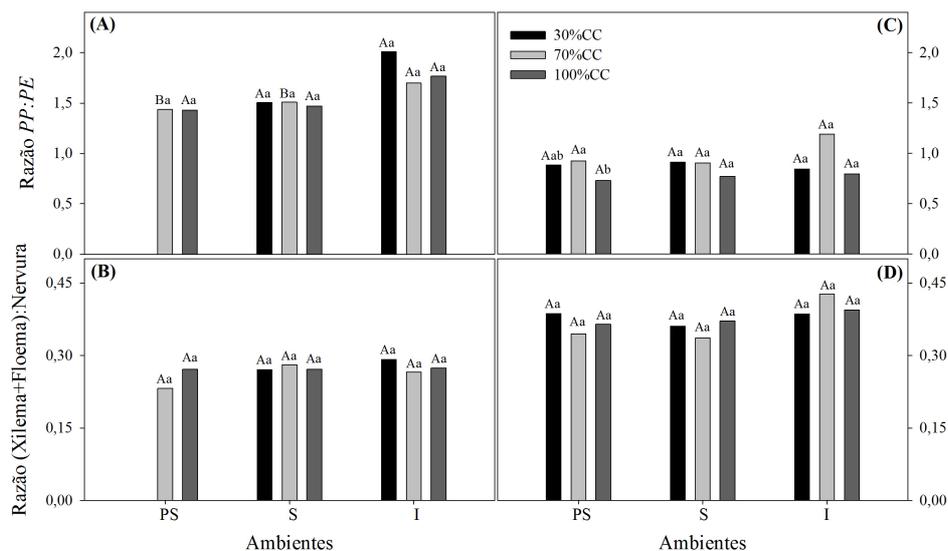


Figura 15 Razão  $PP:PE$  (A e C) e  $(Xilema+Floema):Nervura$  (B e D) para *P. pseudocaryophyllus* (A e B) e *D. miscolobium* (C e D) nos três ambientes da casa de vegetação (PS-pleno sol, S- sombrite e I- insulfilm®) e nas três lâminas de água (30%, 70% e 100%CC). Letras maiúsculas são comparações entre os diferentes ambientes da casa de vegetação. Letras minúsculas são comparações dentro de cada ambiente entre as lâminas de água. Médias com mesma letra para cada comparação, não diferem entre si de acordo com o teste de Tukey ( $P \leq 0,05$ ).

Os maiores valores de área do xilema, floema e nervura foram observados nos tratamentos *PS-100%CC* e *S-30%CC* para *P. pseudocaryophyllus* e em todos níveis de disponibilidade hídrica do ambiente *PS* e 30 e 100%CC do *S* para a *D. miscolobium*. O maior investimento em tecidos vasculares observado em espécies arbóreas do cerrado é capaz de permitir um

rápido movimento de água através da planta, de modo que haja fornecimento dessa para o interior das folhas (BIERAS; SAJO, 2009)

Assim, as altas taxas fotossintéticas no *PS-100%CC* da *P. pseudocaryophyllus* em relação ao *PS-70%CC*, podem ter ocorrido por um maior investimento em feixes vasculares, ainda que não seja observada diferença estatística, que permite maior fornecimento de água (Figura 15B). Esses maiores valores de área de xilema, floema e nervura permitem um maior fornecimento de água, que pode ter sido responsável pelas maiores taxas de fotossíntese líquida dos níveis de disponibilidade hídrica do ambiente *PS* da *D. miscolobium*.

Desta maneira, em ambiente natural, o maior desenvolvimento do sistema radicular aliado ao maior investimento em vasos condutores observado para as plantas de *D. miscolobium*, em ambiente com alta irradiância, permite que elas continuem tendo acesso à água nas camadas mais profundas do solo e mantenham altos valores de fotossíntese líquida, condutância estomática e transpiração, além de serem essas características que indicam plasticidade fenotípica dessa espécie, a esse tipo de ambiente.

