

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

Priscila Tolentino de Campos

**FENOLOGIA E VARIAÇÕES SAZONAIS NO STATUS HÍDRICO E NA  
TERMOTOLERÂNCIA EM ESPÉCIES LENHOSAS EM UM FRAGMENTO DE  
MATA SEMIDECÍDUA EM BELO HORIZONTE, MG.**

Orientador: Prof. Dr. José Pires de Lemos Filho

Fevereiro/2011  
Belo Horizonte - MG

*...Mas as coisas findas, muito mais que lindas, essas ficarão.*

*(Carlos Drummond de Andrade)*

*À minha família e ao meu futuro esposo, Daniel...*

## **Agradecimentos**

A Deus, razão da minha existência, por me dar a vida e por criar as plantas para que eu pudesse estudá-las.

À CAPES, pelo suporte financeiro.

Ao meu orientador, Prof. Dr. José Pires de Lemos Filho, pela orientação, confiança, pelas contribuições a este trabalho e à minha formação, pelos incentivos e desafios e pela disponibilidade.

Às minhas orientadoras de iniciação científica, Prof. Dra. Rosy Mary dos Santos Isaias, Prof. Dra. Maria Zabelê Dantas Moura, e Prof. Dra. Ana Sílvia Franco Pinheiro Moreira, pelas oportunidades, pelo acompanhamento e incentivo.

Aos colegas do Laboratório de Fisiologia Vegetal, pelo convívio, apoio com metodologias e análises estatísticas. Em especial à Érica pela imensa ajuda nas coletas e nos procedimentos laboratoriais, pela disponibilidade e amizade. À Socorro, pelo apoio técnico.

Aos colegas do Departamento de Botânica. Em especial, ao Tiago e ao Renê pela ajuda com as metodologias de quantificação de clorofila. À Luciana Kamino pela ajuda na identificação das espécies.

A todos que me acompanharam durante as coletas, principalmente durante as madrugadas, Alexandre, Mateus, Érica, Daniel, meu pai e meu irmão.

À equipe da Estação Ecológica, Prof. Celso Baeta, Marília e aos porteiros, que me receberam bem-humorados nas madrugadas de coletas.

À Ariane, à Emília e à Helena, por me incentivarem a começar o estágio na botânica, pelos bons momentos que passamos e pela amizade. À Priscila e à Michelle, pela amizade.

Aos membros da banca examinadora, pela disposição em ler o manuscrito e pelas críticas e sugestões que contribuirão para futuras publicações.

Ao Daniel pelo companheirismo, atenção, amizade, apoio incondicional.

À minha família, pelo apoio e incentivo durante mais essa etapa.

## Sumário

<b>Introdução Geral</b> .....	2
Referências bibliográficas.....	6

### **Capítulo 1: Relações hídricas, fenologia e variação sazonal no conteúdo de pigmentos foliares em sete espécies lenhosas em fragmento de mata semidecídua em Belo Horizonte, MG**

Resumo .....	10
Abstract .....	11
Introdução .....	12
Material e métodos.....	14
Resultados .....	20
Discussão .....	34
Conclusões .....	41
Referências bibliográficas.....	42

### **Capítulo 2: Variação sazonal e diária da termotolerância em sete espécies lenhosas amostradas “*in situ*” em fragmento de mata semidecídua em Belo Horizonte, MG.**

Resumo .....	51
Abstract .....	52
Introdução .....	53
Material e métodos.....	56
Resultados .....	62
Discussão .....	72
Conclusão.....	77
Referências bibliográficas.....	78

## **INTRODUÇÃO GERAL**

---

## INTRODUÇÃO GERAL

O aumento na temperatura média global nas últimas décadas tem sido objeto de preocupação de toda a população, principalmente no meio científico. Houghton *et al* (2001) apontou um aumento na temperatura global média de cerca de 0,6°C de 1990 para 2000 e apresentaram projeções para de um aumento de 1,4° a 5°C até 2100. Em uma revisão sobre o tema, Hansen *et al* (2006) alertaram que a temperatura da superfície do planeta aumentou cerca de 0,2°C por ano nos últimos trinta anos, de forma que atualmente o planeta como um todo está provavelmente tão aquecido, ou até mais, que qualquer outro período do Holoceno, fato que consideram preocupante devido aos efeitos sobre as diferentes formas de vida. Mais recentemente, Allen *et al* (2009) confirmaram a elevação da temperatura média global em cerca de 2°C desde o período pré-industrial até o presente, como consequência do aumento na concentração de CO<sub>2</sub> atmosférico causado por emissões cumulativas. Essas informações reforçam a necessidade de mobilização da comunidade científica para o entendimento das alterações biológicas que são de fato ocasionadas nas plantas como consequência do aquecimento.

Uma das principais funções dos vegetais afetadas pelo aumento de temperatura é a fotossíntese. Pode-se enumerar diversos trabalhos que avaliaram a termotolerância de espécies de clima temperado, desértico e mediterrâneo, principalmente em espécies cultivadas, porém são poucos os realizados com espécies de clima tropical (Cunningham & Read, 2006; Dowton, 1984; Godoy *et al*, 2010; Havaux, 1992; Knight & Ackerly, 2002; Kolb & Robberecht, 1996; Ladjal *et al*, 2000; Lu & Zhang, 1999; Neuner & Pramsöhler, 2006; Pearcy *et al*, 1977; Seeman *et al*, 1984; Valladares & Pearcy, 1997; Yordanov *et al* 1995). Muitos estudos experimentais têm sido realizados sob condições controladas com a finalidade de se entender a tolerância da fotossíntese a altas temperaturas em diversas

plantas (Gamon & Pearcy, 1990; Havaux, 1992; Ladjal *et al*, 2000; Schrader *et al*, 2004; Seemann *et al*, 1986; Sharkey, 2005). No entanto, poucos estudos têm sido realizados com as plantas em seu habitat natural, como fizeram Neuner & Pramsöhler (2006). Pesquisadores demonstraram que a termotolerância ao calor não é necessariamente maior para espécies com distribuição em climas quentes quando as medidas são realizadas experimentalmente com plantas cultivadas em um ambiente comum, mas passa a ser maior para espécies desérticas em comparação com espécies costeiras, quando as medidas são realizadas em campo, indicando a plasticidade da termotolerância (Knight & Ackerly, 2002). A atividade do fotossistema II avaliada *in vivo* também pode ser substancialmente mais resistente ao calor no campo que o estimado por experimentos laboratoriais (Havaux, 1992).

A interação entre os fatores causadores de estresses sugere que o comportamento das plantas monitoradas sob condições controladas em laboratório, pode ser bastante diferente das respostas da planta em campo, onde muitos fatores usualmente mudam e interagem simultaneamente. De fato, raramente há informações suficientes para permitir uma avaliação do efeito real da interação dos fatores fisiológicos e ambientais com as características fotossintéticas relacionadas à temperatura (Berry & Björkman, 1980). Dessa maneira, a avaliação das respostas fisiológicas de plantas estabelecidas em seu ambiente natural, em especial de espécies nativas, fornece um poderoso instrumento para a compreensão dos efeitos reais do estresse por temperatura nas plantas.

A inclusão de espécies nativas, cujas populações são abundantes na área de estudo, pode favorecer a execução de procedimentos de pesquisa, bem como a interpretação final dos resultados. A família vegetal Melastomataceae, com cerca de 166 gêneros e 4200 a 4500 espécies, a maioria concentradas no Novo Mundo (Renner, 1993), é de distribuição

preferencialmente tropical e subtropical (Watson & Dallwitz, 1991), abundante nas áreas de Cerrado e Mata Atlântica no Brasil (Kamino & Franceschinelli, 2002; Leitão-Filho, 1987; Oliveira-Filho & Fontes, 2000). A família Fabaceae, com mais de 12000 espécies distribuídas em cerca de 650 gêneros, possui distribuição cosmopolita (Watson & Dallwitz, 1991) e também é vastamente encontrada nessas áreas (Kamino & Franceschinelli, 2002; Leitão-Filho, 1987; Oliveira-Filho & Fontes, 2000).

Segundo Carvalho *et al* (2009) em um trabalho Monitoramento da Flora Nativa e dos Reflorestamentos de Minas Gerais, em 2007, cerca de 33,5% do território de Minas Gerais mantinham cobertura vegetal nativa. Desse percentual, quase 20% correspondem à vegetação de Cerrado *sensu lato* e mais de 10% à vegetação de Mata Atlântica. Estudos têm demonstrado a ocorrência de estresse hídrico em plantas desses ambientes, como consequência do período seco durante o inverno (Hoffman *et al*, 2005; Silva & Lemos Filho, 2001). A Estação Ecológica da UFMG, localizada na RMBH (Região Metropolitana de Belo Horizonte) é um fragmento de floresta tropical semidecídua. Fabaceae e Melastomataceae são famílias abundantes, bem representadas, nesse bioma. Kamino & Franceschinelli (2002) realizaram o levantamento florístico da Estação Ecológica da UFMG e dentre as famílias listadas, as Fabaceae representaram cerca de 83% e as Melastomataceae cerca de 19%, o que demonstra a abundância das espécies no local.

Com base na diversidade de fatores que podem afetar a termotolerância do fotossistema II, a necessidade de estudos realizados *in situ* para avaliação de estresses aos quais as plantas são submetidas em seu ambiente natural, e a marcante sazonalidade climática das regiões de clima tropical, o presente trabalho propõe uma abordagem correlativa para o estudo da termotolerância e tem como objetivos:

1. avaliar as relações hídricas, a fenologia e a variação sazonal no conteúdo de pigmentos foliares em espécies lenhosas simpátricas, amostradas em fragmento de mata semidecídua, a fim de compreender o comportamento das plantas no contexto do período de estudo;
2. caracterizar a termotolerância nessas espécies, bem como a sua variação sazonal e diária, correlacionando-a aos fatores físicos do ambiente e às condições fisiológicas associadas ao seu *status* hídrico.

-

## **REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

- ALLEN, M.R.; FRAME, D.J.; HUNTINGFORD, C.; JONES, C.D.; LOWE, J.A.; MEINSHAUSEN, M. & MEINSHAUSEN, N. 2009. Warming caused by cumulative carbon emissions towards the trillionth tone. *Nature* 458: 1163-1166.
- BERRY, J. & BJÖRKMAN, O. 1980. Photosynthetic Response and Adaptation to Temperature in Higher Plants. *Annual Reviews of Plant Physiology* 31:491-543.
- CARVALHO, L. M. T.; JUNIOR, F. W. A.; SCOLFORO, J. R. R. & CAVALCANTI, H. C. 2009. Monitoramento da Flora Nativa e dos Reflorestamentos de Minas Gerais entre 2005 e 2007. *Anais do XIV Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto*, Natal, Brasil, 25-30 abril 2009, INPE, p. 2653-2660.
- CUNNINGHAM, S.C. & READ, J. 2006. Foliar Temperature Tolerance of Temperate and Tropical Evergreen Rain Forest Trees of Australia. *Tree Physiology* 26:1435-1443.
- DOWTON, W.J.S.; BERRY, J.A & SEEMAN, J.R. 1984. Tolerance of Photosynthesis to High Temperature in Desert Plants. *Plant Physiology* 74:786-790.

- DUCRUET, JM.; PEEVA, V. & HAVAUX, M. 2007. Chlorophyll Thermofluorescence and Thermoluminescence as Complementary Tools for the Study of Temperature Stress in Plants. *Photosynthesis Research* 93:159-171
- GAMON, J. A. & PEARCY, R.W. 1990. Photoinhibition in *Vitis californica*: Interactive Effects of Sunlight, Temperature and Water Status. *Plant, Cell and Environmental* 13: 267-275.
- GODOY, O.; LEMOS-FILHO, J. P.; VALLADARES, F. 2010. Invasive Species can Handle Higher Leaf Temperature Under Water Stress than Mediterranean Natives. *Environmental and Experimental Botany (in press: doi:10.1016/j.envexpbot.2010.12.001)*.
- HANSEN, J.; SATO, M.; RUEDY, R.; LO, K.; LEA, D.W. & MEDINA-ELIZADE, M. 2006. Global Temperature Change. *PNAS – Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103(39): 14288-14293.
- HAVAUX, M. 1992. Stress Tolerance of Photosystem II *in vivo*. Antagonistic Effects of Water, Heat, and Photoinhibition Stresses. *Plant Physiology* 100: 424-432.
- HOFFMANN, W. A.; SILVA-JR, E. R.; MACHADO, G. C.; BUCCI, S. J.; SCHOLZ, F. G.; GOLDSTEIN, G. & MEINZER, F. C. 2005. Seasonal Leaf Dynamics Across a Tree Density Gradient in a Brazilian Savanna. *Oecologia* 145: 307-316.
- HOUGHTON, J. T.; DING, Y.; GRIGGS, D. J.; NOGUER, M.; VAN DER LINDEN, P. J.; DAI, X.; MASKELL, K. & JOHNSON, C. A. 2001. *Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Cambridge University Press.
- KAMINO, L. H. Y. & FRANCESCHINELLI, E. V. 2002. *Estação ecológica da Universidade Federal de Minas Gerais: Flora vascular e estudo comparativo de sua*

- estrutura arbórea com as de outros fragmentos florestais da Apa-Sul, MG. 83f. Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Minas Gerais.
- KNIGHT, C. A. & ACKERLY, D. D. 2002. An Ecological and Evolutionary Analysis of Photosynthetic Thermotolerance Using the Temperature-Dependent Increase in Fluorescence. *Oecologia* 130: 505-514.
- KOLB, P. F. & ROBBERECHT, R. 1996. High Temperature and Drought Stress Effects on Survival of *Pinus Ponderosa* Seedlings. *Tree Physiology* 16:665-672.
- LADJAL, M.; EPRON, D. & DUCREY, M. 2000. Effects of Drought Preconditioning on Thermotolerance of Photosystem II and Susceptibility of Photosynthesis to Heat Stress in Cedar Seedlings. *Tree Physiology* 20: 1235–1241.
- LEITÃO-FILHO, H. F. 1987. Considerações sobre a florística de florestas tropicais e subtropicais do Brasil. *IPEF* 35: 41 – 46.
- LU, C. & ZHANG, J. 1999. Effects of Water Stress on Photosystem II Photochemistry and its Thermostability in Wheat Plants. *Journal of Experimental Botany* 50 (336): 1199-1206.
- NEUNER, G. & PRAMSOHLER, M. 2006. Freezing And High Temperature Thresholds of Photosystem 2 Compared to Ice Nucleation, Frost and Heat Damage in Evergreen Subalpine Plants. *Physiologia Plantarum* 126: 196-204.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T. & FONTES, M. A. L. 2000. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. *Biotropica* 32(4b): 793-810.
- PEARCY, R.W.; BERRY, J. A. & FORK, D. C. 1977. Effects of Growth Temperature on the Thermal Stability of the Photosynthetic Apparatus of *Atriplex lentiformis* (Torr.) Wats. *Plant Physiology* 59: 873-878.

- RENNER, S. S. 1993. Phylogeny and classification of the Melastomataceae and Memecylaceae. *Nordic Journal of Botany* 13: 519-540.
- SCHRADER, S.M.; WISE, R.R.; WACHOLTZ, W.R.; ORT, D.R. & SHARKEY, T.D. 2004. Thylakoid Membrane Responses to Moderately High Leaf Temperature in Pima Cotton. *Plant, Cell and Environment* 27: 725–735.
- SEEMANN, J. R.; DOWNTON, W. J. S. & BERRY, J. A. 1986. Temperature and Leaf Osmotic Potential as Factors in the Acclimation of Photosynthesis to High Temperature in Desert Plants. *Plant Physiology* 80: 926-930.
- SHARKEY, T.D. 2005. Effects of Moderate Heat Stress on Photosynthesis: Importance of Thylakoid Reactions, Rubisco Deactivation, Reactive Oxygen Species, and Thermotolerance Provided by Isoprene. *Plant, Cell and Environment* 28: 269–277.
- SILVA, B. G. & LEMOS FILHO, J. P. 2001. Relações Hídricas em Espécies Lenhosas no Campus Pampulha/UGMG, Belo Horizonte, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 24 (4): 519-525.
- VALLADARES, F. & PEARCY, R. W. 1997. Interactions Between Water Stress, Sun-Shade Acclimation, Heat Tolerance and Photoinhibition in the Sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell and Environmental* 20:25-36.
- WATSON, L. & DALLWITZ, M. J. 1991. The families of angiosperms: automated descriptions, with interactive identification and information retrieval. *Australian Systematic Botany* 4: 681-695.
- YORDANOV, I.; GOLTSEV, V.; TSONEV, T. & KRULEVA, L. 1995. Thermal Acclimation of the Photosynthetic Apparatus Depending on Temperature and Duration of Treatment. *Bulgarian Journal of Plant Physiology* 21(1): 12-28.

**CAPÍTULO 1 - RELAÇÕES HÍDRICAS, FENOLOGIA E  
VARIAÇÃO SAZONAL NO CONTEÚDO DE PIGMENTOS  
FOLIARES EM SETE ESPÉCIES LENHOSAS EM  
FRAGMENTO DE MATA SEMIDECÍDUA EM BELO  
HORIZONTE, MG**

---

## RESUMO

As características fisiológicas de espécies que se estabelecem em ambientes naturais de clima tropical são influenciadas pela sazonalidade climática, comum nessas regiões, principalmente devido à ocorrência de períodos secos e chuvosos bem definidos. Com o objetivo de avaliar a performance fisiológica de espécies nativas nessas condições, foi realizado o acompanhamento sazonal das relações hídricas e registro mensal da fenologia e do conteúdo de clorofila total foliar em sete espécies lenhosas (quatro Melastomataceae e três Leguminosae) encontradas em fragmento de mata semidecídua, na Estação Ecológica da UFMG, em Belo Horizonte, Minas Gerais. Foi focado o comportamento dentro de cada família em relação a cada parâmetro avaliado, bem como as interações entre tais parâmetros e variáveis do ambiente físico. A predição de que a semelhança na variação sazonal do status hídrico seria maior dentro de cada família foi sustentada principalmente pelas Leguminosae, que apresentaram um padrão, com maior déficit hídrico na estação seca. Já entre as Melastomataceae a variação do *status* hídrico foi diferente em cada espécie. Igualmente, foi observada maior semelhança na fenologia das leguminosas. Essas espécies apresentaram um padrão fenológico sazonal quanto ao período de brotação, que se concentrou no fim da estação seca e início da chuvosa, e queda de folhas, intensa durante a estação seca. A variação no conteúdo de clorofila total nas folhas seguiu o padrão de sucessão das fenofases e, em geral, foi menor nas épocas de brotação foliar. Esses resultados trazem evidências de que as condições climáticas têm maior influência sobre o *status* hídrico que o parentesco filogenético, mas que ambos são determinantes sobre a fenologia das espécies.

**Palavras-chave:** *Status* hídrico; fenologia; pigmentos foliares; clorofila; sazonalidade climática.

**CHAPTER 1 – WATER RELATIONS, PHENOLOGY AND SEASONAL VARIATION ON LEAF PIGMENT CONTENT IN WOODY SPECIES AT SEMIDECIDUOUS FOREST FRAGMENT IN BELO HORIZONTE, MG**

**ABSTRACT**

Physiological characteristics of species established on tropical natural environment are influenced by climate seasonality that is common in the region, mainly due to dry and rainy periods well defined. With the aim of evaluate the physiological performance of native species on these situations, a seasonal monitoring of water relations was taken, as phenology and leaf total chlorophyll content monthly recorded in seven woody species (four Melastomataceae and three Leguminosae). The plants were found in a semideciduous forest fragment, at Estação Ecológica – UFMG, in Belo Horizonte, Minas Gerais. The focus on the behavior within each botanical family was done according each evaluated parameter, as well interactions between these parameter and physical environment characteristics. The prediction that a similarity on the water status seasonal variation would be found within each family was supported mainly by Leguminosae, which presented a pattern, with hard water deficit on dry season.. Among the Melastomataceae, the water status variation was different for each species. Also was observed greater similarity on Leguminosae phenology. These species presented a seasonal phonological pattern as the leaf flushing, which increased on the end of dry season and onset of the rainy, and leaf abscission, intense during dry season. Variation on leaf total chlorophyll content follow the pattern of the phenophases sequence, and, in general, it was lower during leaf flushing periods. The results provide evidence that the climate characteristics have greater influence on the water status than the phylogenetic relationship, but that both are crucial on the species phenology.

**Key-words:** Water *status*; phenology; leaf pigment; clorophyll; climate seasonality.

## INTRODUÇÃO

As plantas que se estabelecem em um ambiente natural estão sujeitas a condições ambientais adversas e podem apresentar respostas distintas diante de situações de estresse. A interação entre os fatores causadores de estresse sugere que o comportamento das plantas nesse tipo de ambiente pode ser bastante diferente daquele observado em condições controladas de casa de vegetação (Berry & Björkman, 1980; Gamon & Pearcy, 1990; Havaux, 1992; Neuner & Pramsoler, 2006; Valladares & Pearcy, 1997). Chaves *et al.* (2002) demonstraram que o estresse por déficit hídrico, normalmente relacionado a outros tipos de estresse, afeta a fotossíntese, o crescimento e a sobrevivência das plantas.

O estudo do *status* hídrico em espécies vegetais de clima tropical tem recebido a atenção de muitos pesquisadores (p. ex: Franco, 2000; Lemos Filho & Mendonça Filho, 2000; Silva & Lemos Filho, 2001; Sobrado, 1998). Muitos autores consideram o estresse por déficit hídrico como um dos fatores que mais interferem na produtividade vegetal, promovendo alterações sinérgicas ou antagônicas a outros tipos de estresse (Chaves *et al.* 2002, Havaux 1992 e Ladjal *et al.* 2000, Lu & Zhang, 1999). Sabe-se que a condição hídrica de uma planta depende de várias características do ambiente ou inerentes à espécie, que interferem desde a disponibilidade até ao uso da água pelos indivíduos. Alguns dessas características relacionam às condições edáficas, à disponibilidade de água do subsolo, à demanda evaporativa do ar, às variações sazonais na precipitação, à condutividade hidráulica e ao comportamento fenológico das espécies, como analisado por Borchert (1994a, 1994b, 1999), Borchert & Pockman (2005), Franco (2000), Lemos-Filho & Mendonça Filho (2000), Silva & Lemos-Filho (2001). Entre as características próprias de cada espécie que interferem no *status* hídrico, Borchert (1994b) ressalta a estrutura e o

tempo de vida das folhas, a densidade da madeira e sua capacidade de armazenamento de água, a profundidade e densidade do sistema radicular.

A fenologia, definida por Rathcke & Lacey (1985) como o estudo da regulação do ritmo sazonal dos eventos da história de vida dos organismos, pode ser uma boa ferramenta para avaliar o efeito de distúrbios, de mudanças climáticas sobre a vegetação e para caracterização das populações e comunidades vegetais (Bencke & Morellato, 2002; Goulart *et al.*, 2005; Law *et al.* 2000; Lieth, 1974; Parmesan, 2006). Nas regiões tropicais, o padrão de fenologia é determinado principalmente pela precipitação (Opler *et al.* 1976), mas depende também de estratégias mofo-fisiológicas de manutenção do *status* hídrico, como a capacidade de armazenamento de água no caule (Borchert, 1994b; Borchert & Pockman, 2005). Os eventos fenológicos de espécies vegetais podem ser estudados como instrumento importante para interpretação da variação temporal de parâmetros fisiológicos.

A época e a duração de cada fenofase, brotação, expansão, maturidade, senescência e queda de folhas são muito importantes para o desempenho das plantas (Fenner, 1998) e é afetada por fatores bióticos e abióticos. A estratégia fenológica vegetativa, ou seja, se são sempre verdes, semidecíduas ou decíduas, e a longevidade das folhas são tidas como uma estratégia para otimizar a exploração das condições ambientais mais favoráveis, beneficiando a planta na utilização dos recursos. Já se sabe que há forte interdependência entre o tempo de vida da folha, a taxa de fotossíntese líquida e a disponibilidade de recursos no hábitat (Reich *et al.*, 1992). Levando em conta que a taxa de fotossíntese é proporcional ao conteúdo de clorofila (Fleischer, 1935), a avaliação do teor de pigmentos ao longo do ano pode indicar de maneira indireta a influência da sucessão das fenofases na produtividade da população vegetal. Segundo Carvalho *et al.* (2007), a concentração de

pigmentos foliares é afetada pela sazonalidade do clima e pode estar relacionada à progressão da fase de senescência foliar ou à presença de folhas novas, durante a rebrota.

Considerando que nos ambientes sujeitos à sazonalidade climática ocorrem grandes variações, entre as estações, na disponibilidade de água no solo e na demanda evaporativa do ar, o presente estudo teve como objetivo avaliar as variações estacionais no potencial hídrico e sua relação com o comportamento fenológico de sete espécies lenhosas, quatro Melastomataceae e três Leguminosae, que ocorrem em simpatria em uma floresta estacional semidecídua. Nesse caso é assumido que a maior proximidade filogenética determina maior similaridade nas variações sazonais do status hídrico. Alternativamente, independentemente da afinidade filogenética, espécies com mesmo comportamento fenológico apresentam similar variação sazonal no potencial hídrico.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

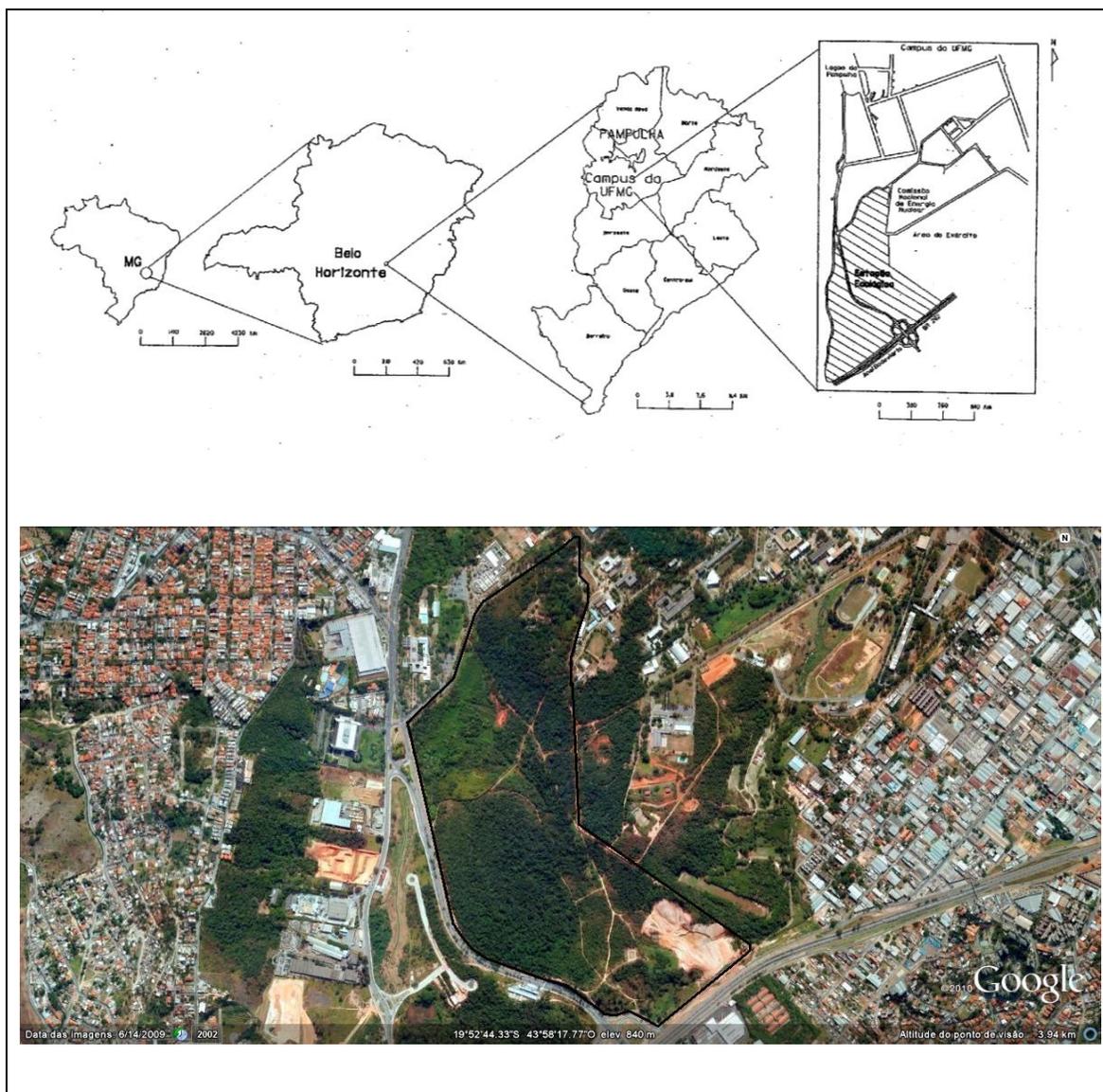
### *Área de estudo e espécies estudadas*

O estudo foi desenvolvido com quatro espécies de Melastomataceae, *Miconia albicans*, *Miconia lepidota*, *Miconia ibaguensis* e *Tibouchina granulosa*; e três espécies de Leguminosae, *Bauhinia longifolia*, *Machaerium villosum* e *Senna silvestris* (Tab.1), encontradas em área de floresta tropical semidecídua na Estação Ecológica da Universidade Federal de Minas Gerais (E.E.-UFMG), Região Metropolitana de Belo Horizonte – MG. A E.E.-UFMG (Fig.1), localizada a 19°52'S/43°58'W, possui uma área de 102 hectares e variação altimétrica de 810 a 870 m.s.n.m. O clima local é classificado como Aw de Köppen, com verões quentes e úmidos e invernos frios e secos. O solo mais comum encontrado na área é da classe dos Cambissolos, além do Latossolo Vermelho e Gleissolo (Baeta Neves & Oliveira, 2002; Kamino & Franceschinelli, 2002).

**Tabela 1.** Espécies estudadas com suas famílias, subfamílias e tribos correspondentes, hábito e registro no herbário. Classificados com hábito arbóreo indivíduos com mais de 2 metros de altura e arbustivos entre 1 e 2 metros de altura.

Espécies	Família / Subfamília / Tribo	Hábito	Registro no herbário
<i>Miconia albicans</i> Steud.	Melastomataceae / Melastomatoideae / <i>Miconieae</i>	Arbustivo	BHCB18052
<i>Miconia ibaguensis</i> Triana	Melastomataceae / Melastomatoideae / <i>Miconieae</i>	Arbustivo	BHCB23198
<i>Miconia lepidota</i>	Melastomataceae / Melastomatoideae / <i>Miconieae</i>	Arbóreo	--
<i>Tibouchina granulosa</i> Cogn.	Melastomataceae / Melastomatoideae / <i>Tibouchineae</i>	Arbóreo	BHCB46332
<i>Bauhinia longifolia</i> D. Dietr.	Leguminosae / Cesalpinioideae / <i>Bauhinieae</i>	Arbóreo	BHCB64670
<i>Machaerium villosum</i> Vogel	Leguminosae / Papilionoideae / <i>Dalbergiae</i>	Arbóreo	BHCB23114
<i>Senna silvestris</i> (Vell.) H.S. Irwin & R.C.Barneby	Leguminosae / Cesalpinioideae / <i>Cassiinae</i>	Arbóreo	BHCB23069

Foram selecionados e devidamente marcados 10 indivíduos de cada espécie (exceto *Machaerium villosum*, n=6), que estivessem expostos a pleno sol ou apenas parcialmente sombreados em algum horário do dia para serem acompanhados durante o período de estudo.



**Figura 1.** Localização da Estação Ecológica da Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, MG (Fonte: Baeta Neves, 2002) e imagem aérea (Fonte: Google Earth®), com altitude do ponto de visão = 3,94Km. — - Limite da E.E.-UFMG.

### *Informações climáticas*

Os dados meteorológicos foram obtidos de uma estação de superfície automática localizada dentro da área de pesquisa no decorrer do ano experimental. A Estação Pampulha – A521 está localizada a uma altitude de 869 metros, e disponibiliza os dados coletados no website do INMET (Instituto Nacional de Meteorologia):

<http://www.inmet.gov.br>.

O Déficit de Pressão de Vapor (DPV) foi calculado de acordo com Jones (1992) *apud* Naves-Barbiero (2000):

$$DPV = 0,611375e^t * [1 - (UR/100)]$$

em que UR é umidade relativa do ar e  $t$  é calculado pela equação:

$$t = [17,502 * (T_{ar})] / (240,97 + T_{ar})$$

em que  $T_{ar}$  é a temperatura média do ar.

### *Fenologia*

Para avaliação da fenologia vegetativa, foram realizadas observações mensais dos indivíduos de cada espécie (n=10, com exceção de *Machaerium villosum* – n = 6). A presença de brotação, folhas maduras, senescência (distintas pela coloração) e abscisão foliar foram registradas com a ajuda de um binóculo. Foi calculado o índice de intensidade das fenofases (porcentagem de Fournier), utilizando-se uma escala de cinco categorias (0-4), com um intervalo de 25%, segundo Bencke & Morellato (2002). A fenologia reprodutiva foi acompanhada apenas qualitativamente, através da observação mensal de presença e ausência de flores (botão ou antese) e frutos (novos ou maduros). As observações fenológicas foram realizadas nos meses de outubro de 2009 a novembro de 2010.

As sete espécies vegetais estudadas foram classificadas, a partir das observações realizadas em campo, quanto às categorias sempre-verdes (espécies que retêm de 75 a 100% das folhas ao longo do ano); semidecíduas (espécies em que há queda de cerca de 50% das folhas durante a estação seca; decíduas (espécies em que há perda de todas as folhas durante a estação seca), segundo Duff *et al* (1997).

### *Avaliação do teor de pigmentos*

#### *Padronização do uso do clorofilômetro SPAD 5*

Ramos com folhas saudáveis e totalmente expandidas foram coletados de 10 indivíduos de cada espécie (com exceção de *Machaerium villosum*, n= 6) na área de estudo, e levados rapidamente ao laboratório, mantidos em bolsa térmica e no escuro até o momento da retirada dos fragmentos. Foram utilizadas três repetições de cada indivíduo, com três amostras de limbo foliar ou foliolar em cada (1 cm de diâmetro, com peso conhecido). A medida do teor de clorofila total com o clorofilômetro (SPAD 502 – Konica Minolta) foi realizada em cada uma das amostras, e anotada a média de cada repetição. As leituras efetuadas pelo medidor portátil de clorofila correspondem ao cálculo feito pelo equipamento baseado na transmissão de luz pela folha, em comprimentos de onda de diferentes absorvâncias.

A quantificação de pigmentos foliares (clorofila *a*, *b* e carotenóides) foi realizada utilizando-se as mesmas amostras em que se fez a leitura com clorofilômetro. A extração dos pigmentos foi realizada em acetona 80%, mantida totalmente no escuro e em geladeira por sete dias, com posterior maceração do material e centrifugação (a 2400rpm por 5 minutos). Após leitura em espectrofotômetro foram realizados os cálculos segundo as equações propostas por Lichtenthaler e Wellburn (1983):

$$Cl\ a = 12,21A_{663} - 2,81A_{646}$$

$$Cl\ b = 20,13 A_{646} - 5,03 A_{663}$$

$$\text{Carotenóides (x+c)} = (1000A_{470} - 3,27Cl\ a - 104 Cl\ b) / 229$$

O experimento de padronização foi realizado em outubro e novembro de 2010. As correlações para os métodos foram realizadas utilizando-se o software GraphPad Prism 5.0®.

### *Acompanhamento do teor de clorofila total*

O teor de clorofila total (clorofila a + clorofila b) no limbo foliar ou foliolar foi acompanhado mensalmente em cada espécie através do uso do clorofilômetro, segundo metodologia supracitada.

### *Avaliação do Potencial Hídrico ( $\psi_w$ ) e Conteúdo Hídrico Relativo (CHR)*

Para avaliar o conteúdo hídrico relativo (CHR) e o potencial hídrico ( $\psi_w$ ), ramos com folhas sadias e totalmente expandidas foram coletados de seis indivíduos de cada espécie na área de estudo, ao pré-amanhecer e ao meio-dia, e levados rapidamente ao laboratório, acondicionados em bolsa térmica.

O potencial hídrico foi determinado com uma câmara de pressão (modelo PMS-600) em três ramos de cada indivíduo. Para avaliação do CHR, foram utilizados 10 fragmentos retirados de três a cinco folhas de cada indivíduo. As medidas do CHR foram realizadas através da metodologia usual de pesagem dos fragmentos foliares, calculada como:

$$\text{CHR} = [(MF - MS) / (MT - MS)] \times 100;$$

sendo MF a massa fresca dos discos foliares, MT a massa túrgida, determinada após imersão dos discos por 24 horas em água desionizada, e MS a massa seca, determinada após secagem em estufa a 60°C por 24h.

### *Análise estatística*

Os dados foram avaliados quanto a sua normalidade e homogeneidade de variâncias. Para normalização, dados de potencial hídrico foram transformados em  $\log(x+1)$ . Para as variáveis CHR e  $\psi_w$  os dados, com distribuição normal, foram analisados utilizando-se análise de variância fatorial de medidas repetidas, considerando como fontes

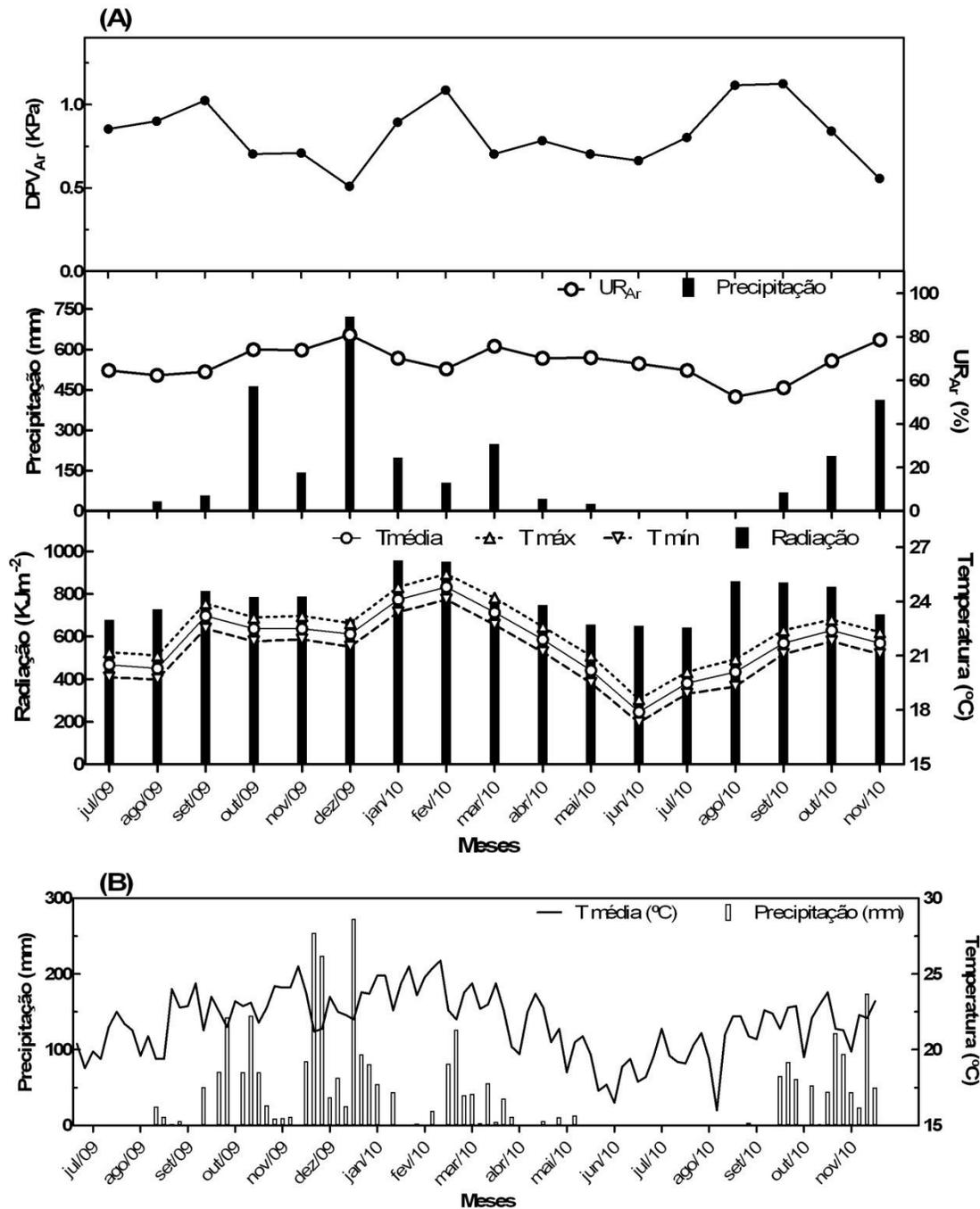
de variação a época do ano e o horário do dia (pré-amanhecer ou meio-dia). O teste de Tukey foi utilizado posteriormente para comparar médias, com intervalo de confiança de 95%. As análises foram realizadas pelo software SigmaPlot®.

Para a comparação de medidas mensais de clorofila total os dados, não paramétricos, foram comparados pelo teste Kruskal-Wallis seguido do teste de Dunn. Tais análises estatísticas foram realizadas utilizando-se o software GraphPad Prism 5.0®.

## **RESULTADOS**

### *Informações climáticas*

O ano de estudo foi de setembro de 2009 a novembro de 2010 e se caracterizou por temperaturas médias amenas, variando de 17,9°C em julho/2010 a 24,8°C em fevereiro/2010 e radiação variando de 642,8 KJm<sup>2</sup> em julho/2010 a 957,5 KJm<sup>2</sup> em janeiro/2010. Durante esse período a estação seca ocorreu de junho a meados de setembro/2010, com ausência de chuvas em julho e agosto e menor umidade relativa do ar, de 52,5%, em agosto; na estação chuvosa, o máximo de precipitação foi registrado em dezembro/2009 (721,8mm) e maior umidade relativa do ar no mesmo mês (80,9%). A média mensal do déficit de pressão de vapor ( $DPV_{Ar}$ ) variou de 0,51KPa em dezembro de 2009 a 1,12KPa em setembro de 2010. Na figura 2 (A) estão representados os valores médios mensais de temperatura, radiação e umidade relativa do ar, a soma mensal da precipitação, e o déficit de pressão de vapor do Ar ( $DPV_{Ar}$ ) médio de cada mês, caracterizando as estações em que transcorreu o estudo. A figura 2 (B) apresenta a precipitação acumulada e a temperatura média a cada cinco dias, durante o ano de estudo.

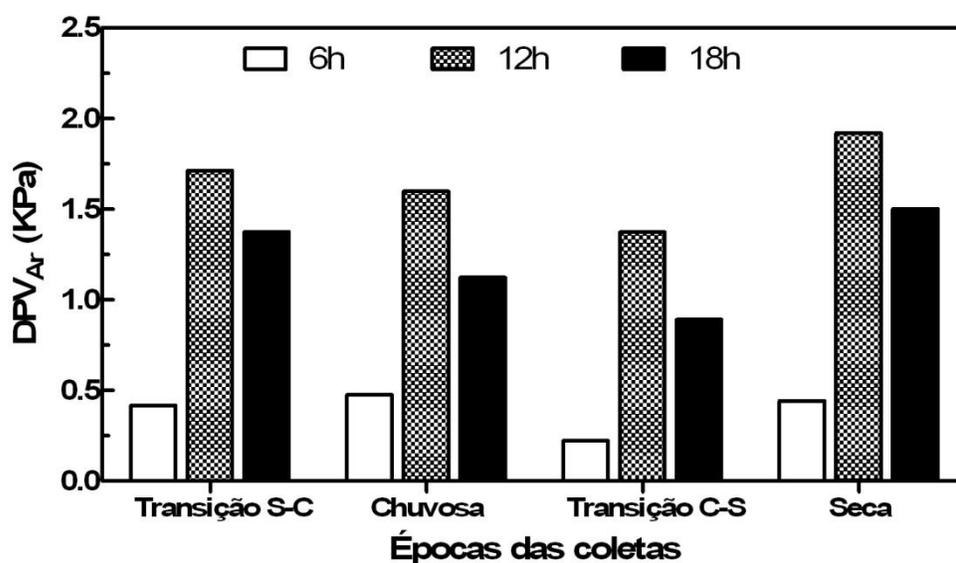


**Figura 2.** Informações meteorológicas da região de estudo, obtidas em estação de superfície automática. (A): Média mensal do déficit de pressão de vapor do ar ( $DPV_{Ar}$ ), precipitação acumulada e médias mensais de umidade relativa do ar, radiação e temperaturas. (B): precipitação acumulada e temperatura média para cada cinco dias. Dados coletados no período de 01 de julho de 2009 a 31 de novembro de 2010, disponíveis no site do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET).

As coletas para realização da avaliação do *status* hídrico foram realizadas em quatro semanas ao longo do período de estudo: transição da estação seca para a chuvosa (“transição S-C”: 26/09-03/10/2009); plena estação chuvosa (17-23/01/2010); transição entre a estação chuvosa para a seca (“transição C-S”: 09-15/05/2010); estação seca (01-07/08/2010). Durante a semana de coleta da estação de transição S-C, a temperatura média foi de cerca de 23°C, radiação média de 901KJm<sup>2</sup>, umidade relativa média de 65% e precipitação de aproximadamente 35mm (Tab. 2). Na semana da coleta em janeiro (plena estação chuvosa), foram registradas temperaturas médias e radiação mais elevadas, de 24°C e 971KJm<sup>2</sup>, e umidade relativa média de 69%. Nesse mês ocorreu um veranico, mas na semana da coleta foram registrados 19,8 mm de chuva. A semana da coleta da estação de transição C-S se caracterizou por condições amenas e baixa pluviosidade, com temperatura média de 19°C, radiação de 612KJm<sup>2</sup>, umidade relativa média de aproximadamente 70% e precipitação de 12,2mm. Por fim, a semana da coleta da estação seca foi marcada por temperaturas amenas (20°C), radiação média de 803KJm<sup>2</sup>, baixa umidade relativa do ar (56%) e nenhuma precipitação (0mm). Na tabela 2 estão apresentados os valores médios de temperatura, umidade relativa, radiação e precipitação de cada semana de coleta. Conforme pode ser observado na figura 3, o valor médio semanal do  $DPV_{Ar}$  no amanhecer foi menor na coleta da estação de transição C-S (0,22 KPa) e maior na coleta da estação chuvosa (0,48 KPa). Já ao meio dia e ao entardecer, os menores valores de DPV também foram registrados na transição C-S, 1,6 KPa e 1,23KPa respectivamente, e os maiores em agosto em plena estação seca, 1,92KPa e 1,5KPa respectivamente.