#### **4.6 Índice de Plasticidade Fenotípica**

Os índices relacionados às características anatômicas foram menores para ambas as espécies, quando comparados ao fisiológico e de crescimento (Figura 16). O processo de plasticidade parece se iniciar com modificações em alguma “chave” envolvida nas respostas ligadas ao crescimento, que desencadeia uma série de respostas, dentre elas as características fisiológicas (VALLADARES et al., 2000). Assim, os caracteres fisiológicos tendem a apresentar maior plasticidade em relação às condições contrastantes, possuindo maior valor adaptativo (HABERMANN et al., 2011).

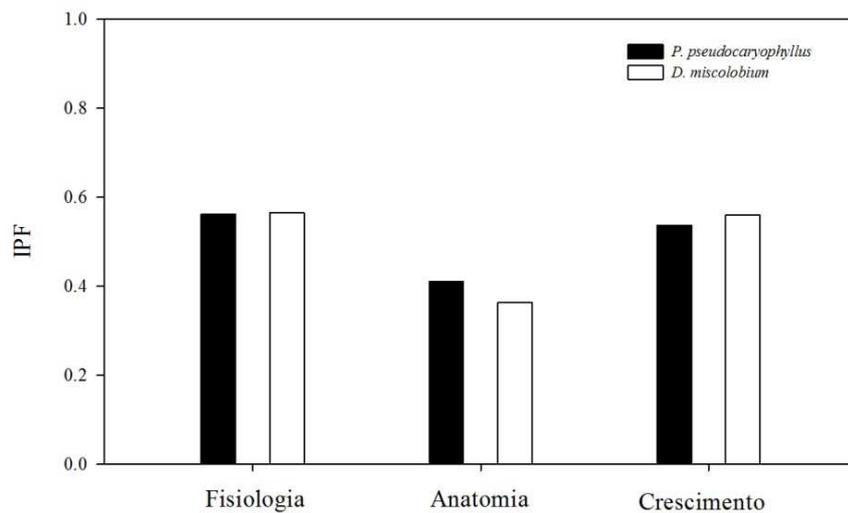


Figura 16 IPF global das espécies *P. pseudocaryophyllus* e *D. miscolobium* em relação à características fisiológicas, anatômicas e de crescimento.

Entretanto, quando a comparação é realizada entre as duas espécies, é possível perceber que a maior diferença foi relativa às características anatômicas. Esse tipo de comportamento também foi observado para espécies de *Psychotria* de ambientes de pleno sol e de sub-bosque, em que os maiores valores de plasticidade foram encontrados para as variáveis fisiológicas, porém as maiores diferenças foram das características estruturais (VALLADARES et al., 2000).

Assim, *P. pseudocaryophyllus* possui maior índice de plasticidade fenotípica para características anatômicas e, portanto menor capacidade de modificar esses caracteres em relação às diferentes condições ambientais. O padrão inverso é observado para *D. miscolobium*. Essa resposta pode ter ocorrido pelo maior investimento em espessura do mesófilo e área de feixes

vasculares da espécie savânica, o que permitiria a adaptação às condições de alta irradiância e baixa disponibilidade hídrica. Essas adaptações poderiam melhorar a maneira de explorar o ambiente, através da obtenção de mais recursos para as plantas (GRATANI; COVONE; LARCHER, 2006). Porém, a diferença encontrada é muito pequena para poder se afirmar que tal característica seria uma modificação de padrão de respostas aos ambientes diferenciados.

Quando são feitos os cálculos de média de IPF total para ambas as espécies, os valores ficam em torno de 0,50. Essas pequenas diferenças entre as duas espécies permitem dizer que, durante a fase do desenvolvimento em que foram realizados os experimentos, as duas espécies possuem relativamente baixa plasticidade fenotípica.

A menor plasticidade fenotípica encontrada para *D. miscolobium* pode estar relacionada com a síndrome de resistência à pressão. Dessa maneira, espécies que crescem em ambientes adversos como o cerrado, com pouca disponibilidade hídrica e solo pobre em nutrientes tendem a reduzir processos de crescimento, de trocas gasosas e acumular nutrientes a fim de evitar a produção de muitas estruturas que seriam “caras” para serem mantidas (GOULART et al., 2011). Isso pode ser percebido, já que o maior investimento dessa espécie foi em sistema radicular, órgão que fornecerá subsídios necessários para enfrentar condições adversas como o déficit hídrico e restabelecimento da parte aérea pós-fogo (HOFFMANN et al., 2009).