**Tabela 2.** Informações meteorológicas das semanas de coletas para avaliação do potencial hídrico e conteúdo hídrico relativo. Temperatura, umidade e radiação médias da semana e chuva total da semana. Semanas de coletas: **transição S-C (transição entre a seca e a chuvosa):** 26/09-03/10/2009; **chuvosa:** 17-23/01/2010; **transição C-S (transição entre a chuvosa e a seca):** 09-15/05/2010; **seca:** 01-07/08/2010. Dados obtidos em estação de superfície automática. Dados disponíveis no site do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET).

	Temperatura (°C)			Umidade (%)			Radiação (kJm <sup>2</sup> )	Chuva (mm)
	Média	Máxima.	Mínima.	Média	Máxima	Mínima		
<b>Transição S-C</b>	23,2	23,9	22,5	64,7	67,7	61,7	901,1	34,8
<b>Chuvosa</b>	24,1	24,8	23,3	69,1	72,6	65,5	971,3	19,8
<b>Transição C-S</b>	19,0	19,8	18,3	69,9	73,5	66,2	612,3	12,2
<b>Seca</b>	20,2	21,0	19,4	55,7	58,4	52,8	802,6	0,0



**Figura 3.** Déficit de pressão de vapor do ar (DPV<sub>Ar</sub>) médio de cada semana de avaliação do potencial hídrico e do conteúdo hídrico relativo, em três momentos do dia. Semanas de coleta: **1:** 26/09-03/10/2009; **2:** 17-23/01/2010; **3:** 09-15/05/2010; **4:** 01-07/08/2010.

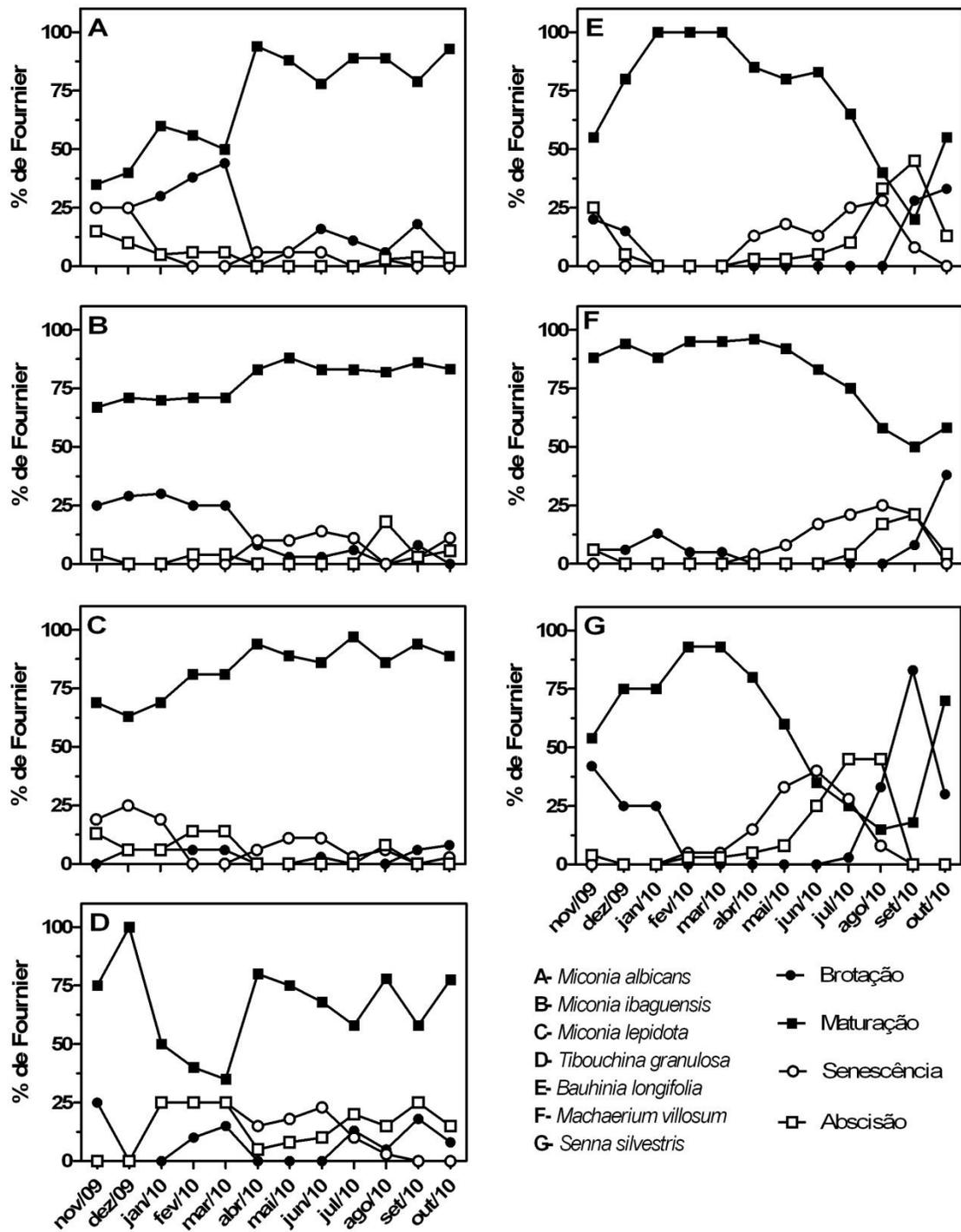
### Fenologia

Em relação à fenologia vegetativa, entre as melastomatóceas todas as espécies de *Miconia* foram classificadas como sempre-verdes, e *Tibouchina granulosa* como semidecídua. Entre as leguminosas, apenas *Senna silvestris* apresentou um padrão decíduo, sendo as demais classificadas como semidecíduas (Fig. 4 e 5).

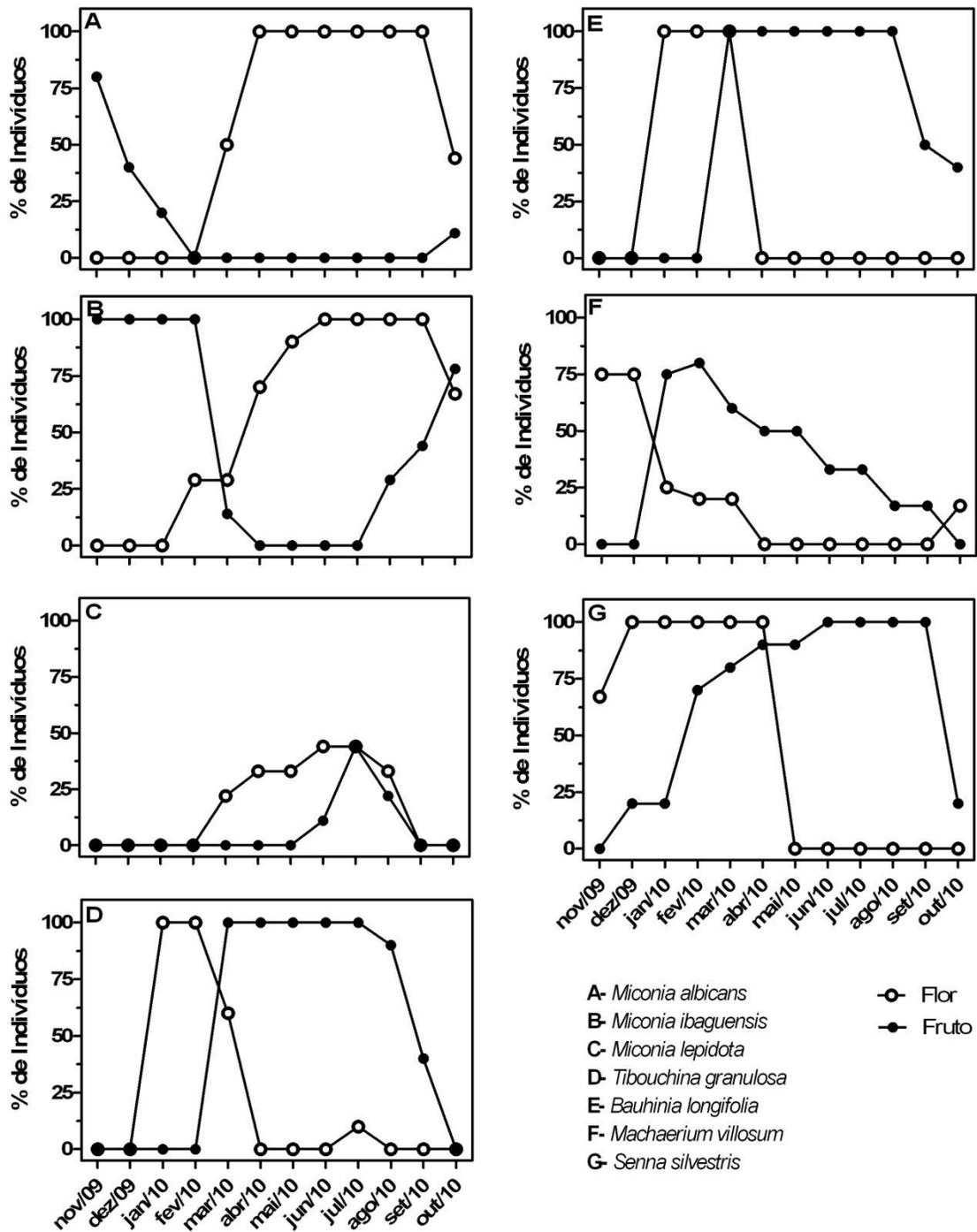
Em geral, as Melastomataceae apresentaram um período de renovação das folhas, com brotação na estação chuvosa. Na maior parte do ano, o predomínio na copa das árvores

ou arbustos foi o de folhas maduras. *Miconia ibaguensis* apresentou porcentagem de folhas maduras constante até abril, quando houve pequeno aumento na proporção, devido à redução da quantidade de brotações (cerca de 25% de outubro até março). No mesmo mês, nota-se o estabelecimento de pequena proporção de senescência. Nas demais espécies foram observados períodos intercalados de pequenas proporções de senescência e abscisão foliar. Todos os indivíduos de *T. granulosa* floresceram de janeiro a março e os de *Miconia albicans* e *M. ibaguensis* entre março e setembro. Nesse mesmo período também ocorreu a floração em *Miconia lepidota*, porém em apenas cerca de 50% dos indivíduos. A produção de frutos ocorreu durante o período chuvoso, entre novembro e março, para *M. albicans* e *M. ibaguensis*. *M. lepidota* apresentou um pico de frutificação entre junho e agosto e *T. granulosa* frutificou durante grande parte do período de estudo (março a setembro).

Nas leguminosas, a brotação foi observada entre setembro e dezembro, coincidindo com o início do período chuvoso, seguida de longo período em que as folhas maduras predominam. Nas três espécies, a senescência foliar ocorreu a partir de abril ou maio, seguida por um período de intensa queda foliar, abrupto em *Machaerium villosum* (cerca de dez a quinze dias em agosto e setembro). Em *Bauhinia longifolia* e *S. silvestris*, a abscisão foliar foi mais lenta, com início em junho e pico máximo em setembro em *B. longifolia* e com início em maio e máximo em julho e agosto em *S. silvestris*. Enquanto os indivíduos de *B. longifolia* apresentaram floração curta entre janeiro e março, em *M. villosum* e *S. silvestris* a floração foi estendida por toda a estação chuvosa. A frutificação, iniciada no período chuvoso em todas as espécies, se estendeu até a época mais seca, quando ocorreu a dispersão do tipo autocórica ou anemocórica.



**Figura 4.** Porcentagem de intensidade de Fournier para os eventos fenológicos de cada espécie. (n=10; exceto *Machaerium villosum*, n=6).



**Figura 5.** Fenologia reprodutiva das espécies de Melastomataceae e Leguminosae. Porcentagem de indivíduos que apresentaram a fenofase nos meses de estudo, com base na observação de presença ou ausência de flores (botão e antese) e frutos (verdes e maduros).

## Avaliação do teor de pigmentos

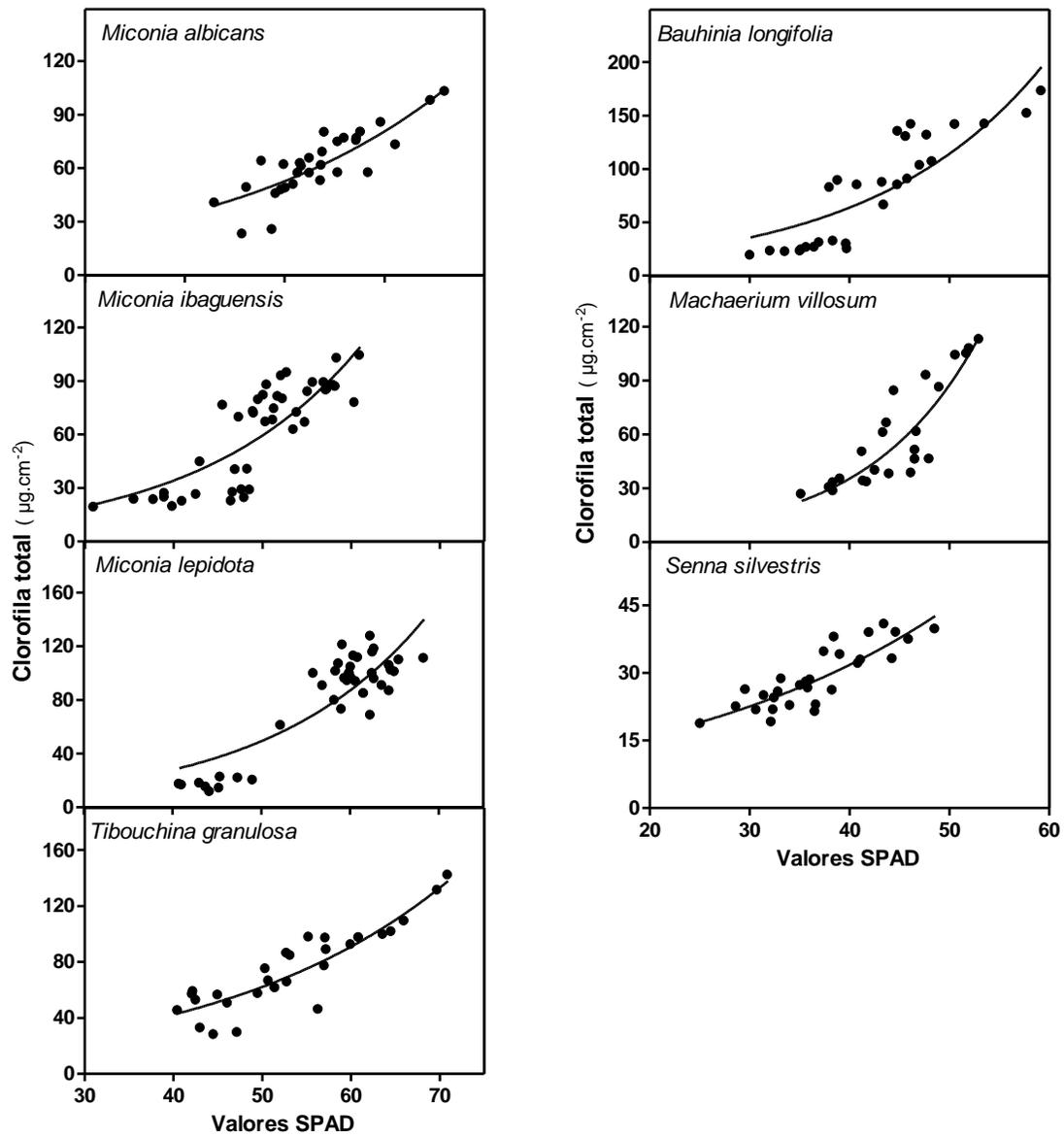
### Padronização do uso do clorofilômetro SPAD 502

A padronização do uso do clorofilômetro SPAD foi feita para cada espécie. Regressões não lineares foram utilizadas com sucesso para estimar o conteúdo de clorofila pelas medidas de SPAD (Fig. 6). A análise de correlação simples evidenciou que as leituras do medidor de clorofila correlacionaram-se positivamente com os teores de clorofila total extraíveis da folha (Tab. 3), assim como demonstrado anteriormente em outros estudos (Argenta *et al*, 2001; Jesus & Marenco, 2008; Mielke *et al*, 2010; Uddling *et al*, 2007).

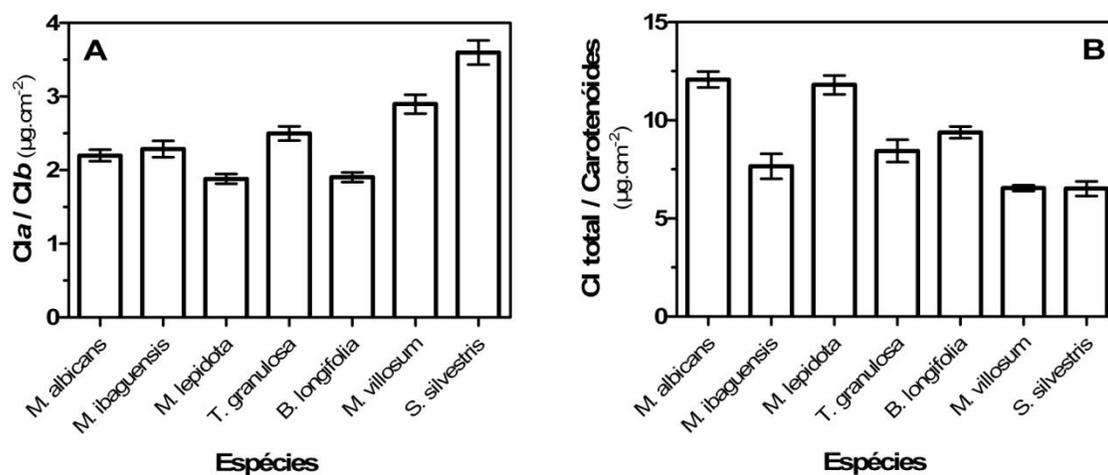
**Tabela 3.** Equações de calibração para conversão de leituras do SPAD-502 a conteúdo de clorofila total nas sete espécies estudadas. Correlações significativas entre teor de clorofila medido pelo método de extração e leitura do clorofilômetro (SPAD): coeficientes de determinação das equações ( $r^2$ ) e coeficientes de correlação ( $r$ ) de Pearson, exceto para *Machaerium villosum* e *Bauhinia longifolia*, correlação de Spearman. \*\*\* - p-valor < 0,0001.

Espécies	Clorofila total ( <i>cla+clb</i> ) [ $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ ]	$r^2$	$R$
<i>M. albicans</i>	$y = 6,267e^{0,04256x}$	0,7033	0,8444***
<i>M. ibaguensis</i>	$y = 3,741e^{0,05527x}$	0,6685	0,8305***
<i>M. lepidota</i>	$y = 2,843e^{0,05701x}$	0,7393	0,9107***
<i>T. granulosa</i>	$y = 9,247e^{0,03809x}$	0,8046	0,8876***
<i>B. longifolia</i>	$y = 6,178e^{0,05831x}$	0,7213	0,9382***
<i>M. villosum</i>	$y = 0,9457e^{0,09052x}$	0,7826	0,8934***
<i>S. silvestris</i>	$y = 8,073e^{0,03424x}$	0,7223	0,8494***

A metodologia de extração dos pigmentos para realização da padronização do clorofilômetro fornece também importantes informações sobre o conteúdo dos pigmentos foliares, como a razão entre clorofila *a* e clorofila *b*, e a razão entre clorofila total e carotenóides. Como pode ser observado na figura 7, as espécies que apresentaram maior razão *cla/clb*, foram as leguminosas *Machaerium villosum* e *Senna silvestris*, que também possuem os maiores teores de carotenóides (menor razão *cl total/carotenóides*).



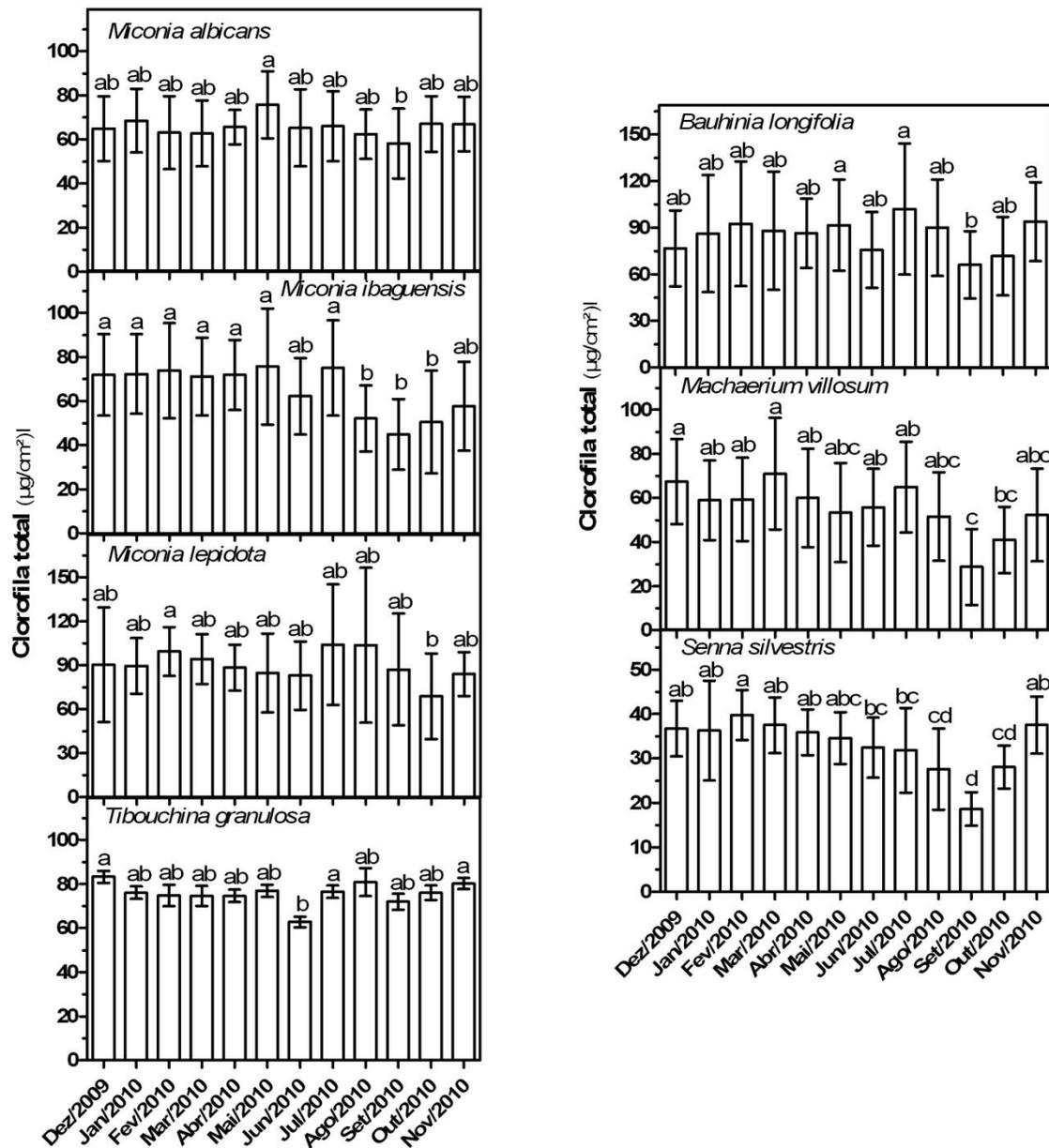
**Figura 6.** Correlações entre os valores SPAD e conteúdo de clorofila total (clorofila *a* + clorofila *b*) nas espécies estudadas.