Entretanto, as maiores taxas de crescimento e maiores valores de fotossíntese líquida, condutância estomática, transpiração e potencial hídrico, mesmo em ambientes de pleno sol, poderia ser uma estratégia de estabelecimento inicial, não sendo possível afirmar que esses padrões se mantenham na fase adulta. Além disso, outro fator que pode ter contribuído para o aumento desses valores é que, durante o período experimental, foram

realizadas adubações no substrato, de modo que essa condição já se diferencia dos solos pobres característicos do cerrado.

Em oposição à argumentação anterior, o aumento desses valores, associado à diminuição nos valores de mortalidade pode levantar a hipótese de que essa espécie seja uma pioneira florestal. *D. miscolobium*, que apesar de ser encontrada em fitofisionomias savânicas e no cerrado sentido restrito, também está presente em áreas florestais como o cerradão, que possui características xéricas. Dessa forma, as respostas encontradas não seriam motivadas por adaptações típicas de espécies de cerrado, mas porque essa espécie poderia ser caracterizada como uma pioneira. Entretanto, não é possível realizar uma afirmação desse tipo, já que para as espécies de cerrado não há uma distinção clara das especializações entre espécies pioneiras e clímax (GOTSCH et al., 2010).

Embora estudos com *Plathyenia reticulata*, proveniente de ambientes florestais indiquem maior plasticidade fenotípica dessa espécie em relação ao ambiente, a *P. pseudocaryophyllus* possui resposta contrária. A maior plasticidade de espécies florestais seria importante para uma melhor eficiência na exploração de recursos, mesmo em ambientes com limitação luminosa como o sub-bosque (GOULART et al., 2011). Porém, o fato da espécie florestal do estudo não ter essa plasticidade poderia ser um indicativo da dificuldade dessa em ocupar outras fitofisionomias do domínio Cerrado. Assim, sob condições extremas como as do ambiente PS, houve maiores taxas de mortalidade, redução da condutância estomática e transpiração, além de menores valores de potencial hídrico. Dessa maneira, tal espécie não apresenta adaptações que seriam importantes às condições do cerrado, como baixa disponibilidade hídrica e de nutrientes e alta irradiância, podendo ser esse um dos fatores que impede a expansão de florestas nas áreas savânicas, sob condições de supressão de queimadas (GEIGER et al., 2011).

De modo geral, *D. miscolobium* apresentou maior capacidade adaptativa em relação às condições de baixa disponibilidade hídrica e alta irradiância, quando comparada à *P. pseudocaryophyllus*.

## 5 CONCLUSÕES

As características observadas permitem afirmar que, na fase de desenvolvimento inicial, a espécie típica de formação savânica, *D. miscolobium*, enfrenta de melhor forma situações de baixa disponibilidade de água no solo e alta irradiância. Por outro lado, *P. pseudocaryophyllus* não possui estabelecimento adequado nessas mesmas condições.

Ambas as espécies estudadas possuem baixa plasticidade fenotípica. É provável que *D. miscolobium* seja uma espécie pioneira, enquanto *P. pseudocaryophyllus* seja espécie clímax.

## REFERÊNCIAS

ADAMS, M. L.; PHILPOT, W. D.; NORWELL, W. A. Yellowness index: an application of spectral second derivatives to estimate chlorosis of leaves in stressed vegetation. **International Journal of Remote Sensing**, Basingstoke, v. 20, n. 18, p. 3663-3675, Nov. 1999.

BARRS, H. D.; WEATHERLEY, P. E. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. **Australian Journal of Biological Science**, Melbourne, v. 15, n. 3, p. 413-428, Apr. 1962.

BIERAS, A. C.; SAJO, M. G. Leaf structure of the cerrado (Brazilian savanna) woody plants. **Trees**, Berlin, v. 23, n. 3, p. 451-471, June 2009.

BLACKBURN, G. A. Spectral indices for estimating photosynthetic concentrations: a test using senescent tree leaves. **International Journal of Remote Sensing**, Basingstoke, v. 19, n. 4, p. 657-675, Nov. 1998.

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.

FARIAS, V. et al. Organização estrutural da folha de *Pimenta pseudocaryophyllus* (Gomes) L. R. Landrum, Myrtaceae. **Acta Botanica Brasílica**, Feira de Santana, v. 23, n. 2, p. 396-406, abr./jun. 2009.

GAMON, J. A.; PEÑUELAS, J.; FIELD, C. B. A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. **Remote Sensing of Environment**, New York, v. 41, n. 1, p. 35-44, July 1992.

GEIGER, E. L. et al. Distinct roles of savanna and forest tree species in regeneration under fire suppression in a Brazilian savanna. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v. 22, n. 2, p. 312-321, Apr. 2011.

GITELSON, A. A.; MERZLYAK, M. N. Spectral reflectance changes associate with autumn senescence of *Aesculus hippocastanum* L. and *Acer platanoides* L. leaves: spectral features and relation to chlorophyll estimation. **Journal of Plant Physiology**, Jena, v. 143, n. 3, p. 286-292, Mar. 1994.

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, Jan. 2010.

GOULART, M. F. et al. Which extent is plasticity to light involved in the ecotypic differentiation of a tree species from savanna and forest? **Biotropica**, Washington, v. 43, n. 6, p. 695-703, Nov. 2011.

GRATANI, L.; COVONI, F.; LARCHER, W. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. **Trees**, Berlin, v. 20, n. 5, p. 549-558, Sept. 2006.

HABERMANN, G. et al. Comparative gas exchange performance during the wet season of three Brazilian *Styrax* species under habitat conditions of cerrado vegetation types differing in soil water availability and crown density. **Flora**, Jena, v. 206, n. 4, p. 351-359, Apr. 2011.

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.

\_\_\_\_\_. 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, Sept. 2009.

HOFFMANN, W. A.; FRANCO, A. C. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 91, n. 3, p. 475-484, June 2003.

HOFFMANN, W. A.; ORTHEN, B.; FRANCO, A. C. Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. **Oecologia**, Berlin, v. 140, n. 2, p. 252-260, July 2004.

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, jun. 2008.

KLINK, C. A.; MACHADO, R. B. A conservação do Cerrado brasileiro. **Megadiversidade**, Belo Horizonte, v. 1, n. 1, p. 147-155, jul. 2005.

LICHTENTHALER, H. K.; BUSCHMANN, C. Chlorophylls and carotenoids: measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy. In: \_\_\_\_\_. **Current protocols in food analytical chemistry**. New York: Wiley, 2001. p. 1-8. Disponível em:  
<<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/0471142913.faf0403s01/abstract>>. Acesso em: 10 fev. 2013.

LICHTENTHALER, H. K. et al. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 45, n. 8, p. 577-588, Aug. 2007.

LIMA, M. A. O. et al. Crescimento e plasticidade fenotípica de três espécies arbóreas com uso potencial em sistemas agroflorestais. **Scientia Florestalis**, Piracicaba, v. 38, n. 87, p. 527-534, set. 2010.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras**: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Nova Odessa: Plantarum, 2009. 384 p.

MACIEL, M. N. M. et al. Efeito da radiação solar na dinâmica de uma floresta. **Revista Ciências Exatas e Naturais**, Guarapuava, v. 4, n. 1, p. 101-114, jan./jun. 2002.

MALAVOLTA, E. **Manual de nutrição mineral de plantas**. São Paulo: Agronômica Ceres, 2006. 638 p.

MELO JÚNIOR, J. C. F.; BONA, C.; CECCANTINI, G. Anatomia foliar de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae): interpretações ecológicas em diferentes condições edáficas do Cerrado. **Biotemas**, Florianópolis, v. 25, n. 4, p. 29-36, dez. 2012.

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, London, v. 403, n. 1, p. 853-858, Feb. 2000.

NOVOPLANSKY, A. Developmental plasticity in plants implications of non-cognitive behavior. **Evolutionary Ecology**, Dordrecht, v. 166, n. 3, p. 189-211, Sept. 2002.

OLIVEIRA, R. S. et al. Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. **Functional Ecology**, Oxford, v. 19, n. 4, p. 574-581, Aug. 2005.