**Figura 7. A.** Razão entre teor de clorofila *a* e teor de clorofila *b* nas folhas das sete espécies estudadas; **B.** Razão entre teor de clorofila total (clorofila *a* + clorofila *b*) e teor de carotenóides nas folhas das espécies. Dosagens realizadas em outubro e novembro de 2010.

#### *Variação sazonal nos teores de clorofila total*

A avaliação mensal de clorofila total de cada espécie está expressa na figura 8. Entre as Melastomataceae, *Miconia lepidota* apresentou maior conteúdo de clorofila, sendo registrados valores de até  $104,7\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$  (julho). Em geral, os teores de clorofila permaneceram constantes ao longo do ano, com a tendência de redução durante e no final da estação seca. Os conteúdos mais baixos de clorofila total nessas espécies foram registrados entre agosto e outubro, com exceção de *Tibouchina granulosa*, em que o conteúdo de clorofila total mais baixo foi registrado em junho. Entre as Leguminosae, *Bauhinia longifolia* apresentou maior conteúdo de clorofila, sendo registrados valores de até  $102\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$  (julho) e *Senna silvestris* o menor conteúdo, atingindo um valor muito baixo ( $18,7\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ ) em setembro.



**Figura 8.** Conteúdo mensal de clorofila total (clorofila *a* + clorofila *b*) no limbo foliar das espécies estudadas. Média e desvio padrão. Letras diferentes representam médias significativamente diferentes dentro de cada espécie, segundo teste de Dunn após Kruskal-Wallis. Medidas realizadas com o medidor de clorofila SPAD 502 ( $n=10$ ; exceto para *M. villosum*,  $n=6$ ).

### *Avaliação do Potencial Hídrico ( $\psi_w$ ) e CHR*

O *status hídrico* das espécies foi avaliado pelo conteúdo hídrico relativo (CHR) e pelo potencial hídrico ( $\Psi_w$ ). A técnica do CHR é considerada um bom instrumento para avaliação das respostas fisiológicas das plantas ao estresse hídrico, e representa a quantidade absoluta de água que a planta possui em relação ao máximo que poderia atingir a pleno turgor. A tabela 4 apresenta os valores médios do CHR nas quatro épocas de estudo. Não foram encontradas diferenças significativas entre os valores de CHR para amostras coletadas ao pré-amanhecer e ao meio dia. O menor valor encontrado foi 65,9%, na estação seca (agosto), em *Machaerium villosum*, espécie que apresentou menores valores de CHR em todas as épocas. O maior valor foi de 90,8%, na estação chuvosa (janeiro), em *T. granulosa*, espécie que apresentou maiores valores de CHR de em todas as épocas, com exceção da estação seca. *Miconia lepidota* apresentou maior valor de CHR na seca, 86,9%. Com exceção de *M. lepidota* e *Senna silvestris*, que apresentaram CHR semelhante entre as quatro épocas do ano avaliadas, todas as demais espécies apresentaram menores valores de CHR em plena estação seca (agosto) e em alguns casos na transição entre esta estação e a chuvosa. A média do CHR entre todas as melastomatáceas foi de 82% na estação de transição S-C, 86,8% na chuvosa, 88% na transição C-S e 81,6% na estação seca. Já a média do CHR entre todas as espécies de leguminosas foi de 77,8% na transição S-C, 79,4% na chuvosa, 82,5% na transição C-S e 76% na seca.

**Tabela 4.** Conteúdo hídrico relativo (CHR) em cada estação. Semanas de coletas: **transição S-C (transição entre a seca e a chuvosa):** 26/09-03/10/2009; **chuvosa:** 17-23/01/2010; **transição C-S (transição entre a chuvosa e a seca):** 09-15/05/2010; **seca:** 01-07/08/2010. Os valores são as médias das medidas do CHR no *pré-amanhecer* e no *meio-dia*. Letras diferentes representam diferenças significativas entre as médias ( $p < 0,05$  para teste de Tukey seguindo Anova de Medidas Repetidas), dentro de cada espécie.

Espécie	CHR (%)			
	Transição S-C	Chuvosa	Transição C-S	Seca
<i>M. albicans</i>	84,1 ± 1,40 a	82,9 ± 7,91 a	84,5 ± 3,83 a	73,3 ± 3,19 b
<i>M. ibaguensis</i>	81,3 ± 2,38 c	83,2 ± 3,04 bc	88,0 ± 3,96 a	86,6 ± 4,23 ab
<i>M. lepidota</i>	83,6 ± 2,88 a	90,3 ± 3,23 a	89,4 ± 3,04 a	86,9 ± 4,49 a
<i>T. granulosa</i>	85,4 ± 2,10 b	90,8 ± 2,24 a	89,9 ± 3,66 ab	79,5 ± 3,33 c
<i>B. longifolia</i>	76,8 ± 3,17 c	86,6 ± 6,46 a	87,6 ± 4,55 a	83,1 ± 6,93 b
<i>M. villosum</i>	76,4 ± 2,32 a	72,5 ± 5,01 ab	76,4 ± 3,20 a	65,9 ± 5,85 b
<i>S. silvestris</i>	80,2 ± 7,64 a	79,0 ± 3,16 a	83,4 ± 9,44 a	78,7 ± 7,12 a

O potencial hídrico ( $\Psi_w$ ) é um parâmetro de avaliação do *status hídrico* mais sensível às alterações no ambiente, e antes mesmo que uma situação de estresse hídrico altere o CHR é possível notar variações no  $\Psi_w$ . As espécies estudadas apresentaram valores de  $\Psi_w$  registrados no pré-amanhecer ( $\Psi_{wPA}$ ) maiores que os observados ao meio-dia, porém bastante negativos em algumas épocas do ano, principalmente na estação seca. O maior valor de  $\Psi_{wPA}$  foi -0,41MPa, em *T. granulosa*, na estação de transição C-S (maio) e o menor foi -2,77MPa em *Senna silvestris*, na seca (Tab.5). Em geral, os valores mais baixos do potencial hídrico ao pré-amanhecer foram registrados na estação seca, com exceção de *M. ibaguensis* e *T. granulosa*, que apresentaram em janeiro valores mais baixos que na seca. As espécies que apresentaram maior variação do  $\Psi_{wPA}$  entre as épocas estudadas foram *S. silvestris*, que variou de -0,47MPa a -2,77MPa (~83% de diferença) e *M. ibaguensis*, de -0,58MPa a -2,08MPa (~72%), em contraste com *M. lepidota* e *B. longifolia*, que apresentaram variação do  $\Psi_{wPA}$  entre as épocas de -1,25MPa a -2,12MPa (~41%) e de -0,45 a -1,32MPa (~46%), respectivamente.

Os valores do potencial hídrico no meio-dia ( $\Psi_{wMD}$ ) foram em geral muito baixos. O maior valor de  $\Psi_{wMD}$  foi de -1,04MPa em *T. granulosa* na transição C-S (maio) e o

menor foi -3,3MPa em *Miconia albicans* e *S. silvestris*, na seca (Tab.5). Os valores do  $\Psi_{\text{wMD}}$  também foram baixos em janeiro para maioria das espécies. As espécies que apresentaram maior variação do  $\Psi_{\text{wMD}}$  entre as épocas foram *M. albicans*, que variou de -1,5MPa a -3,33MPa (~55% de diferença) e *M. villosum*, de -1,21MPa a -2,68MPa (~55%). Já as espécies *M. lepidota* e *T. granulosa* apresentaram menor variação do  $\Psi_{\text{wMD}}$  entre épocas, com diferenças de cerca de 38% entre os valores (de -1,64MPa a -2,63MPa e de -1,04MPa a -1,69MPa, respectivamente).

Como resultado das diferenças no comportamento das espécies, a amplitude diária do potencial hídrico ( $\Delta\Psi_w$ ) variou entre as épocas do ano, permanecendo constante apenas em *M. villosum* (Tab.6). Em geral, os valores da amplitude do potencial hídrico foram menores na estação chuvosa (janeiro). *M. albicans* apresentou a maior variação do  $\Delta\Psi_w$  entre estações, de 0,22MPa a 1,21MPa (~82% de diferença), enquanto *M. villosum* apresentou a menor variação entre épocas, de 0,32MPa a 0,53MPa (~40%).

**Tabela 5.** Potencial hídrico no *pré-amanhecer* ( $\Psi_{wPA}$ ) e no *meio-dia* ( $\Psi_{wMD}$ ) em cada estação. Semanas de coletas: **transição S-C (transição entre a seca e a chuvosa):** 26/09-03/10/2009; **chuvosa:** 17-23/01/2010; **transição C-S (transição entre a chuvosa e a seca):** 09-15/05/2010; **seca:** 01-07/08/2010. Letras diferentes representam diferenças significativas entre as médias ( $p < 0,05$  para teste de Tukey após Anova de medidas repetidas), dentro de cada espécie.

Espécie	$\Psi_{wPA}$ (MPa)			
	Transição S-C	Chuvosa	Transição C-S	Seca
<i>Miconia albicans</i>	<b>-0,80</b> ± 0,17 a	<b>-2,04</b> ± 0,22 b	<b>-1,03</b> ± 0,24 a	<b>-2,63</b> ± 0,37 c
<i>Miconia ibaguensis</i>	<b>-1,12</b> ± 0,05 b	<b>-2,08</b> ± 0,20 c	<b>-0,58</b> ± 0,15 a	<b>-1,59</b> ± 0,21 b
<i>Miconia lepidota</i>	<b>-1,25</b> ± 0,16 a	<b>-1,77</b> ± 0,18 c	<b>-1,38</b> ± 0,25 b	<b>-2,12</b> ± 0,22 d
<i>Tibouchina granulosa</i>	<b>-1,03</b> ± 0,16 b	<b>-1,35</b> ± 0,10 c	<b>-0,41</b> ± 0,10 a	<b>-0,88</b> ± 0,19 b
<i>Bauhinia longifolia.</i>	<b>-0,93</b> ± 0,15 ab	<b>-0,70</b> ± 0,22 a	<b>-0,45</b> ± 0,19 a	<b>-1,32</b> ± 0,44 b
<i>Machaerium villosum</i>	<b>-0,70</b> ± 0,22 a	<b>-1,78</b> ± 0,37 bc	<b>-1,41</b> ± 0,30 b	<b>-2,14</b> ± 0,32 c
<i>Senna silvestris</i>	<b>-0,47</b> ± 0,12 a	<b>-2,11</b> ± 0,29 c	<b>-1,25</b> ± 0,57 b	<b>-2,77</b> ± 0,37 d
Espécie	$\Psi_{wMD}$ (MPa)			
	Transição S-C	Chuvosa	Transição C-S	Seca
<i>Miconia albicans</i>	<b>-2,02</b> ± 0,14 b	<b>-2,26</b> ± 0,18 b	<b>-1,50</b> ± 0,17 a	<b>-3,33</b> ± 0,26 c
<i>Miconia ibaguensis</i>	<b>-1,66</b> ± 0,41 a	<b>-2,34</b> ± 0,09 b	<b>-1,29</b> ± 0,20 a	<b>-2,38</b> ± 0,10 b
<i>Miconia lepidota</i>	<b>-2,13</b> ± 0,21 b	<b>-1,98</b> ± 0,18 b	<b>-1,64</b> ± 0,10 a	<b>-2,63</b> ± 0,19 b
<i>Tibouchina granulosa</i>	<b>-1,58</b> ± 0,18 b	<b>-1,69</b> ± 0,20 b	<b>-1,04</b> ± 0,07 a	<b>-1,61</b> ± 0,19 b
<i>Bauhinia longifolia.</i>	<b>-2,17</b> ± 0,31 b	<b>-1,52</b> ± 0,16 a	<b>-1,69</b> ± 0,31 a	<b>-2,92</b> ± 0,55 c
<i>Machaerium villosum</i>	<b>-1,21</b> ± 0,21 a	<b>-2,10</b> ± 0,15 b	<b>-1,88</b> ± 0,31 b	<b>-2,68</b> ± 0,26 c
<i>Senna silvestris</i>	<b>-1,73</b> ± 0,30 a	<b>-2,41</b> ± 0,16 b	<b>-2,63</b> ± 0,20 b	<b>-3,33</b> ± 0,27 c

**Tabela 6.** Amplitude de variação do potencial hídrico ( $\Psi_{wPA} - \Psi_{wMD}$ ) em cada estação. Semanas de coletas: **transição S-C (transição entre a seca e a chuvosa):** 26/09-03/10/2009; **chuvosa:** 17-23/01/2010; **transição C-S (transição entre a chuvosa e a seca):** 09-15/05/2010; **seca:** 01-07/08/2010. Letras diferentes representam diferenças significativas entre as médias ( $p < 0,05$  para teste de Tukey após Anova de medidas repetidas), dentro de cada espécie.

Espécie	$\Delta\Psi_w$ (MPa)			
	Transição S-C	Chuvosa	Transição C-S	Seca
<i>Miconia albicans</i>	1,21 a	0,22 c	0,47 bc	0,70 b
<i>Miconia ibaguensis</i>	0,54 ab	0,27 b	0,71 ab	0,78 a
<i>Miconia lepidota</i>	0,88 a	0,21 b	0,26 b	0,51 ab
<i>Tibouchina granulosa</i>	0,54 ab	0,34 b	0,63 ab	0,73 a
<i>Bauhinia longifolia.</i>	1,24 ab	0,82 b	1,24 ab	1,60 a
<i>Machaerium villosum</i>	0,50 a	0,32 a	0,47 a	0,53 a
<i>Senna silvestris</i>	1,26 a	0,30 b	1,38 a	0,57 b

## DISCUSSÃO

Estudos com espécies de região tropical demonstraram que os fatores climáticos estão fortemente associados com a sazonalidade das fenofases vegetativas e reprodutivas das plantas (Bencke & Morellato, 2002; Bulhão & Figueiredo, 2002; Pedroni *et al*, 2002). Não apenas os fatores climáticos, mas também as condições do microambiente onde as plantas se estabelecem, como demonstrado por Borchert (1999) em um estudo com espécies de clima tropical submetidas a longa e severa estação seca. Naquelas condições, a fenologia é correlacionada à chuva sazonal em árvores decíduas que crescem em solo com baixa reserva de umidade, enquanto é progressivamente desassociada da sazonalidade climática em árvores semidecíduas e sempre-verdes estabelecidas em solo com maior armazenamento de água.

No presente estudo, a sazonalidade parece interferir mais no padrão fenológico apresentado pelas espécies estudadas de Leguminosae – todas semidecíduas ou decíduas - que na fenologia das Melastomataceae – sempre-verdes, com exceção de *Tibouchina granulosa*, semidecídua. Como observado em outros estudos com leguminosas, os dados apresentados neste trabalho apontaram para um ritmo fenológico vegetativo e reprodutivo com um padrão semidecíduo sazonal (Bulhão & Figueiredo, 2002; Goulart *et al*, 2005; Pedroni *et al*, 2002). A abscisão foliar acentuada observada nas leguminosas no período mais seco pode aliviar o estresse hídrico e favorecer a dispersão de frutos e sementes, importante para as leguminosas estudadas, que apresentam dispersão anemocórica ou autocórica. A eliminação da tensão do xilema pela queda foliar e a elevação do potencial hídrico no caule observadas em algumas espécies de clima tropical são eventos que permitem o início da rebrota ainda no período de seca (Borchert, 1994a). Além desses, outros fatores, como o armazenamento de água no caule, a capacidade de retenção de

umidade do solo e a extensão das raízes em maiores profundidades, podem amenizar o impacto da seca sazonal (Borchert, 1994b). No entanto, a continuidade e o máximo de brotação foliar durante o início do período chuvoso também são tidos como uma estratégia de adaptação aos efeitos da sazonalidade, pois de acordo com Pedroni *et al* (2002), o ganho de carbono pode ser maximizado na estação chuvosa. A maturação dos frutos no período de seca coincide com o período em que a umidade do ar é favorável à deiscência, e antecede o período de chuvas que interrompe a seca, apropriado ao estabelecimento das plântulas. Em *M. villosum* e *S. silvestris* a máxima floração coincide com o período de maior comprimento dos dias, fato já relatado para outras espécies de cerrado (Carvalho, 2008).

Nas Melastomataceae, a ausência de uma acentuada abscisão foliar, assim como a produção de novas folhas o ano todo, já foi relatada para espécies de *Miconia* por Souza (2009). Em muitas espécies sempre-verdes a sucessão de estágios fenológicos pode depender não apenas da pluviosidade, mas também da temperatura do ambiente e do fotoperíodo, principalmente quanto às fenofases reprodutivas (Carvalho, 2008; Figueiredo, 2008). A floração das espécies de *Miconia* entre março e setembro e a frutificação de *Miconia albicans* e *M. ibaguensis* entre novembro e março coincidem com os períodos com menor e maior comprimento do dia, respectivamente. A dispersão dos frutos carnosos nas espécies de *Miconia* é zoocórica, geralmente associada a aves, enquanto em *T. granulosa*, cujos frutos são cápsulas secas deiscentes, é autocórica ou anemocórica. Isso explica em parte a dispersão das sementes de *T. granulosa* no período de seca (agosto e setembro). Batalha & Mantovani (2000) observaram que na estação seca, quando a dispersão é mais eficiente, a proporção de espécies anemocóricas e autocóricas em frutificação é maior, enquanto durante a estação chuvosa as espécies zoocóricas avaliadas por eles frutificaram com maior intensidade. O pico de frutificação apresentado por *M. lepidota* durante a seca

pode indicar a existência de uma possível dormência das sementes até o início da estação chuvosa. Carreira & Zaidan (2007) relataram a ocorrência de sementes fotoblásticas em espécies dos gêneros *Miconia* e *Tibouchina*, de modo que a dependência da luz para germinação pode contribuir para formação de banco de sementes no solo e estabelecimento das plântulas sob condições apropriadas.

O acompanhamento mensal do conteúdo de clorofila total demonstrou que o período de menores conteúdos foliares do pigmento coincide com os meses de setembro e outubro, quando há o fim da estação seca e o início da rebrota das folhas, assim como observado em espécies de cerrado por Carvalho *et al* (2007). A baixa concentração de clorofilas em folhas jovens já foi relatada por outros autores, de modo que o seu valor máximo pode ser atingido somente muitos dias após o término da expansão foliar (Cai *et al*, 2005). A exceção é *T. granulosa*, que apresentou o menor conteúdo em junho, mês em que foi registrada alta porcentagem de senescência foliar, embora a maior parte das copas estivesse com folhas maduras.

As espécies estudadas apresentaram valores da razão clorofila *a/b* inferiores aos observados em espécies do cerrado por Carvalho *et al*. (2007). As condições de crescimento e os fatores ambientais podem afetar essa razão, e de forma geral plantas expostas a altas luminosidades apresentam razão clorofila *a/b* entre 3,2 e 4 enquanto plantas expostas a radiações mais baixas apresentam razão entre 2,5 e 2,9 (Lichtenthaler, 1987). No presente estudo apenas *S. silvestris* apresentou razão clorofila *a/b* acima de 3,5 e as demais, com exceção de *M. villosum*, apresentaram razão clorofila *a/b* inferior a 2,5. Esse resultado parece indicar que ao contrário do cerrado, um ambiente mais aberto, na mata semidecídua os valores da razão clorofila *a/b* seriam compatíveis com os descritos para folhas de sombra. De fato, comparando áreas de cerrado aberto, as mesmas espécies no cerrado

fechado apresentaram menores valores da razão clorofila *a/b* (Carvalho *et al.*, 2007). Já os valores da razão clorofila total/carotenóides, à exceção dos observados para *M. albicans* e *M. lepidota* (superiores a 10), foram compatíveis com os observados para espécies do cerrado por Carvalho *et al* (2007). Os mais baixos valores em *M. ibaguensis*, *T. granulosa*, *M. villosum* e *S. silvestris* podem indicar que estas plantas estejam submetidas a um estresse luminoso maior que as demais, pois elevado conteúdo de carotenóides em relação à clorofila está relacionado ao aumento na capacidade de dissipação de energia termal (Baker *et al*, 1997; Demming *et al*, 1987; Demming-Adams & Adams, 1992) e à redução da susceptibilidade dos lipídios de membrana à peroxidação devido a atuação do pigmento como termoestabilizadores das membranas do cloroplasto (Havaux, 1998). Entretanto, em plantas de sombra o aumento de carotenóides pode ter relação com a otimização na captura do recurso (Demming-Adams *et al*, 1996), de modo que a baixa razão clorofila *a/carotenóides* pode ser reflexo de uma estratégia fotoprotetora, no caso de estresse lumínico, ou para aumentar a captura do recurso, no caso de folhas expostas à sombra com breves brechas de luminosidade. As espécies que apresentaram maior proporção de carotenóides, ou seja, que requerem maior investimento em pigmentos fotoprotetores, foram as que tiveram maior relação clorofila *a/b*, o que pode indicar que as folhas estão submetidas a níveis de luz mais intensos, pois de acordo com Kitajima & Hogan (2003), a menor razão clorofila *a/b* pode ser interpretada como maior adaptação à sombra.

O *status* hídrico das plantas está associado à sua fenofase vegetativa, além de depender das condições atmosféricas, da capacidade de armazenamento de água pelo solo e da eficiência na condutividade hidráulica do sistema solo-planta (Lemos Filho & Mendonça Filho, 2000; Silva & Lemos Filho, 2001; Sobrado, 1998). Lemos Filho & Mendonça Filho (2000) demonstraram variação sazonal do *status* hídrico de leguminosas lenhosas,

relacionada às mudanças na copa das árvores entre o final da estação seca e o início da chuvosa e Borchert (1994b) considerou a variação sazonal no *status* hídrico como o principal determinante da fenologia e da distribuição das espécies arbóreas em florestas tropicais secas. Nas espécies estudadas neste trabalho, com exceção de *Miconia lepidota* e *Senna silvestris*, que apresentaram CHR semelhante entre as quatro épocas avaliadas, todas as demais tiveram menor CHR na estação seca (agosto) ou na transição para a estação chuvosa (setembro/outubro), ocasião em que foi registrada baixa umidade relativa do ar e conseqüentemente alto  $DPV_{Ar}$ .

Os maiores valores de potencial hídrico ao pré-amanhecer em comparação com os valores do meio-dia eram esperados e foram observados em todas as espécies e épocas. No entanto, o potencial hídrico durante todas as épocas, especialmente no auge e no final da seca foi muito baixo. Silva & Lemos Filho (2001) já descreveram valores de potencial hídrico ao meio-dia ( $\Psi_{wMD}$ ) muito negativos, abaixo de -3,0MPa, para algumas espécies lenhosas encontradas na mesma região estudada no presente trabalho. Já os valores de  $\Psi_{wPA}$  foram bem mais negativos que aqueles registrados para espécies de cerrado e mata atlântica (Bucci *et al*, 2004; Lemos Filho & Medonça Filho, 2000; Silva & Lemos Filho, 2001), fato que pode indicar a ocorrência de severo estresse hídrico sobre as plantas, seja ele ocasionado pelas condições físicas do ambiente, pelos aspectos hidráulicos do sistema solo-raíz ou pelo conjunto dos fatores. Apesar dos valores serem relativamente baixos, foi observada uma grande variação do potencial hídrico entre as épocas do ano, tanto em espécies de Leguminosae quanto de Melastomataceae. *Miconia albicans* se destaca por apresentar grande variação no  $\Psi_{wMD}$  e na amplitude diária do potencial hídrico entre as estações. As alterações ao longo do ano nos aspectos físicos do ambiente exercem efeitos

distintos sobre as espécies, que podem ser notados nas diferenças da variação sazonal do potencial hídrico encontradas entre espécies que co-ocorrem em um mesmo ambiente

As espécies da família Leguminosae foram mais afetadas pela seca, registrada na coleta de agosto, com os mais baixos valores de potencial hídrico registrados neste mês, tanto ao pré-amanhecer como ao meio-dia. Já nas espécies da família Melastomataceae o potencial hídrico registrado ao pré-amanhecer ( $\Psi_{PA}$ ) foi mais negativo tanto em janeiro como em agosto. Considerando que o potencial hídrico da folha ao pré-amanhecer está associado à disponibilidade de água do solo às raízes e que as plantas tendem a equilibrar durante a noite o seu potencial hídrico com as zonas úmidas do solo (Andrade *et al.*, 1998; Schimidhalter, 1997), os valores muito negativos do  $\Psi_{PA}$  registrados na seca, possivelmente indicam a escassez de água no solo, reflexo do longo período sem chuvas na região. Ainda que possa não haver limitação de água na rizosfera, alguns autores sugerem que existem limitações hidráulicas associadas à obtenção de água na maior profundidade que podem resultar no estresse hídrico (Franco 2000; Lemos-Filho & Mendonça Filho, 2000; Silva & Lemos-Filho, 2001). Para espécies lenhosas do cerrado, Bucci *et al* (2004) demonstraram que, durante a noite, a recarga incompleta dos tecidos de armazenamento de água e mesmo a transpiração são processos que contribuem para um possível desequilíbrio no potencial hídrico no pré-amanhecer entre folhas e solo. É possível que esses processos justifiquem a ocorrência de baixos valores de potencial hídrico no pré-amanhecer mesmo nos períodos mais úmidos. Os valores do  $\Psi_{wMD}$  também foram baixos em janeiro para maioria das espécies, o que pode ser explicado pelo fato de a coleta deste mês ter sido realizada em uma semana que coincide com um veranico, em que foram registradas altas temperaturas, radiação e, por conseguinte, elevada demanda evaporativa do ar.

Apesar de os valores de  $\Psi_w$  na seca serem os mais negativos, a amplitude do potencial hídrico ( $\Delta\Psi_w$ ) se manteve alta na maioria das espécies, o que demonstra que, além da escassez hídrica, as espécies estavam sujeitas a altas taxas transpiratórias gerada pela alta demanda evaporativa devido à baixa umidade relativa do ar. Altos valores da  $\Delta\Psi_w$  foram observados também em outubro. A  $\Delta\Psi_w$  representa de maneira indireta o quanto de água foi perdido pela planta durante o dia. Nesses meses, a  $\Delta DPV_{Ar}$  também foi elevada, o que justifica a alta demanda evaporativa exercida sobre as folhas. Lemos Filho & Mendonça Filho (2000) já demonstraram que variações sazonais na  $\Delta\Psi_w$  de leguminosas estão associadas com a variação do déficit de pressão de vapor, sugerindo que a pressão de vapor atmosférica tenha grande importância no *status* hídrico.

Os valores mais baixos de potencial hídrico observados na seca, tanto no pré-amanhecer como ao meio-dia, podem ter relação com a abscisão foliar neste período com a finalidade de reduzir o estresse hídrico (Pedroni 2002). Estudos fenológicos em florestas úmidas do Brasil já relacionaram a periodicidade do comportamento fenológico ao *status hídrico* e ao clima (Alvim & Alvim, 1976). Além disso, a recuperação das folhas nos meses de setembro e outubro coincidem com a redução do  $DPV_{Ar}$ , que pode até ser mais efetivo nas mudanças das fenofases que a própria disponibilidade de água no solo (Sobrado, 1993). Conforme apontaram Duff *et al* (1997) em um estudo na savana australiana, o déficit de pressão de vapor do ar ( $DPV_{Ar}$ ), juntamente com a umidade do solo, exerce forte influência sobre a cobertura vegetal. Esses autores apontam que a retomada da cobertura da copa mesmo no final da estação seca, tem relação com a redução do  $DPV_{Ar}$  mesmo antes da ocorrência de precipitação significativa.

As espécies que apresentaram valores de potencial hídrico ao pré-amanhecer mais negativos em janeiro foram *Miconia ibaguensis* e *T. granulosa*. Estas foram as duas

espécies dentro da família das Melastomataceae que apresentaram maior conteúdo de carotenóides e maior razão clorofila *a/b* e essa parece ser uma resposta à combinação do estresse hídrico com um estresse lumínico. Nas regiões tropicais com invernos secos com temperaturas amenas e verões úmidos e quentes, como é a área de estudo, parece haver uma compensação das respostas aos estresses. Na área estudada o estresse hídrico vem acompanhado por elevada radiação solar no final da estação seca, em setembro, ou durante o veranico que frequentemente ocorre em janeiro-fevereiro. Nessa condição, ocorre fechamento estomático nos horários de maior demanda evaporativa do ar e há excesso de energia luminosa o que pode resultar em fotoinibição, conforme registrado por Lemos Filho (2000) para espécies do cerrado.

## CONCLUSÕES

Conforme o esperado, foi constatada ampla variação sazonal no *status* hídrico com os menores valores de potencial hídrico registrados no veranico de janeiro e em plena estação seca. A hipótese inicial de que a proximidade filogenética determinaria similaridades no *status* hídrico pode ser parcialmente comprovada, pois as leguminosas exibiram um padrão no comportamento, com menores valores de potencial hídrico exatamente no período de seca. No entanto, entre as Melastomataceae não foi comprovado nenhum padrão, de modo que a depender da espécie o *status* hídrico apresentou relativa constância nas diferentes épocas do ano, enquanto em algumas espécies se assemelhou ao observado nas leguminosas. Dessa forma, pode-se concluir que entre essas espécies lenhosas que ocorrem em simpatria em uma floresta semidecídua, as condições ambientais dadas pela variação sazonal climática têm maior influência no *status* hídrico que o parentesco filogenético. Da mesma maneira, foi observada maior similaridade fenológica

nas Leguminosae, coincidindo as fenofases com características climáticas determinadas, bem como o padrão de *status* hídrico esperado. Já nas Melastomataceae, foram observadas semelhanças fenológicas entre as espécies de *Miconia*, distintas da fenologia observada em *Tibouchina granulosa*.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVIM, P. T. & ALVIM, R. 1976. Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. In Tomlinson P.B. & Zimmermann M.H. (eds) *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- ANDRADE, J. L., MEIZER, F. C., GOLDSTEIN, G., HOLBROOK, N. M., CAVELIER, J., JACKSON, D. & SILVERA, K. 1998. Regulation of the Water Flux Throughout Trunks, Branches and Leaves in Trees of a Lowland Tropical Forest. *Oecologia* 115:463-471.
- ARGENTA, G.; SILVA, P. R. F.; BORTOLINI, C.G.; FORSTHOFER, E.L. & STRIEDER, M.L. 2001. Relação da Leitura do Clorofilômetro com os Teores de Clorofila Extraível e de Nitrogênio na Folha de Milho. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 13(2): 158-167.
- BAETA NEVES, C. D'A. & OLIVEIRA, C. V. 2002. Zoneamento ambiental da estação ecológica da Universidade Federal de Minas Gerais: subsídio à implantação de unidades de conservação urbanas. 131 p. Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Minas Gerais.
- BAKER, J. & ANDERSON, B. 1992. Too Much of a Good Thing: Light Can be Bad for Photosynthesis. *Trends in Biochemical Science* 17:61-66.

- BATALHA, M. A. & MANTOVANI, W. 2000. Reproductive Phenological Patterns of Cerrado Plant Species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a Comparison Between the Herbaceous and Woody Floras. *Revista Brasileira de Biologia* 60 (1): 129-145.
- BENCKE, C.S.C & MORELLATO, L. P. C. 2002. Estudo Comparativo de Nove Espécies Arbóreas em Três Tipos de Floresta Atlântica no Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 25(2): 237-248.
- BERRY, J. & BJÖRKMAN, O. 1980. Photosynthetic Response and Adaptation to Temperature in Higher Plants. *Annual Reviews of Plant Physiology* 31:491-543.
- BORCHERT, R. 1994 a. Water Status and Development of Tropical Trees During Seasonal Drought. *Trees* 8: 115-125.
- BORCHERT, R. 1994 b. Soil and Stem Water Storage Determine Phenology and Distribution of Tropical Dry Forest Trees. *Ecology* 75 (5): 1437-1449.
- BORCHERT, R. 1999. Climatic Periodicity, Phenology and Cambium Activity in Tropical Dry Forest Trees. *IAWA Journal* 20 (3): 239-247.
- BORCHERT, R. & POCKMAN, W.T. 2005. Water Storage Capacitance and Xylem Tension in Isolated Branches of Temperate and Tropical Trees. *Tree Physiology Online* Vol 25. <http://heronpublishing.com>.
- BUCCI, S. J.; SCHOLZ, F. G.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C.; HINOJOSA, J. A.; HOFFMANN, W. A. & FRANCO, A. C. 2004. Processes Preventing Nocturnal Equilibration Between Leaf and Soil Water Potential in Tropical Savanna Woody Species. *Tree Physiology* 24: 1119-1127.

- BULHÃO, C. F. & FIGUEIREDO, P. S. 2002. Fenologia de Leguminosas Arbóreas em uma Área de Cerrado Marginal do Nordeste do Maranhão. *Revista Brasileira de Botânica* 25(3): 361-369.
- CAI, Z.-Q.; SLOT, M. & FAN, Z.-X. 2005. Leaf Development and Photosynthetic Properties of Three Tropical Tree Species with Delayed Greening. *Photosynthetica* 43 (1): 91-98.
- CARREIRA, R.C. & ZAIDAN, L.B.P. 2007. Germinação de Sementes de Espécies de Melastomataceae de Cerrado sob Condições Controladas de Luz e Temperatura. *Hoehnea*34(3): 261-269.
- CARVALHO, A.P.F.; BUSTAMANTE, M.M.C., KOZOVITS, A.R. & ASNER, G. P. 2007. Variações sazonais nas concentrações de pigmentos e nutrientes em folhas de espécies de cerrado com diferentes estratégias fenológicas. *Revista Brasileira de Botânica* 30 (1): 19-27.
- CARVALHO, G. H. 2008. Padrões de Floração e Suas Relações com o Clima, Fotoperíodo, Visitantes e Filogenia em Duas Comunidades de Cerrado. 81p. Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de São Carlos, SP.
- CHAVES, M.M.; PEREIRA, J.S.; MAROCO, J.; RODRIGUES, M.L.; RICARDO, C.P.P.; OSÓRIO, M.L.; CARVALHO, I.; FARIA, T. & PINHEIRO, C. 2002. How Plants Cope with Water Stress in the Field. *Photosynthesis and Growth. Annals of Botany* 89: 907-916.
- DEMMING, B.; WINTER, K.; KRÜGER, A. & CZYGAN, F.C. 1987. Photoinhibition and Zeaxanthin Formation in Intact Leaves. A Possible role of the Xanthophyll Cycle in the Dissipation of Excess Light Energy. *Plant Physiology* 84:218-224.

- DEMMING-ADAMS, B. & ADAMS, W. W. 1992. Photoprotection and Other Responses of Plant to High Light Stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 43:599-626.
- DEMMING-ADAMS, B. & ADAMS, W.W. 1996. The Role of Xanthophyll Cycle Carotenoids in the Protection of Photosynthesis. *Trends in Plant Science* 1:21-26.
- DUFF, G.A.; MYERS, B.A.; WILLIAMS, R.J.; EAMUS, D.; O'GRADY, A. & FORDYCE, I.R. 1997. Seasonal Patterns in Soil Moisture, Vapor Pressure Deficit, Tree Canopy Cover and Pre-Dawn Water Potential in Northern Australian Savanna. *Australian Journal of Botany* 45: 211-224.
- FENNER, M. 1998. The Phenology of Growth and Reproduction in Plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1(1): 78-91.
- FLEISCHER, E. W. 1934. The Relation Between Chlorophyll Content and Rate of Photosynthesis. *The Journal of General Physiology*. P.573-597.
- FIGUEIREDO, P. S. 2008. Fenologia e Estratégias Reprodutivas das Espécies Arbóreas em uma Área Marginal de Cerrado, na Transição para o Semi-Árido no Nordeste do Maranhão, Brasil. *Revista Trópica – Ciências Agrárias e Biológicas* 2 (2): 8-22.
- FRANCO, A.C. 2000. Water and Light Use Strategies by Cerrado Wood Plants. *In* Tópicos Atuais em Botânica: Palestras Convidadas do 51º Congresso Nacional De Botânica (T.B. Cavalcanti & B.M.T. Walter, Eds.). EMBRAPA-Recursos Genéticos e Sociedade Botânica do Brasil, Brasília, P. 292-298.
- GAMON, J. A. & PEARCY, R.W. 1990. Photoinhibition in *Vitis californica*: Interactive Effects of Sunlight, Temperature and Water Status. *Plant, Cell and Environment* 13: 267-275.

- GOULART, M. F.; LEMOS FILHO, J. P. & LOVATO, M. B. 2005. Phenological Variation Within and Among Populations of *Plathyenia reticulata* in Brazilian Cerrado, the Atlantic Forest and Transitional Sites. *Annals of Botany* 96: 445-455.
- HAVAUX, M. 1992. Stress Tolerance of Photosystem II *in vivo*. Antagonistic Effects of Water, Heat, and Photoinhibition Stresses. *Plant Physiology* 100: 424-432.
- HAVAUX, M. 1998. Carotenoids as Membrane Stabilizers in Chloroplasts. *Trends in Plant Science* 3 (4): 147-151.
- JESUS, S. V. & MARENCO, R.A. 2008. O SPAD-502 Como Alternativa para a Determinação dos Teores de Clorofila em Espécies Frutíferas. *Acta Amazonica* 38 (4): 815-818.
- JONES, H. G. 1992. *Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology*. Second Edition. Cambridge University Press, 85 p.
- KAMINO, L. H. Y. & FRANCESCHINELLI, E. V. 2002. Estação ecológica da Universidade Federal de Minas Gerais: Flora vascular e estudo comparativo de sua estrutura arbórea com as de outros fragmentos florestais da Apa-Sul, MG. 83p. Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Minas Gerais.
- KATAJIMA, K. & HOGAN, K. P. 2003. Increases of Chlorophyll *a/b* Ratios During Acclimation of Tropical Woody Seedlings to Nitrogen Limitation and High Light. *Plant, Cell and Environment* 26: 857-865.
- LADJAL, M.; EPRON, D. & DUCREY, M. 2000. Effects of Drought Preconditioning on Thermotolerance of Photosystem II and Susceptibility of Photosynthesis to Heat Stress in Cedar Seedlings. *Tree Physiology* 20: 1235–1241.

- LAW, B.; MACKOWSKI, C.; SCHOER, L. & TWEEDIE, T. 2000. Flowering Phenology of Myrtaceous Trees and Their Relation to Climatic, Environmental and Disturbance Variables in Northern New South Wales. *Austral Ecology* 25: 160-178.
- LIETH, H. 1974. Phenology and Seasonality Modeling. Springer-Verlag, Berlin.
- LICHTENTHALER, H.K. 1987. Chlorophyll and Carotenoids: Pigments of Photosynthetic Biomembranes. *Methods in Enzymology* 148:331-382.
- LICHTENTHALER, H.K. & WELLBURN, A. 1983. Determinations of Total Carotenoids and Chlorophylls a and b of Leaf Extracts in Different Solvents. *Biochemical Society Transactions* 603:591-592.
- LU, C. & ZHANG, J. 1999. Effects of Water Stress on Photosystem II Photochemistry and its Thermostability in Wheat Plants. *Journal of Experimental Botany* 50 (336): 1119-1206.
- LEMOS FILHO, J. P. 2000. Fotoinibição em Três Espécies do Cerrado (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantinum*) na Estação Seca e Na Chuva. *Revista Brasileira de Botânica* 23 (1):45-50.
- LEMOS FILHO, J. P. & MENDONÇA FILHO, C.V. 2000. Seasonal Changes in the Water Status of Three Woody Legumes from the Atlantic Forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 21-32.
- MIELKE, M. S.; SCHAFFER, B. & LI, C. 2010. Use of a SPAD Meter to Estimate Chlorophyll Content in *Eugenia uniflora* L. Leaves as Affected by Contrasting Light Environments and Soil Flooding. *Photosynthetica* 48 (3): 332-338.
- NAVES-BARBIERO, C.C.; FRANCO, A.C.; BUCCI, S.J & GOLDSTEIN, G. 2000. Fluxo de Seiva e Condutância Estomática de duas Espécies Lenhosas Sempre-Verdes no Campo Sujo e Cerradão. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 12 (2):119-134.

- NEUNER, G. & PRAMSOHLER, M. 2006. Freezing And High Temperature Thresholds of Photosystem 2 Compared to Ice Nucleation, Frost and Heat Damage in Evergreen Subalpine Plants. *Physiologia Plantarum* 126: 196-204.
- OPLER, P. A.; FRANKE, G. W. & BAKER, H. G. 1994. A New Classification for Plant Phenology Based on Flowering Patterns in Lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26 (2): 141-159.
- PARMESAM, C. 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 37: 637-669.
- PEDRONI, F.; SANCHEZ, M. & SANTOS, F. A. M. 2002. Fenologia da Copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf. – Leguminosae, Caesalpinioideae) em uma Floresta Semidecídua no Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 25(2): 183-194.
- RATHCKE, B. & LACEY, E.P. 1985. Phenological Patterns of Terrestrial Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:179-214.
- REICH, P. B.; WALTERS, M. B. & ELLSWORTH, D. S. 1992. Leaf Life-Span in Relation to Leaf, Plant, and Stand Characteristics Among Diverse Ecosystems. *Ecological Monographs* 62 (3): 365-392.
- REICH, P. B.; ELLSWORTH, D. S. & WALTERS, M. B. 1998. Leaf Structure (Specific Leaf Area) Modulates Photosynthesis – Nitrogen Relations: Evidence from Within and Across Species and Functional Groups. *Functional Ecology* 12: 948-958.
- SCHMIDHALTER, U. 1997. The Gradient Between Pre-Dawn Rhizoplane and Bulk Soil Matric Potentials, and its Relation to The Pre-Dawn Root and Leaf Water Potentials of Four Species. *Plant, Cell and Environment* 20:953±960.

- SILVA, B. G. & LEMOS FILHO, J. P. 2001. Relações Hídricas em Espécies Lenhosas no Campus Pampulha/UGMG, Belo Horizonte, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 24 (4): 519-525.
- SOBRADO, M. A. 1993. Trade-Off Between Water Transport Efficiency and Leaf Life-Span in a Tropical Dry Forest. *Oecologia* 96:19-23.
- SOBRADO, M. A. 1998. Hydraulic Conductance and Water Potential Differences Inside Leaves of Tropical Evergreen and Deciduous Species. *Biologia Plantarum* 40 (4): 633-637.
- SOUZA, N. A. 2009. Frugivoria por Aves e Fenologia em *Miconia albicans* e *Miconia ligustroides* (Melastomataceae), em Fragmento de Cerrado na Região de São Carlos, SP, Brazil. 91p. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de São Carlos, SP.
- UDDLING, J.; GELANG-ALFREDSSON, J.; PIIKKI, K. & PLEIJEL, H. 2007. Evaluating the Relationship Between Leaf Chlorophyll Concentration and SPAD-502 Chlorophyll Meter Readings. *Photosynthesis Research* 91: 37-46.
- VALLADARES, F. & PEARCY, R. W. 1997. Interactions Between Water Stress, Sun-Shade Acclimation, Heat Tolerance and Photoinhibition in the Sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell and Environmental* 20:25-36.

**CAPÍTULO 2 – VARIAÇÃO SAZONAL E DIÁRIA DA  
TERMOTOLERÂNCIA EM SETE ESPÉCIES LENHOSAS  
AMOSTRADAS “IN SITU” EM FRAGMENTO DE MATA  
SEMIDESCÍDUA EM BELO HORIZONTE, MG.**

---

## RESUMO

A temperatura é um fator limitante de diversas funções nas plantas, sendo a fotossíntese uma das mais sensíveis, com grande influência na produtividade vegetal. A capacidade das plantas tolerarem altas temperaturas depende da sua origem geográfica, das condições de crescimento, das características climáticas e do potencial genético de cada espécie. Com o objetivo de comparar a tolerância ao calor entre diferentes épocas do ano em duas famílias botânicas de clima tropical, indivíduos de quatro espécies de Melastomataceae e de três espécies de Leguminosae foram avaliados sazonalmente. O desempenho do fotossistema II foi avaliado mediante elevação da temperatura sobre fragmentos foliares, utilizando-se medidas de fluorescência da clorofila. O ponto central do trabalho está na descrição da tolerância do fotossistema II a altas temperaturas e na abordagem correlativa, associando as condições ambientais predominantes em cada estação com os efeitos do aumento da temperatura sobre o rendimento potencial do fotossistema II. A hipótese de que a termotolerância varia sazonalmente foi sustentada por espécies das duas famílias, enquanto a proposição de que seriam encontrados padrões para a termotolerância associados à proximidade filogenética foi parcialmente confirmada pelo comportamento das Leguminosae de não apresentarem variação diária da termotolerância. Foram registradas correlações entre a termotolerância e diferentes fatores ambientais, como a radiação, a temperatura e a pluviosidade, e entre a termotolerância e o *status* hídrico das Melastomataceae. O estresse hídrico causado pela longa estiagem durante a estação seca se apresenta como principal fator na determinação da variação sazonal da termotolerância nessas espécies. Esses resultados confirmam a necessidade de se estudar os diferentes tipos de estresse em conjunto, pois as respostas à termotolerância podem não ser independentes.