PIMENTEL, C. et al. Tolerância protoplasmática foliar à seca, em dois genótipos de Caupi cultivados em campo. **Revista da Universidade Rural, Série Ciências da Vida**, Seropédica, v. 22, n. 1, p. 7-14, 2002.

PINHEIRO, E. S.; DURIGAN, G. Dinâmica espaço-temporal (1962-2006) das fitofisionomias em unidade de conservação em unidade de conservação de Cerrado no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 32, n. 3, p. 441-454, jul./set. 2009.

POORTER, L. Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests. **New phytologist**, Lancaster, v. 181, n. 4, p. 890-900, Mar. 2009.

PRADO, C. H. B. A. et al. Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Londrina, v. 16, n. 1, p. 7-16, Jan./Apr. 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, 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.

RIBEIRO, M. N. et al. Fogo e dinâmica da comunidade lenhosa em cerrado sentido restrito, Barra do Garças, Mato Grosso. **Acta Botanica Brasilica**, Feira de Santana, v. 26, n. 1, p. 203-217, jan./mar. 2012.

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.

\_\_\_\_\_. Growth, photosynthesis, and leaf water potential in young plants of *Coppaifera langsdorffii* Desf. (Caesalpiniaceae) under contrasting irradiances. **Brazilian Society of Plant Physiology**, Campos dos Goytacazes, v. 21, n. 3, p. 197-208, July/Sept. 2009.

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 Botânica Brasilica**, São Paulo, v. 24, n. 3, p. 640-647, jul./set. 2010.

\_\_\_\_\_. Depth of water uptake in woody plants relates to groundwater level and vegetation structure along a topographic gradient in a neotropical savanna. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 77, p. 259-266, Apr. 2012.

ROSSATTO, D. R.; HOFFMANN, W. A.; FRANCO, A. C. Características estomáticas de pares congêneros de cerrado e mata de galeria crescendo numa região transicional no Brasil Central. **Acta Botanica Brasilica**, Feira de Santana, v. 23, n. 2, p. 499-508, abr./jun. 2009a.

\_\_\_\_\_. Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest-savanna boundary. **Functional Ecology**, Oxford, v. 23, n. 4, p. 689-698, Aug. 2009b.

ROSSATTO, D. R.; KOLB, R. M. Structural and functional leaf trait of two *Gochnatia* species from distinct growth forms in a sclerophyll forest site in Southeastern Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, Feira de Santana, v. 26, n. 4, p. 849-856, out./dez. 2012.

SALAZAR, A. et al. Differential seedling establishment of woody plants along a tree density gradient in Neotropical savannas. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 100, n. 6, p. 1411-1421, Nov. 2012a.

\_\_\_\_\_. Seed limitation of woody plants in Neotropical savannas. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 213, n. 2, p. 273-287, Feb. 2012b.

SANO, S. M.; ALMEIDA, S. P.; RIBEIRO, J. F. **Cerrado: ecologia e flora**. 3. ed. Planaltina: Embrapa Cerrados, 2008. 1279 p.

SARIJEVA, G.; KNAPP, M.; LICHTENTHALER, H. K. Differences in photosynthetic activity chlorophyll and carotenoid levels, and chlorophyll fluorescence parameters in green sun and shade leaves of *Ginkgo* and *Fagus*. **Journal of Plant Physiology**, Jena, v. 164, n. 7, p. 950-955, July 2007.

SCHLICHTING, C. D. The evolution of phenotypic plasticity in plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 17, p. 667-693, Nov. 1986.

SCHLICHTING, C. D.; SMITH, H. Phenotypic plasticity: linking molecular mechanisms with evolutionary outcomes. **Evolutionary Ecology**, Dordrecht, v. 166, n. 3, p. 189-211, Sept. 2002.

SCHOLZ, F. G. et al. Plant- and stand-level variation in biophysical and physiological traits along tree density gradients in the Cerrado. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Londrina, v. 20, n. 3, p. 217-232, July/Sept. 2008.

VALLADARES, F. et al. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. **Ecology**, Ithaca, v. 81, n. 7, p. 1925-1936, July 2000.

ZAIDAN, L. B. P.; CARREIRA, R. C. Seed germination in Cerrado species. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Londrina, v. 20, n. 3, p. 167-181, July/Sept. 2008.