**Palavras-chave:** Termotolerância, sazonalidade, estresse por calor, estresse hídrico, Melastomataceae, Leguminosae.

**CHAPTER 2 – SEASONAL AND DAILY VARIATION OF THERMOTOLERANCE IN SEVEN WOODY SPECIES SAMPLED “IN SITU” AT SEMIDESCIDUOUS FOREST FRAGMENT IN BELO HORIZONTE, MG.**

**ABSTRACT**

Temperature is a limiting factor of many plant functions, and photosynthesis is one of the most sensitive, influencing plant yield. Plants capacity to tolerate high temperatures depends of their geographic origin, growth conditions, climate characteristics and of each species genetic potential. Aiming to compare the heat tolerance between seasons in two botanical tropical families, individuals of four Melastomataceae and three Leguminosae species were evaluated in different year months. Photosystem II efficiency was evaluated at temperature increase on leaf fragments, using chlorophyll fluorescence measures. The main point of this study is the description of photosystem II heat tolerance and the correlative approach, connecting environmental conditions predominant in each season with the temperature elevation effects on the photosystem II potential efficiency. The hypothesis that thermotolerance varies seasonally was confirmed by both family species, while the proposition that would be found patterns to thermotolerance associated with phylogenetic relationship was partially verified on the Leguminosae behavior, which did not present daily variation of thermotolerance. Correlations between thermotolerance and environmental factors, as the radiation, temperature and rainfall, were found, as well as between thermotolerance and Melastomataceae water status. The water stress induced by long drought during the dry season seems to be the main factor to determination of thermotolerance seasonal variation on these species. Thus, these results confirm the need to study the different stresses together, because the responses to thermotolerance may not be independents.

**Key-words:** Thermotolerance, seasonality, heat stress, water stress, Melastomataceae, Leguminosae.

## INTRODUÇÃO

A temperatura é uma das principais variáveis ecológicas que determinam a distribuição natural das plantas, pois as espécies vegetais possuem diferentes domínios ótimos de temperatura, muitas vezes associados à sua origem geográfica (Berry & Björkman, 1980; Ducruet *et al*, 2007; Neilson, 1995). A termotolerância é um fator determinante na capacidade de aclimação das espécies, ou seja, de manterem suas atividades fisiológicas em condições de flutuação de temperatura. Estudos evidenciaram a ocorrência da aclimação ao calor em espécies de tipos climáticos distintos, e plantas tropicais foram mais tolerantes ao calor induzido experimentalmente que as de clima temperado, o que é consistente com sua distribuição climática (Cunningham & Read, 2006).

A capacidade de aclimação das espécies pode se dar a longo prazo, por exemplo em espécies que se adaptam a um clima mais quente que o de sua origem ou em espécies submetidas a altas temperaturas durante seu desenvolvimento (Ducruet *et al*, 2007; Pearcy, 1977), ou em curto prazo após forte aquecimento, que pode ser um importante fator na tolerância das espécies à seca e às altas temperaturas (Ghouil *et al*, 2003). Assim, a termotolerância está associada às condições climáticas da época de aclimação das espécies, em condições naturais de crescimento (Seemann *et al*, 1986) mas depende não apenas das condições ambientais às quais a planta é submetida, mas ao potencial de aclimação da espécie, que se refere às características genéticas que a possibilitam manter as atividades fisiológicas em condições ambientais atípicas (Berry & Björkman, 1980).

A tolerância fotossintética ao calor é diferente entre gêneros e espécies e altamente plástica, e as atividades fisiológicas e características estruturais da planta também afetam o

grau de tolerância do sistema fotossintético ao calor (Berry & Björkman, 1980; Knight & Ackerly, 2002; Seemann *et al*, 1986). Por exemplo, foi descrito que as folhas mais finas em muitas plantas se aquecem substancialmente acima da temperatura atmosférica quando expostas a altas luminosidades (Singsaas & Sharkey, 1998), demonstrando que outros fatores além do aquecimento atmosférico propriamente dito promovem mudanças térmicas nos organismos vegetais. Uma das estratégias morfológicas para diminuir a temperatura nas folhas em ambientes com constante estresse hídrico é a redução da área foliar específica, restringindo a demanda evaporativa devido ao aumento da espessura da camada limítrofe (Baldocchi & Wilson, 2001)

A fotossíntese é uma das funções mais sensíveis à temperatura na folha, sendo que a restrição do processo fotossintético a uma faixa de temperatura é resultado da interação entre as condições ambientais predominantes no ambiente natural e as características inerentes da espécie ou genótipo (Berry & Björkman, 1980). A fotossíntese é um processo que exhibe um aumento progressivo com a elevação da temperatura até um ponto ótimo, que é seguido de uma rápida queda (Berry & Björkman, 1980; Iba, 2002), e a redução na eficiência fotossintética, como consequência do aumento contínuo da temperatura, tem sido alvo de diversos estudos e progressos têm sido alcançados na compreensão de como a fotossíntese é afetada pelo calor.

A faixa de temperatura considerada ótima para a fotossíntese em espécies com metabolismo do tipo C3 é entre 18°C e 30°C, a faixa de aquecimento entre cerca de 30°C e 40°C e o domínio do estresse por calor na faixa de 40°C a 60°C (Berry & Björkman, 1980; Ducruet *et al*, 2007). Em temperaturas ainda mais altas (entre 80° e 90°C) os componentes da membrana do tilacóide são degradados. A temperatura de aquecimento acima de 30°C e

abaixo do limiar de estresse por calor, geralmente localizado entre 38° a 40°C, já induz importantes alterações no cloroplasto, como mudanças estruturais na membrana dos tilacóides e reorganização nas vias de transferência de elétrons (Schrader *et al*, 2004; Sharkey, 2005). O fotossistema II é tido como um dos componentes mais sensíveis da cadeia transportadora de elétrons nos tilacóides e por isso fortemente danificado por altas temperaturas, assim como o complexo gerador de oxigênio (Berry & Björkman, 1980; Havaux, 1992; Weis, 1984). Porém, já foi relatado que mesmo o estresse por aquecimento moderado reduz a capacidade fotossintética, não por afetar o fotossistema II, mas por afetar o fluxo de elétrons nas membranas dos tilacóides e levar à desativação da Rubisco (Sharkey, 2005).

Embora seja apropriado aos fisiologistas estudarem os diferentes tipos de estresses separadamente, muitas respostas podem não ser independentes ou específicas, como demonstrado por Gamon & Pearcy (1990) e Valladares & Pearcy (1997), pois estão associadas à ocorrência conjunta de outros estresses. Por exemplo, foi relatado que o estresse pela seca aumenta a tolerância do fotossistema II a altas temperaturas, e que a atividade do fotossistema *in vivo* é substancialmente mais resistente que previamente estimado por experimentos laboratoriais, sob condições bem controladas (Havaux, 1992; Ladjal *et al*, 2000; Valladares & Pearcy, 1997).

Considerando-se que a termotolerância do fotossistema II a temperaturas elevadas é resultante da interação entre fatores ambientais, estruturais e genéticos, o presente estudo é guiado pela hipótese de que a tolerância a altas temperaturas tenderia a ser semelhante entre espécies aparentadas que ocorrem em simpatria. Assume-se também que apresenta variações sazonais, sendo influenciada por características fisiológicas da espécie. Para

testar essas hipóteses, foi comparada a variação sazonal da termotolerância, através de medidas de fluorescência, entre espécies lenhosas de duas famílias botânicas co-ocorrendo em um fragmento de floresta semidecídua.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### *Área de estudo e espécies estudadas*

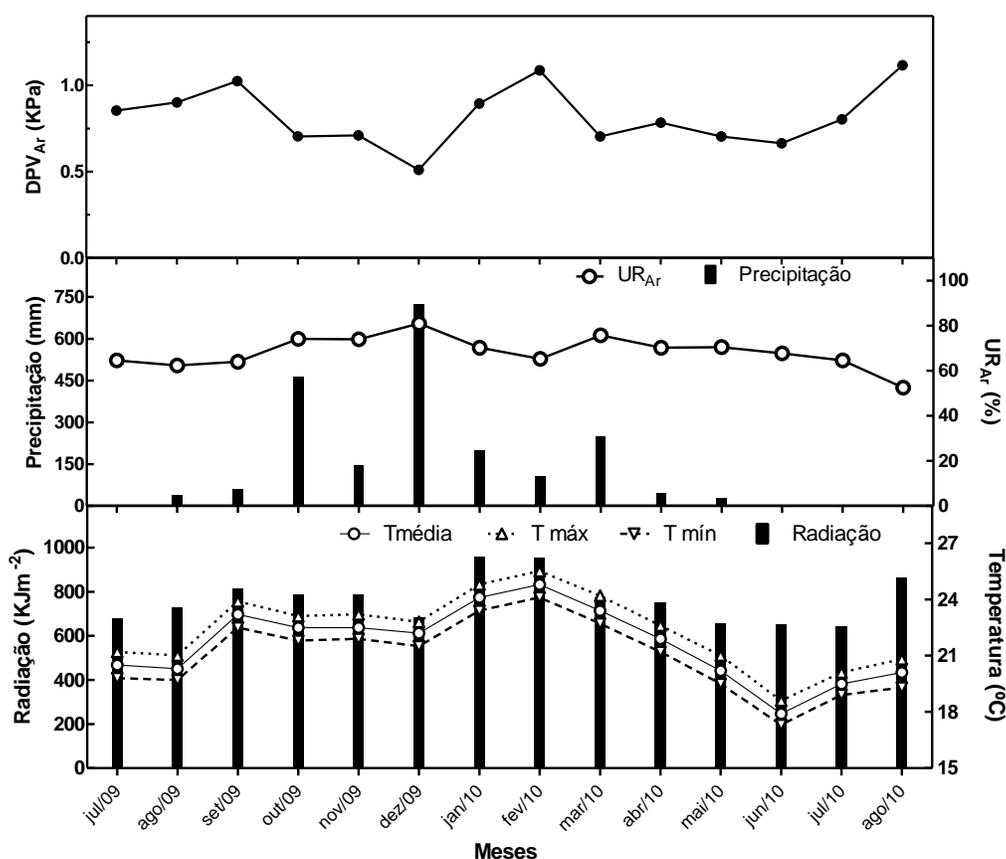
O estudo foi desenvolvido com quatro espécies de Melastomataceae, *Miconia albicans*, *Miconia lepidota*, *Miconia ibaguensis* e *Tibouchina granulosa*; e três espécies de Leguminosae, *Bauhinia longifolia*, *Machaerium villosum* e *Senna silvestris* (Ver Tabela 1 do Capítulo 1), encontradas em área de floresta tropical semidecídua na Estação Ecológica da Universidade Federal de Minas Gerais (E.E.-UFMG), Região Metropolitana de Belo Horizonte – MG. A E.E.-UFMG (Ver Figura 1 do Capítulo 1), localizada a 19°52'S/43°58'W, possui uma área de 102 hectares e variação altimétrica de 810 a 870 m.s.n.m. O clima local é classificado como Aw de Köppen, com verões quentes e úmidos e invernos frios e secos.

### *Informações climáticas*

Os dados meteorológicos foram obtidos de uma estação de superfície automática localizada dentro da área de pesquisa no decorrer do ano experimental. A Estação Pampulha – A521 está localizada a uma altitude de 869 metros, e disponibiliza os dados meteorológicos coletados no website do INMET (Instituto Nacional de Meteorologia): <http://www.inmet.gov.br>.

O ano de estudo foi de setembro de 2009 a agosto de 2010, caracterizado por temperaturas médias amenas, variando de 17,9°C em julho/2010 a 24,8°C em fevereiro/2010 e radiação variando de 642,8 KJm<sup>2</sup> em julho/2010 a 957,5 KJm<sup>2</sup> em

janeiro/2010. A estação seca foi registrada de junho a meados de setembro/2010, com ausência precipitação em julho e agosto e menor umidade relativa do ar (52,5%) em agosto. Na estação chuvosa o total máximo de precipitação ocorreu em dezembro/2009 (721,8mm) e maior umidade relativa do ar no mesmo mês (80,9%). Dois momentos denominados neste estudo de “transição chuvosa-seca” e “transição seca-chuvosa” compreenderam os períodos entre essas duas estações. O déficit de pressão de vapor da atmosfera médio ( $DPV_{Ar}$ ) também foi registrado, variando de 0,51KPa em dezembro de 2009 a 1,11KPa em agosto de 2010. Na Figura 1 estão representados os valores médios mensais de temperatura, radiação e umidade relativa do ar, a soma mensal da precipitação, e o déficit de pressão de vapor do Ar ( $DPV_{Ar}$ ) médio de cada mês, caracterizando as estações em que transcorreu o estudo.



**Figura 1.** Déficit de pressão de vapor do ar ( $DPV_{Ar}$ ) médio mensal e informações meteorológicas da região de estudo, obtidas em estação de superfície automática. Dados mensais médios coletados no período de 01 de julho de 2009 a 31 de agosto de 2010, disponíveis no site do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET).

### *Análise “ex-vivo” da tolerância fotossintética a altas temperaturas*

A fluorescência da clorofila *a* emitida pelas plantas reflete indiretamente a atividade fotossintética (Krause & Weis, 1991). O desempenho do fotossistema II foi avaliado através da técnica de obtenção da fluorescência dependente do aumento da temperatura, utilizando-se um medidor de fluorescência modulada (MINI-PAM, Waltz), conforme realizado por Knight & Ackerly (2002) e Valladares & Pearcy (1997), com modificações. Ramos com folhas sadias foram coletados de seis indivíduos de cada espécie na área de estudo, ao pré-amanhecer e ao meio-dia e levados rapidamente ao laboratório, mantidos em bolsa térmica e no escuro até o momento da realização dos testes. A luminosidade média no momento dos experimentos variou de 0,76 a 2,39  $\mu\text{mol}$ . As medidas foram realizadas em folhas totalmente expandidas, pois foi constatado que tecidos em desenvolvimento podem ser menos estáveis ao calor (Downton *et al*, 1984).

Para cada espécie, foram utilizados 30 discos foliares da região mediana do limbo foliar (ou foliolar, no caso das espécies de folhas compostas), de 1,5cm de diâmetro. Os fragmentos foram colocados entre duas placas metálicas forradas com papel filtro, sendo uma delas perfurada nas posições exatas dos fragmentos. Entre as placas, na região onde foram colocadas as amostras, foi inserido um termômetro digital de alta precisão. A placa com o papel filtro, o termômetro as amostras foram acondicionadas em um saco plástico *zip-lock*, submerso em banho-maria ultratermostático com circulador (modelo Quimis® 214D2), conforme Neuner & Pramsöhler (2006). As amostras foram submetidas a uma

variação de temperatura de 40° a 65°C, com elevação de 1,5°C a cada 2-3 minutos, intervalo no qual foram realizadas as medidas de fluorescência da clorofila.

Um experimento prévio foi realizado submetendo as amostras de indivíduos das sete espécies estudadas à variação de temperatura a partir de 25°C. Porém foi observado que as medidas de fluorescência modulada se mantinham até por volta de 45°C. Por esse motivo, as medidas passaram a ser realizadas com a variação térmica a partir de 40°C.

Foram calculadas as temperaturas de decaimento de 15% ( $T_{15}$ ) e 50% ( $T_{50}$ ) do rendimento potencial do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ), a partir de plotagem dos valores obtidos de  $F_v/F_m$  para cada temperatura, e posterior ajuste de equação sigmoidal (Godoy *et al*, 2010), utilizando-se o software Origin 8.0®.

As medidas da termotolerância fotossintética foram realizadas em quatro coletas durante o ano de estudo, incluindo uma estação chuvosa, uma seca e dois períodos de transição (Tab. 1), a fim de avaliar a influência da sazonalidade sobre ela.

**Tabela 1.** Informações meteorológicas da semana de cada coleta, obtidas em estação de superfície automática. Dados disponíveis no site do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET). Semanas de realização das coletas: **Transição S-C (seca-chuvosa):** 26/09/2000-03/10/2009; **Chuvosa:** 17-23/01/2010; **Transição C-S (chuvosa-seca):** 09-15/05/2010; **Seca:** 01-07/08/2010.

	Temperatura (°C)			Umidade (%)			Radiação (kJm <sup>2</sup> )	Chuva (mm)
	Média	Máxima.	Mínima.	Média	Máxima	Mínima		
<b>Transição S-C</b>	23,2	23,9	22,5	64,7	67,7	61,7	901,1	34,8
<b>Chuvosa</b>	24,1	24,8	23,3	69,1	72,6	65,5	971,3	19,8
<b>Transição C-S</b>	19,0	19,8	18,3	69,9	73,5	66,2	612,3	12,2
<b>Seca</b>	20,2	21,0	19,4	55,7	58,4	52,8	802,6	0,0

#### *Avaliação sazonal da Área Foliar Específica (AFE)*

A área foliar específica (AFE) foi calculada através da determinação da massa seca de fragmentos do limbo foliar e da medida de sua área, e calculada como:

$$AFE = \text{área} / \text{massa seca.}$$

Para avaliação sazonal da AFE foram realizadas quatro coletas ao longo do ano, nos mesmos dias das coletas indicadas na tabela 1. Em todas as quatro coletas foram utilizados ramos dos mesmos indivíduos amostrados para avaliação da termotolerância.

#### *Avaliação do status hídrico - Potencial Hídrico ( $\psi_w$ ) e Conteúdo Hídrico Relativo (CHR)*

Para avaliar o conteúdo hídrico relativo (CHR) e o potencial hídrico ( $\psi_w$ ), ramos com folhas saudáveis e totalmente expandidas foram coletados de seis indivíduos de cada espécie na área de estudo, ao pré-amanhecer e ao meio-dia, e levados rapidamente ao laboratório, acondicionados em bolsa térmica.

O potencial hídrico foi determinado com uma câmara de pressão marca PMS-600 em três ramos de cada indivíduo. Para avaliação do CHR, foram utilizados 10 fragmentos retirados de três a cinco folhas de cada indivíduo. As medidas do CHR foram realizadas através da metodologia usual de pesagem dos fragmentos foliares, calculada como:

$$\text{CHR} = [(MF - MS) / (MT - MS)] \times 100;$$

sendo MF a massa fresca dos discos foliares, MT a massa túrgida, determinada após imersão dos discos por 24 horas em água desionizada, e MS a massa seca, determinada após secagem em estufa a 60°C por 24h.

Os resultados da avaliação do *status* hídrico são descritos e discutidos no capítulo 1 desta dissertação.

#### *Análises correlativas*

Foram realizadas análises correlativas entre a termotolerância e os aspectos ambientais e morfo-fisiológicos possivelmente associados a ela. O quadro 1 apresenta os

pares testados. As correlações (Pearson) foram realizadas pelo software SigmaPlot®, após certificação da normalidade dos dados.

### *Análise estatística*

Os dados foram avaliados quanto a sua normalidade e homogeneidade de variâncias. Para normalização alguns dados foram transformados em  $\log(x+1)$ . Para a variável *termotolerância* ( $T_{15}$  e  $T_{50}$ ) os dados, com distribuição normal, foram comparados por ANOVA fatorial de medidas repetidas, considerando como fontes de variação o mês e a hora do dia (pré-amanhecer ou meio-dia). O teste de Tukey foi utilizado posteriormente para comparar médias, com intervalo de confiança de 95%. Para comparação das médias de AFE os dados foram submetidos ao teste de Tukey após ANOVA simples de medidas repetidas considerando como fonte de variação o mês. As análises foram realizadas pelo software SigmaPlot®.

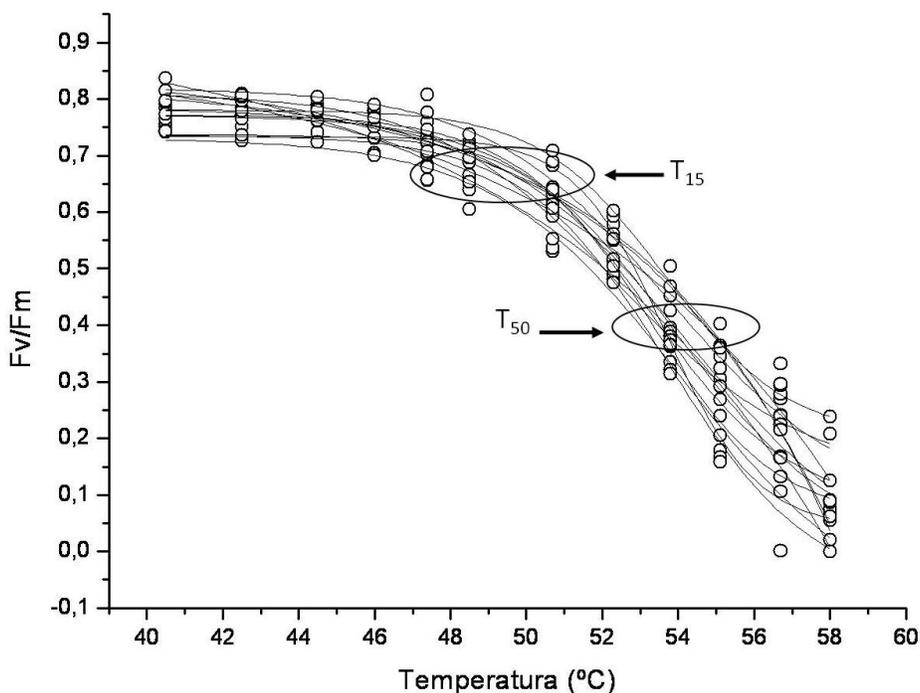
**Quadro 1.** Pares utilizados nos testes de correlação entre a termotolerância e os aspectos ambientais e morfo-fisiológicos.

<p><b>T<sub>50</sub> média</b> (média de T<sub>50</sub> ao pré-amanhecer e ao meio-dia)</p>	<p><i>versus</i></p>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Temperatura média, máxima e mínima de: 7, 15 e 30 dias anteriores às coletas;</li> <li>• Radiação média de: 7, 15 e 30 dias anteriores às coletas;</li> <li>• Pluviosidade total de: 7, 15 e 30 dias anteriores às coletas;</li> <li>• DPV médio de: 7, 15 e 30 dias anteriores às coletas;</li> <li>• Potencial hídrico ao pré-amanhecer e ao meio-dia dos grupos: Leguminosae, Melastomataceae e “todas as espécies”;</li> <li>• CHR dos grupos: Leguminosae, Melastomataceae e “todas as espécies”;</li> <li>• AFE dos grupos: Leguminosae, Melastomataceae e “todas as espécies”</li> </ul>
<p><b>T<sub>50</sub> PA</b> (T<sub>50</sub> ao pré-amanhecer)</p>		
<p><b>T<sub>50</sub> MD</b> (T<sub>50</sub> meio-dia)</p>		

## RESULTADOS

### *Análise “ex-vivo” da tolerância fotossintética a altas temperaturas*

Em geral, as espécies das duas famílias botânicas apresentaram um comportamento semelhante quanto ao rendimento potencial ( $F_v/F_m$ ) do fotossistema II (FSII). A redução na eficiência fotossintética como consequência do aumento contínuo da temperatura está representada na figura 2. As curvas apresentaram bom ajuste à regressão sigmoideal, a partir das quais foram calculadas as temperaturas de 15% e 50% de decaimento do  $F_v/F_m$  ( $T_{15}$  e  $T_{50}$ , respectivamente). Godoy *et al* (2010) já obtiveram bons resultados com a utilização de ajustes a curvas sigmoideais para determinação de  $T_{15}$  e  $T_{50}$ .



**Figura 2.** Exemplo de curva de ajuste sigmoideal do  $F_v/F_m$  em relação à temperatura para folhas de *Miconia lepidota*, usada para determinação das temperaturas de decaimento de 15% e 50% do  $F_v/F_m$  ( $T_{15}$  e  $T_{50}$ , respectivamente).

O início do decaimento do rendimento quântico potencial foi registrado em temperaturas elevadas. A termotolerância variou entre as espécies estudadas, entre as

épocas do ano e entre os horários do dia. A tabela 2 apresenta os resultados da variação da termotolerância dada pela época e pelo horário do dia em cada espécie, e expressa se o efeito de uma variável afetou significativamente a outra. Entre as Melastomataceae,  $T_{15}$  variou entre as épocas do ano em *Miconia albicans*, *M. ibaguensis* e *Tibouchina granulosa* e variou entre o pré-amanhecer e o meio-dia apenas em *M. lepidota*. A  $T_{50}$  variou entre épocas em todas as melastomatáceas e entre o pré-amanhecer e o meio-dia em *M. lepidota* e *T. granulosa*. Entre as Leguminosae,  $T_{15}$  variou entre épocas em *Bauhinia longifolia* e *S. silvestris* e não variou entre o pré-amanhecer e o meio-dia em nenhuma espécie.  $T_{50}$  variou entre épocas apenas em *B. longifolia* e também não variou entre os horários do dia em nenhuma espécie. Houve efeito de uma variável sobre a outra (mês x hora) em *M. albicans*, *M. lepidota*, *T. granulosa* e *B. longifolia*.

A menor temperatura de decaimento de 15% do  $F_v/F_m$  ( $T_{15}$ ), registrada na transição entre a estação seca e a chuvosa (final de setembro e início de outubro) ao meio-dia em *Miconia albicans*, foi aproximadamente 45°C. A maior, registrada em agosto (estação seca) ao meio-dia na mesma espécie, foi 55°C (Tabela 3). As temperaturas de decaimento de 50% do  $F_v/F_m$  ( $T_{50}$ ) variaram de 51,6 °C, na estação chuvosa (janeiro) ao pré-amanhecer em *T. granulosa*, a 60°C, na seca (agosto) ao meio-dia em *M. albicans* (Tabela 4).

Entre as Melastomataceae, a espécie que apresentou decaimento inicial do  $F_v/F_m$  em temperaturas mais baixas em todas as épocas foi *T. granulosa*, com exceção da estação de transição seca-chuvosa, em que tanto *T. granulosa* quanto *M. ibaguensis* apresentaram baixa  $T_{15}$  ao pré-amanhecer ( $T_{15\text{ PA}}$ ) e tanto *T. granulosa* quanto *M. lepidota* apresentaram baixa  $T_{15}$  ao meio-dia ( $T_{15\text{ MD}}$ ). As espécies de *Miconia* tiveram decaimento inicial do rendimento potencial em temperaturas mais elevadas, sendo que ao pré-amanhecer *M. lepidota* apresentou maior  $T_{15}$  na estação de transição seca-chuvosa e *M. albicans* nas

outras três, e ao meio-dia *M. ibaguensis* apresentou maior  $T_{15}$  na estação de transição seca-chuvosa e na chuvosa, *M. lepidota* na estação de transição chuvosa-seca e *M. albicans* na seca. Entre as Leguminosae, a espécie que apresentou o decaimento inicial do  $F_v/F_m$  em temperaturas mais elevadas foi *B. longifolia*, com exceção da estação chuvosa (janeiro), quando *S. silvestris* apresentou maiores valores para  $T_{15}$  (Tabela 3).

**Tabela 2.** ANOVA fatorial de medidas repetidas. F e p-valor para  $T_{15}$  e  $T_{50}$  (entre épocas do ano e horários do dia para cada espécie). Médias e desvio padrão são apresentados nas tabelas 3 e 4. Em negrito valores estatisticamente significativos.

Espécie	Fonte de variação	$T_{15}$		$T_{50}$	
		F	P	F	P
<i>Miconia albicans</i>	Época do ano	22,642	<0,001	7,647	<b>0,002</b>
	Horário do dia	3,501	0,120	0,715	0,436
	Época * Horário	9,568	<0,001	0,436	<0,001
<i>Miconia ibaguensis</i>	Época do ano	19,052	<0,001	7,142	<b>0,003</b>
	Horário do dia	2,535	0,172	0,0749	0,795
	Época * Horário	2,714	0,082	1,538	0,246
<i>Miconia lepidota</i>	Época do ano	0,873	0,477	22,403	<0,001
	Horário do dia	35,998	<b>0,002</b>	26,901	<b>0,004</b>
	Época * Horário	61,048	<0,001	10,731	<0,001
<i>Tibouchina granulosa</i>	Época do ano	10,151	<0,001	9,366	<0,001
	Horário do dia	0,983	0,367	7,230	<b>0,043</b>
	Época * Horário	6,242	<b>0,006</b>	0,679	0,578
<i>Bauhinia longifolia</i>	Época do ano	26,650	<0,001	3,626	<b>0,038</b>
	Horário do dia	2,196	0,198	1,771	0,241
	Época * Horário	6,004	<b>0,007</b>	12,389	<0,001
<i>Machaerium villosum</i>	Época do ano	2,379	0,111	0,848	0,489
	Horário do dia	6,425	0,052	4,835	0,079
	Época * Horário	0,576	0,639	0,956	0,439
<i>Senna silvestris</i>	Época do ano	20,469	<0,001	0,671	0,583
	Horário do dia	0,060	0,816	0,0088	0,929
	Época * Horário	0,490	0,695	0,762	0,582

**Tabela 3.** Temperaturas do decaimento de 15% ( $T_{15}$ ) do rendimento fotossintético ( $F_v/F_m$ ) (média  $\pm$  desvio padrão). Letras diferentes representam diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) dentro da mesma espécie, segundo teste de Tukey após ANOVA de medidas repetidas. \* - espécies que não apresentaram diferenças significativas entre épocas do ano. Semanas de coleta: **estação transição S-C** (seca-chuvosa): 26/09/2000-03/10/2009; **chuvosa**: 17-23/01/2010; **transição C-S** (chuvosa seca): 09-15/05/2010; **seca**: 01-07/08/2010.

Espécie	Coletas ao pré-amanhecer			
	Transição S-C	Chuvosa	Transição C-S	Seca
<i>M. albicans</i>	49,11 $\pm$ 2,766 <sup>B</sup>	51,56 $\pm$ 1,944 <sup>AB</sup>	51,52 $\pm$ 1,850 <sup>AB</sup>	51,96 $\pm$ 1,454 <sup>A</sup>
<i>M. ibaguensis</i>	45,11 $\pm$ 1,666 <sup>B</sup>	51,15 $\pm$ 1,987 <sup>A</sup>	49,36 $\pm$ 1,762 <sup>A</sup>	50,59 $\pm$ 1,899 <sup>A</sup>
<i>M. lepidota</i>	51,42 $\pm$ 2,082 <sup>A</sup>	49,52 $\pm$ 1,271 <sup>B</sup>	49,55 $\pm$ 1,426 <sup>B</sup>	48,82 $\pm$ 1,517 <sup>B</sup>
<i>T. granulosa</i>	46,50 $\pm$ 2,413 <sup>B</sup>	47,44 $\pm$ 1,279 <sup>AB</sup>	48,11 $\pm$ 1,378 <sup>A</sup>	48,72 $\pm$ 1,823 <sup>A</sup>
<i>B. longifolia</i>	46,72 $\pm$ 1,894 <sup>B</sup>	48,08 $\pm$ 1,519 <sup>B</sup>	49,71 $\pm$ 1,879 <sup>A</sup>	50,65 $\pm$ 1,902 <sup>A</sup>
<i>M. villosum</i> *	49,03 $\pm$ 2,625 <sup>A</sup>	48,40 $\pm$ 2,780 <sup>A</sup>	49,60 $\pm$ 1,627 <sup>A</sup>	49,73 $\pm$ 1,900 <sup>A</sup>
<i>S. silvestris</i>	47,42 $\pm$ 1,826 <sup>B</sup>	49,42 $\pm$ 1,854 <sup>A</sup>	49,63 $\pm$ 1,061 <sup>A</sup>	47,63 $\pm$ 1,881 <sup>AB</sup>
Espécie	Coletas ao meio-dia			
	Transição S-C	Chuvosa	Transição C-S	Seca
<i>M. albicans</i>	44,98 $\pm$ 3,330 <sup>C</sup>	49,61 $\pm$ 1,919 <sup>B</sup>	49,80 $\pm$ 1,841 <sup>B</sup>	55,04 $\pm$ 1,986 <sup>A</sup>
<i>M. ibaguensis</i>	49,46 $\pm$ 2,674 <sup>AB</sup>	51,84 $\pm$ 2,566 <sup>A</sup>	49,33 $\pm$ 3,075 <sup>B</sup>	50,68 $\pm$ 1,478 <sup>AB</sup>
<i>M. lepidota</i>	45,95 $\pm$ 2,096 <sup>B</sup>	48,97 $\pm$ 1,316 <sup>A</sup>	49,99 $\pm$ 1,174 <sup>A</sup>	49,90 $\pm$ 1,127 <sup>A</sup>
<i>T. granulosa</i>	48,31 $\pm$ 2,184 <sup>A</sup>	45,89 $\pm$ 1,641 <sup>B</sup>	48,91 $\pm$ 1,467 <sup>A</sup>	49,34 $\pm$ 1,768 <sup>A</sup>
<i>B. longifolia</i>	49,15 $\pm$ 2,346 <sup>AB</sup>	47,96 $\pm$ 1,201 <sup>B</sup>	50,06 $\pm$ 1,664 <sup>A</sup>	50,23 $\pm$ 1,711 <sup>A</sup>
<i>M. villosum</i> *	47,73 $\pm$ 2,569 <sup>A</sup>	47,89 $\pm$ 2,659 <sup>A</sup>	48,84 $\pm$ 2,803 <sup>A</sup>	49,84 $\pm$ 1,883 <sup>A</sup>
<i>S. silvestris</i>	47,19 $\pm$ 2,864 <sup>B</sup>	51,07 $\pm$ 2,455 <sup>A</sup>	49,30 $\pm$ 1,846 <sup>AB</sup>	48,20 $\pm$ 1,932 <sup>B</sup>

A capacidade de tolerância a altas temperaturas é avaliada preferencialmente pela temperatura de decaimento de 50% do  $F_v/F_m$ , quando há maior dano ao processo fotossintético. No grupo das Melastomataceae, *M. albicans* foi a espécie que se apresentou mais termotolerante por maior período do ano, sendo que *M. lepidota* apresentou maior termotolerância na estação de transição seca-chuvosa (entre setembro e outubro). Entre as leguminosas, a espécie mais termotolerante durante maior período do ano foi *B. longifolia*, com exceção da estação de transição seca-chuvosa, quando *Machaerium villosum* apresentou maiores valores de  $T_{50}$  (Tabela 4). É importante ressaltar que em geral foram as Melastomataceae que apresentaram maiores variações na termotolerância entre as épocas do ano. *M. lepidota* apresentou variação de até 2,6°C na  $T_{15 PA}$  e de 5,9°C na  $T_{50 PA}$ , e em *M.*

*albicans* foi registrada variação, entre épocas do ano, de até 10,1°C na T<sub>15 MD</sub> e de 4,7°C na T<sub>50 MD</sub>.

**Tabela 4.** Temperaturas do decaimento de 50% (T<sub>50</sub>) do rendimento fotossintético (F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>) (média ± desvio padrão). Letras diferentes representam diferenças significativas (p<0,05) dentro da mesma espécie segundo teste de Tukey após ANOVA de medidas repetidas. \* - espécies que não apresentaram diferenças significativas entre épocas do ano. Semanas de coleta: **estação transição S-C** (seca-chuvosa): 26/09/2000-03/10/2009; **chuvosa**: 17-23/01/2010; **transição C-S** (chuvosa seca): 09-15/05/2010; **seca**: 01-07/08/2010.

Espécie	Coletas ao pré-amanhecer			
	Transição S-C	Chuvosa	Transição C-S	Seca
<i>M. albicans</i>	56,71 ± 1,822 <sup>A</sup>	55,72 ± 1,627 <sup>A</sup>	57,02 ± 1,590 <sup>A</sup>	56,71 ± 1,787 <sup>A</sup>
<i>M. ibaguensis</i>	53,04 ± 2,355 <sup>A</sup>	54,76 ± 1,463 <sup>A</sup>	55,21 ± 1,457 <sup>A</sup>	55,48 ± 1,364 <sup>A</sup>
<i>M. lepidota</i>	59,01 ± 2,053 <sup>A</sup>	53,16 ± 0,910 <sup>C</sup>	53,89 ± 1,031 <sup>BC</sup>	55,35 ± 1,664 <sup>B</sup>
<i>T. granulosa</i>	54,02 ± 2,746 <sup>A</sup>	51,61 ± 1,555 <sup>B</sup>	53,72 ± 2,080 <sup>AB</sup>	54,31 ± 1,092 <sup>A</sup>
<i>B. longifolia</i>	53,81 ± 2,517 <sup>B</sup>	55,00 ± 1,976 <sup>B</sup>	54,95 ± 1,898 <sup>B</sup>	56,99 ± 1,749 <sup>A</sup>
<i>M. villosum</i> *	56,03 ± 2,773 <sup>A</sup>	54,52 ± 2,558 <sup>A</sup>	55,13 ± 2,935 <sup>A</sup>	55,14 ± 1,637 <sup>A</sup>
<i>S. silvestris</i> *	53,51 ± 2,750 <sup>A</sup>	53,08 ± 1,715 <sup>A</sup>	53,71 ± 1,344 <sup>A</sup>	53,58 ± 1,205 <sup>A</sup>
Espécie	Coletas ao meio-dia			
	Transição S-C	Chuvosa	Transição C-S	Seca
<i>M. albicans</i>	55,78 ± 3,112 <sup>B</sup>	54,37 ± 1,758 <sup>B</sup>	56,32 ± 1,940 <sup>B</sup>	60,38 ± 2,350 <sup>A</sup>
<i>M. ibaguensis</i>	52,71 ± 2,382 <sup>B</sup>	54,50 ± 1,584 <sup>AB</sup>	56,08 ± 2,898 <sup>A</sup>	54,78 ± 1,633 <sup>A</sup>
<i>M. lepidota</i>	54,90 ± 2,772 <sup>A</sup>	52,85 ± 0,833 <sup>B</sup>	53,69 ± 1,240 <sup>AB</sup>	55,56 ± 1,338 <sup>A</sup>
<i>T. granulosa</i>	54,61 ± 2,063 <sup>AB</sup>	52,80 ± 1,999 <sup>B</sup>	54,64 ± 1,891 <sup>AB</sup>	54,79 ± 1,418 <sup>A</sup>
<i>B. longifolia</i>	54,40 ± 2,215 <sup>AB</sup>	54,89 ± 1,090 <sup>AB</sup>	55,88 ± 1,794 <sup>A</sup>	54,13 ± 1,117 <sup>B</sup>
<i>M. villosum</i> *	54,71 ± 2,633 <sup>A</sup>	53,31 ± 2,183 <sup>A</sup>	54,13 ± 2,794 <sup>A</sup>	55,11 ± 1,079 <sup>A</sup>
<i>S. silvestris</i> *	53,59 ± 2,567 <sup>A</sup>	53,16 ± 1,848 <sup>A</sup>	53,53 ± 1,540 <sup>A</sup>	54,51 ± 1,960 <sup>A</sup>

#### Avaliação sazonal da Área Foliar Específica (AFE)

A área foliar específica (AFE) reflete a espessura e densidade do limbo foliar, de forma que folhas espessas apresentam menor AFE. O menor valor médio de AFE foi registrado em janeiro em *Tibouchina granulosa* (0,83cm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup>) e o maior valor ao final de setembro e início de outubro, em *S. silvestris* (2,28 cm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup>). Entre as Melastomataceae, a espécie que apresentou maiores valores de AFE foi *Miconia lepidota*, enquanto *T. granulosa* teve menor AFE em todas as épocas. No grupo das Leguminosae, todas as espécies apresentaram valores próximos de AFE, porém foi registrado um aumento

considerável e singular da AFE ao final de setembro e início de outubro em *S. silvestris*. A tabela 5 apresenta as variações sazonais dos valores de AFE em cada espécie. Apenas *Bauhinia longifolia* e *T. granulosa* mantiveram AFE constante durante todo o ano de estudo.

**Tabela 5.** Área foliar específica (AFE), em  $\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$ , em cada espécie de Melastomataceae e Leguminosae (média  $\pm$  desvio padrão). Letras diferentes representam diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) entre as médias (p-valor para teste de Tukey após ANOVA simples de medidas repetidas. Semanas de coleta: **estação transição S-C** (seca-chuvosa): 26/09/2000-03/10/2009; **chuvosa**: 17-23/01/2010; **transição C-S** (chuvosa seca): 09-15/05/2010; **seca**: 01-07/08/2010.

Espécie	Estação			
	Transição S-C	Chuvosa	Transição C-S	Seca
Melastomataceae				
<i>M. albicans</i>	<b>0,98</b> $\pm$ 0,177 <sup>B</sup>	<b>1,46</b> $\pm$ 0,290 <sup>A</sup>	<b>1,32</b> $\pm$ 0,069 <sup>A</sup>	<b>1,37</b> $\pm$ 0,117 <sup>A</sup>
<i>M. ibaguensis</i>	<b>1,09</b> $\pm$ 0,190 <sup>B</sup>	<b>1,14</b> $\pm$ 0,095 <sup>B</sup>	<b>1,36</b> $\pm$ 0,165 <sup>A</sup>	<b>1,25</b> $\pm$ 0,190 <sup>AB</sup>
<i>M. lepidota</i>	<b>1,35</b> $\pm$ 0,201 <sup>C</sup>	<b>1,43</b> $\pm$ 0,210 <sup>BC</sup>	<b>1,73</b> $\pm$ 0,100 <sup>A</sup>	<b>1,64</b> $\pm$ 0,261 <sup>AB</sup>
<i>T. granulosa</i>	<b>0,89</b> $\pm$ 0,310 <sup>A</sup>	<b>0,83</b> $\pm$ 0,138 <sup>A</sup>	<b>0,85</b> $\pm$ 0,190 <sup>A</sup>	<b>0,84</b> $\pm$ 0,087 <sup>A</sup>
Leguminosae				
<i>B. longifolia</i>	<b>1,46</b> $\pm$ 0,529 <sup>A</sup>	<b>1,21</b> $\pm$ 0,153 <sup>A</sup>	<b>1,06</b> $\pm$ 0,167 <sup>A</sup>	<b>1,11</b> $\pm$ 0,159 <sup>A</sup>
<i>M. villosum</i>	<b>1,55</b> $\pm$ 0,406 <sup>A</sup>	<b>1,08</b> $\pm$ 0,228 <sup>B</sup>	<b>1,21</b> $\pm$ 0,221 <sup>AB</sup>	<b>1,35</b> $\pm$ 0,242 <sup>AB</sup>
<i>S. silvestris</i>	<b>2,28</b> $\pm$ 0,798 <sup>A</sup>	<b>1,34</b> $\pm$ 0,132 <sup>B</sup>	<b>1,25</b> $\pm$ 0,116 <sup>B</sup>	<b>1,18</b> $\pm$ 0,119 <sup>B</sup>

#### *Avaliação do status hídrico - Potencial Hídrico ( $\psi_w$ ) e Conteúdo Hídrico Relativo (CHR)*

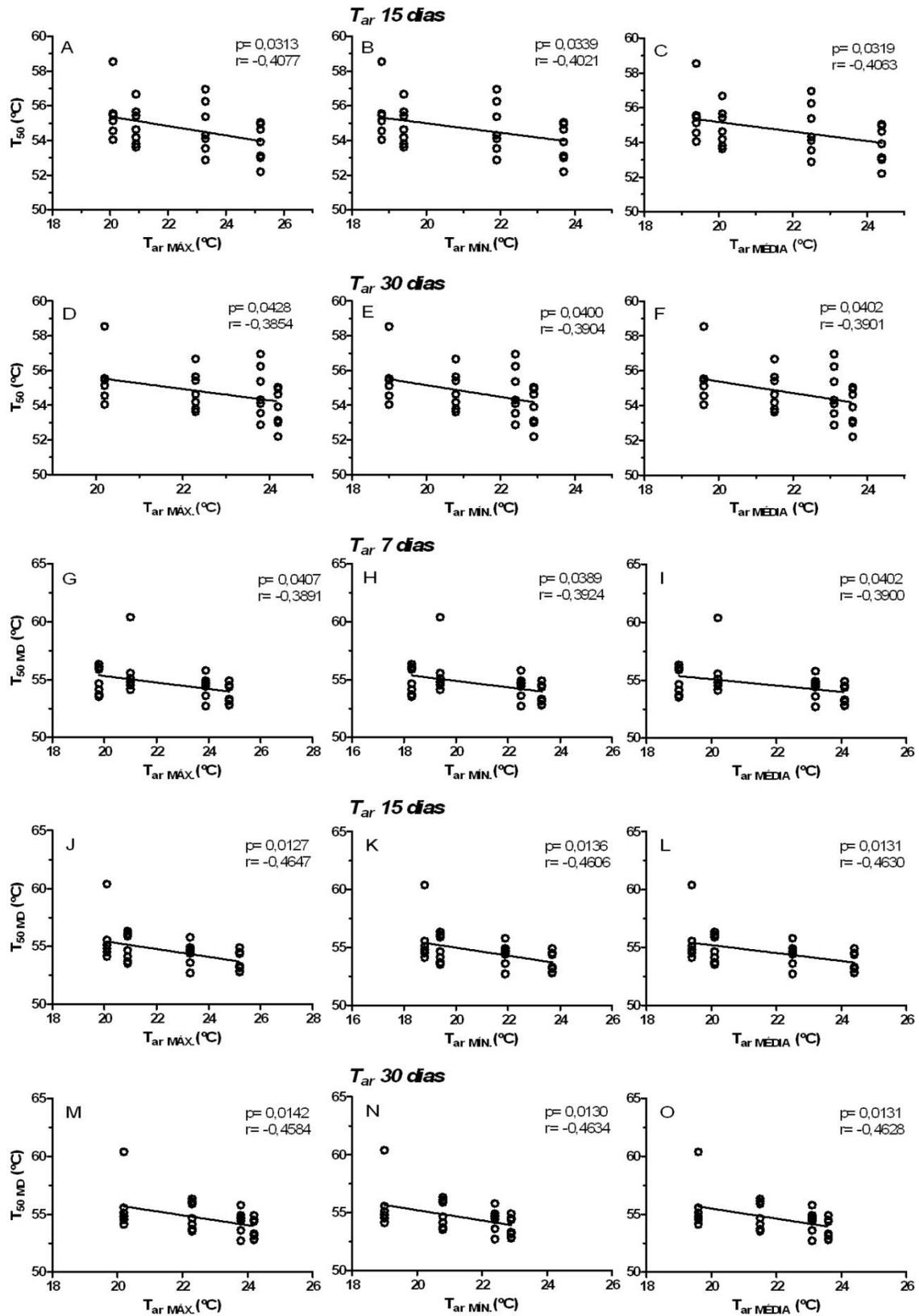
Vide resultados e discussão do capítulo 1 (Tabelas 4, 5 e 6 do capítulo 1).

#### *Análises correlativas*

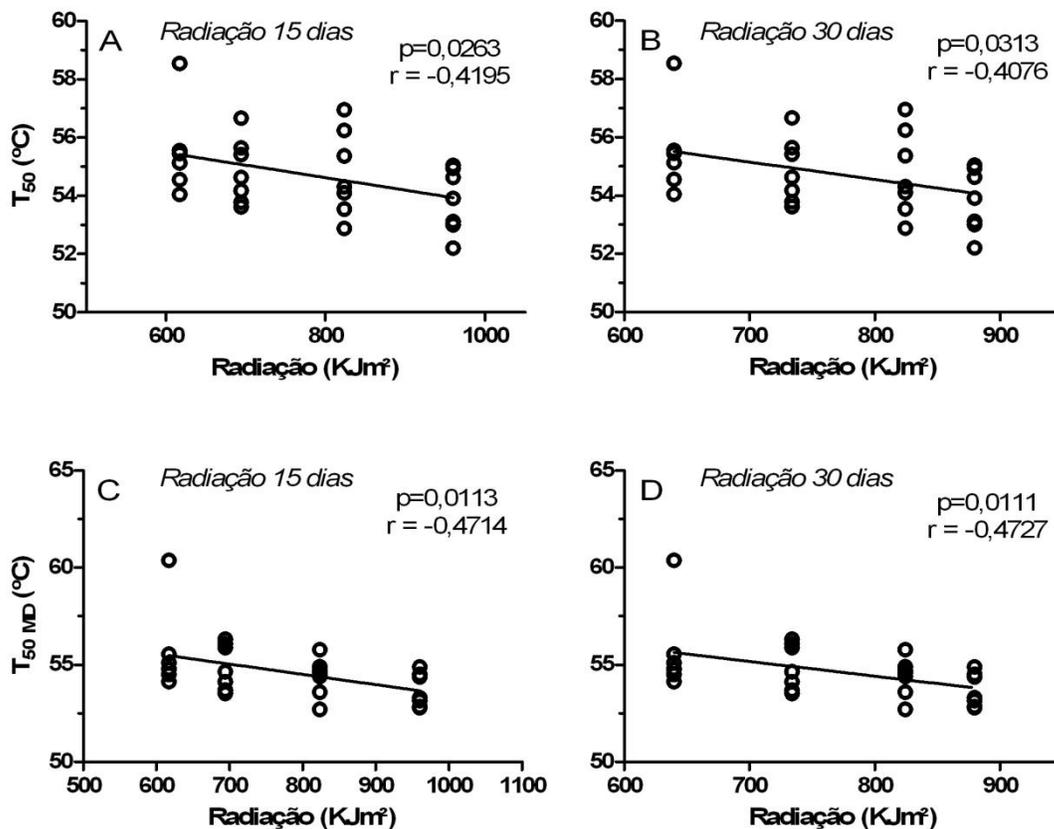
As análises correlativas para examinar a dependência da termotolerância dos fatores ambientais ou próprios de cada espécie (potencial hídrico e área foliar específica) apontaram que a termotolerância ( $T_{50}$ ) média do pré-amanhecer e meio-dia foi correlacionada negativamente às temperaturas máxima, mínima e média do ar de quinze e trinta dias anteriores às coletas, enquanto a termotolerância ao meio-dia ( $T_{50 \text{ MD}}$ ) foi

correlacionada às temperaturas máxima, mínima e média de sete, quinze e trinta dias anteriores (Fig. 4). No entanto, a  $T_{50PA}$  não foi correlacionada às temperaturas de nenhum dos períodos (7, 15 ou 30 dias).  $T_{50}$  média também foi negativamente correlacionada à radiação média de quinze e trinta dias anteriores às coletas, assim como  $T_{50 MD}$ , enquanto não foi encontrada dependência de  $T_{50PA}$  com a radiação (Fig. 5). Foram observadas correlações negativas também entre a  $T_{50}$  e a pluviosidade total de trinta dias anteriores, e entre a  $T_{50}$  e a pluviosidade de quinze e trinta dias anteriores às coletas (Fig. 6). Em relação aos aspectos ambientais, todos os demais pares comparados não apresentaram correlações significativas.

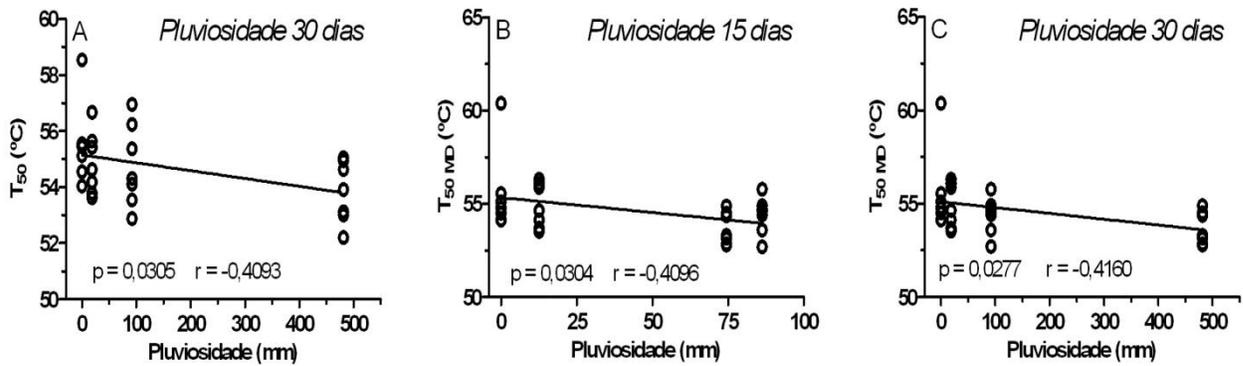
Foi observada correlação negativa entre a  $T_{50}$  média,  $T_{50PA}$  e  $T_{50 MD}$  e o conteúdo hídrico relativo (CHR) dentro do grupo das Melastomataceae, mas não foi encontrada correlação para o grupo das leguminosas ou de todas as espécies (Fig. 7). Também foram registradas correlações entre a  $T_{50MD}$  e o potencial hídrico ao meio-dia para as Melastomataceae, no entanto, o mesmo não foi observado no grupo das Leguminosae (Fig. 8). Também não houve correlação entre  $T_{50}$  média e a AFE de nenhum dos grupos avaliados.



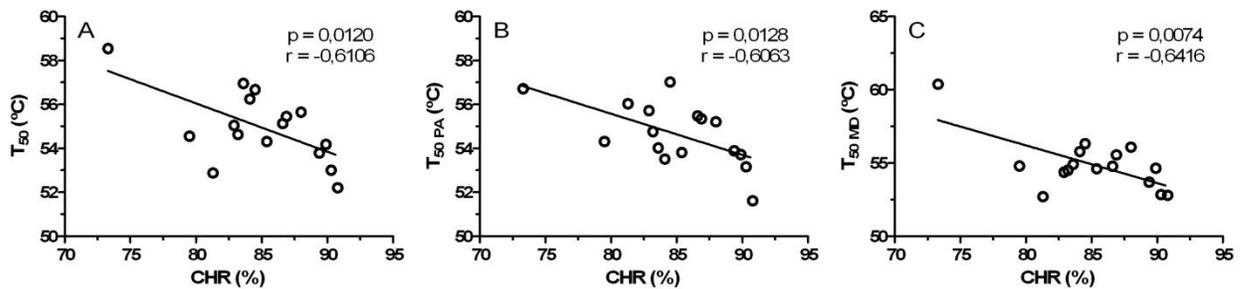
**Figura 4.** Correlações entre a termotolerância média do pré-amanhecer e do meio-dia ( $T_{50}$ ) e: temperatura do ar máxima (A), mínima (B) e média (C) de quinze dias anteriores às coletas; máxima (D), mínima (E) e média (F) de trinta dias anteriores às coletas. Correlações entre a termotolerância ao meio-dia ( $T_{50MD}$ ) e: temperatura do ar máxima (G), mínima (H) e média (I) de sete dias anteriores à coleta; máxima (J), mínima (K) e média (L) de quinze dias anteriores às coletas; máxima (M), mínima (N) e média (O) de trinta dias anteriores às coletas. p-valor e  $r$  para correlação de Pearson.



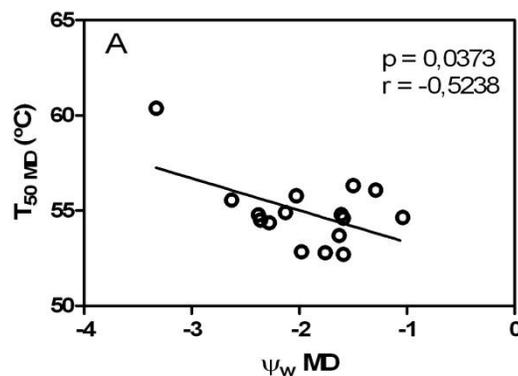
**Figura 5.** Correlações entre a termotolerância média do pré-amanhecer e do meio-dia ( $T_{50}$ ) e: radiação média de quinze dias anteriores (A) e trinta dias anteriores (B). Correlações entre a termotolerância ao meio-dia ( $T_{50MD}$ ) e: radiação média de quinze dias anteriores (C) e trinta dias anteriores às coletas (D). p-valor e  $r$  para correlação de Pearson.



**Figura 6.** Correlação entre a termotolerância média do pré-amanhecer e do meio-dia ( $T_{50}$ ) e a pluviosidade total de trinta dias anteriores às coletas (A). Correlações entre a termotolerância ao meio-dia ( $T_{50\text{ MD}}$ ) e a pluviosidade total de quinze dias (B) e trinta dias anteriores às coletas.  $p$ -valor e  $r$  para correlação de Pearson.



**Figura 7.** Correlações entre o conteúdo hídrico relativo (CHR) e a termotolerância ( $T_{50}$ , média do pré-amanhecer e do meio-dia) (A), a termotolerância ao pré-amanhecer ( $T_{50\text{ PA}}$ ) (B) e a termotolerância ao meio-dia ( $T_{50\text{ MD}}$ ) (C) apenas para o grupo das Melastomataceae.  $p$ -valor e  $r$  para correlação de Pearson.



**Figura 8.** Correlação entre a termotolerância ao meio-dia ( $T_{50\text{ MD}}$ ) e o potencial hídrico ao meio-dia ( $\psi_w\text{ MD}$ ) para o grupo das Melastomataceae.  $p$ -valor e  $r$  para correlação de Pearson.

## DISCUSSÃO

A redução na eficiência fotossintética como consequência do aumento contínuo da temperatura tem sido alvo de diversos estudos e progressos têm sido alcançados na compreensão de como a fotossíntese é afetada pelo calor. No presente estudo, a termotolerância variou entre as espécies estudadas e entre as épocas do ano, conforme sugerido por Knight & Ackerly (2002), que constataram a tolerância fotossintética ao calor é diferente entre gêneros e espécies e altamente plástica. A eficiência fotoquímica máxima ( $F_v/F_m$ ) do fotossistema II (FS II) se manteve constante até por volta de 40°C a 45°C, quando se iniciou o processo de redução do rendimento. Em condições de estresse por altas temperaturas a redução do  $F_v/F_m$  é decorrente dos danos causados ao aparato fotossintético (Havaux, 1992; Krause & Weis, 1991). As temperaturas de decaimento de 15% do rendimento do FS II ( $T_{15}$ ) registradas neste estudo estão acima da faixa de aquecimento mencionada por Ducruet *et al* (2007), e do limiar entre aquecimento e estresse por calor, entre 38 e 40°C, que em muitas espécies induz importantes alterações no cloroplasto, como mudanças estruturais na membrana dos tilacóides e reorganização nas vias de transferência de elétrons (Schrader *et al*, 2004; Sharkey, 2005).

De maneira geral, entre as Melastomataceae, *Tibouchina granulosa* se apresentou mais sensível ao estresse por calor, pois durante o gradiente de aquecimento, o dano ao FS II começou a ser notado mais rapidamente (menores valores de  $T_{15}$ ) e entre as Leguminosae, *Bauhinia longifolia* foi a espécie cujo FS II demorou mais a responder ao estresse por aumento de temperatura (maiores valores de  $T_{15}$ ). As temperaturas registradas nessas famílias para redução de 15% do rendimento potencial inicial são coerentes com aquelas registradas em outros trabalhos. Valladares & Pearcy (1997) relataram temperaturas entre 40° e 45°C para o início do decaimento do  $F_v/F_m$  em indivíduos bem hidratados de uma

espécie esclerofila de chaparral californiano e entre 45° e 50°C para indivíduos submetidos a estresse hídrico. Para espécies de cedro do mediterrâneo, Ladjal *et al* (2000) encontraram temperaturas de  $T_{15}$  entre 40°C e 45°C, que se elevaram após as plantas serem submetidas a estresse hídrico, enquanto Godoy *et al.* (2010) registraram valores similares de  $T_{15}$  tanto para espécies bem hidratadas quando sob estresse hídrico, entre 39°C e 41°C.

*B. longifolia* e *M. albicans* se destacaram nas duas famílias por se manterem mais tolerantes ao calor durante maior período do ano de estudo. As  $T_{50}$  registradas para as melastomatáceas e leguminosas estudadas estão dentro do domínio do estresse por calor, considerado por Ducruet *et al* (2007) na faixa entre cerca de 40° e 60°C, e próximas daquelas consideradas extremamente elevadas - acima de 60°C. Os autores relatam que às temperaturas de estresse por calor diversas alterações irreversíveis são causadas no aparato fotossintético. Saidi *et al.* (2010), em uma revisão sobre o tema, relatam que as plantas possuem dezenas de mecanismos de resistência ao calor, e sugerem que após a elevação da temperatura o sinal do aquecimento, traduzido por diversas rotas, culmina na ativação de proteínas de choque térmico (HSP) e no início da reação de termotolerância no interior das células.

Os valores de  $T_{50}$  registrados no presente trabalho se assemelham àquelas encontradas em espécies de deserto e regiões costeiras na Califórnia (Knight & Ackerly, 2002) e bem acima daquelas observadas em espécies nativas e invasoras da península ibérica por Godoy *et al* (2010). Valladares & Pearcy (1997) também registraram temperaturas acima de 50°C para o decaimento de metade do  $F_v/F_m$  tanto em indivíduos bem hidratados de uma espécie esclerófila quanto naqueles submetidos a estresse hídrico. A termotolerância das espécies foi maior na estação seca (agosto) ou na transição seca-

chuvosa (final de setembro/início de outubro), que podem ser correspondentes, respectivamente, ao auge e ao fim da estação seca.

As espécies que apresentaram maiores variações na termotolerância entre épocas do ano foram do grupo das Melastomataceae, em especial, do gênero *Miconia*. Essa capacidade de se adaptar à condição de estresse por calor reflete um importante aspecto da plasticidade dessas espécies. A plasticidade da termotolerância pode ser uma estratégia para sobrevivência dessas espécies em ambientes muito quentes ou submetidos a grandes flutuações de temperaturas (Berry & Björkman, 1980; Weis, 1984; Yordanov *et al*, 1995). Embora o ambiente em que essas plantas estão estabelecidas atualmente não apresente temperaturas tão elevadas, tem sido frequentemente divulgada a tendência de elevação da temperatura média global (Allen *et al*, 2009; Hansen *et al*, 2006; Houghton *et al*, 2001) e os efeitos das alterações climáticas, incluindo o aquecimento, sobre a fisiologia das plantas, em especial daquelas associadas de algum modo ao consumo humano (DaMatta, 2008; DaMatta *et al*, 2010). Lobell & Asner (2003) já demonstraram que altas temperaturas foliares reduzem o crescimento de muitas espécies e limitam a produção agrícola. Além do aquecimento global, há ainda a alteração no regime das chuvas decorrente das mudanças climáticas, que pode resultar em períodos de forte estresse hídrico, quando a capacidade de tolerar altas temperaturas se torna extremamente importante para manutenção da assimilação de carbono. Dessa maneira, a enorme plasticidade da termotolerância exibida, em especial por *Miconia albicans* e *M. lepidota*, aponta para a maior possibilidade de sucesso dessas espécies em um cenário de mudanças climáticas.

Gamon & Percy (1990) constataram que a tolerância do processo fotossintético às variações da temperatura está associada à ocorrência conjunta de outros estresses. Tem sido

relatado que a tolerância térmica do FS II aumenta com a exposição a temperaturas moderadamente elevadas (Havaux, 1992) e com a seca (Ghouil et al., 2003; Havaux, 1992; Ladjal et al., 2000; Valladares and Percy, 1997). Assumindo a premissa que a termotolerância fotossintética depende de fatores abióticos como a temperatura, a radiação e a disponibilidade hídrica, esperava-se que as Melastomataceae e Leguminosae estudadas fossem mais termotolerantes no período do ano com maiores temperaturas e radiação. No entanto, as correlações indicaram que quanto maior a temperatura do ambiente e mais intensa a radiação, menor foi a termotolerância.

O período das coletas que apresentaram maiores temperaturas e radiação corresponde à época de maior pluviosidade (janeiro e setembro/outubro), enquanto o período das coletas com menores temperaturas e radiação (principalmente julho/agosto) coincide com a época mais seca. As correlações negativas entre a termotolerância e a pluviosidade total indicam que é possível que o estresse hídrico no período de seca seja o fator que mais afeta a termotolerância nessas espécies, e assim anule os efeitos da baixa temperatura do ar nessa época do ano. Já foi relatado por outros autores que o estresse pela seca aumenta a tolerância do fotossistema II (FSII) a altas temperaturas (Havaux, 1992; Ladjal *et al.*, 2000). O melhoramento da termorresistência por seca e calor induzidos foi confirmado por experimentos realizados por Valladares & Percy (1997). Um dos principais resultados desse estudo é que *in vivo* a atividade do FS II é substancialmente mais resistente que previamente estimado por experimentos laboratoriais, onde os efeitos de uma restrição definida foram estudados em testes que consideraram resposta a apenas um fator, sob condições bem controladas. Havaux (1992) também comprovou que o estresse hídrico reforçou a resistência do FS II a outros estresses que são usualmente associados com a seca em condições naturais, como o calor e a forte luminosidade a altas

temperaturas. Lu & Zhang (1999) demonstraram que o estresse hídrico moderado pode causar os mesmos efeitos sobre a termoestabilidade do FS II que o estresse severo. O desencadeamento de um ajustamento osmótico, com acúmulo de diversos metabólitos osmoticamente ativos no interior dos tecidos foliares, é indicado como a chave pela qual o estresse por déficit hídrico auxilia a termotolerância (Saidi *et al.*, 2010).

Entre as Melastomataceae, as correlações negativas entre a termotolerância e o conteúdo hídrico relativo (CHR) refletem o efeito da seca sobre a resistência ao calor para essas espécies, embora o mesmo não tenha ocorrido com as Leguminosae. É possível que a manutenção do CHR sem variação ao longo do ano em *Senna silvestris* tenha interferido na análise de correlação, pois corresponde a 33,3% da amostragem. A correlação negativa entre o potencial hídrico ao meio-dia e a termotolerância registrada nesse horário para as Melastomataceae reforça a idéia de que o estresse hídrico nessas espécies está associado à maior termotolerância.

Foi ao fim da estação seca que as leguminosas apresentaram maiores valores de área foliar específica (AFE), que podem estar relacionados à presença de folhas maduras novas, decorrente da brotação observada anteriormente a esse período (vide capítulo 1). Reich *et al* (1992) relata que a AFE diminui a medida que aumenta o tempo de vida das folhas. Como descrito no capítulo 1, a fenologia vegetativa das melastomatáceas é menos marcada pela sazonalidade das chuvas que as leguminosas, e a área foliar específica dessas espécies foi, em geral, menor no fim da seca e na estação chuvosa. Nesse período houve registro de radiação mais intensa, que também pode estar associada às alterações morfológicas e estruturais da folha ( Mantuano *et al.*, 2006; Montgomery & Chazdon, 2002). No caso da variação da AFE ser resultante das mudanças na intensidade luminosa, pode-se dizer que as espécies apresentaram uma plasticidade, com exceção de *T. granulosa* e *B. longifolia*. Os

valores encontrados de AFE nessas plantas são semelhantes ao de outras espécies tropicais e representam folhas de média ou pequena espessura (Reich *et al* 1998).

Conforme demonstrado por Liu & Stützel, 2004, em plantas bem hidratadas, folhas menos espessas (elevada AFE) tendem a apresentar melhor eficiência no uso de água. No entanto, a correlação deixa de existir em plantas submetidas ao estresse hídrico. Considerando-se que folhas com menor AFE são mais bem adaptadas à seca e que o estresse pela seca e pelo calor aumenta a tolerância do fotossistema II a altas temperaturas (Havaux, 1992; Ladjal *et al*, 2000; Valladares & Pearcy, 1997), poderia se esperar que a redução da AFE auxiliaria as plantas em ambientes de estresse hídrico a lidar com as altas temperaturas. No entanto, essa correlação não foi verificada para as espécies estudadas no presente trabalho. Assim, a AFE nessas plantas pode não ter nenhuma influência sobre a termotolerância, ou as condições do ecossistema estudado podem não ser suficientes para afetarem o parâmetro morfológico a ponto de se tornar uma estratégia de resistência ao calor. Há ainda outra possibilidade para explicar a ausência da correlação entre a AFE e a termotolerância. Godoy *et al* (2010), demonstraram que, em indivíduos bem hidratados de diversas espécies, pode-se observar uma correlação positiva entre a AFE e a termotolerância, porém em indivíduos sob estresse hídrico não se nota nenhuma correlação entre os dois parâmetros. Assim, o estabelecimento do estresse hídrico em algumas épocas de avaliação da AFE pode ter sido crucial para perturbar uma possível relação de dependência entre termotolerância e AFE.

## **CONCLUSÕES**

Os resultados deste trabalho indicam a ocorrência de valores elevados de termotolerância e indicam a capacidade de adaptação do fotossistema II das espécies

mediante o aumento da temperatura, já que em seu ambiente natural não estão sujeitas a um gradiente de temperaturas tão elevadas. Os resultados confirmaram parcialmente a hipótese inicial, pois foi comprovada a variação sazonal da termotolerância em algumas espécies. No entanto, os valores da termotolerância foram, em geral, semelhantes entre as duas famílias, de maneira que o ambiente ou mesmo a característica do grupo funcional (espécies lenhosas tropicais) pode ser mais determinante que a proximidade filogenética. Pode-se considerar que as espécies de Leguminosae estudadas apresentaram padrão no comportamento da termotolerância, de modo que as espécies não apresentaram flutuações diárias na  $T_{50}$ . Todas as melastomatáceas tiveram variação na  $T_{50}$  entre as épocas do ano, enquanto entre as leguminosas, *M. villosum* e *S. silvestris* apresentaram  $T_{50}$  estatisticamente iguais durante todo o ano de estudo. *M. albicans* e *M. lepidota* se mostraram altamente plásticas em relação à termotolerância exibida nas diferentes épocas do ano. O estresse hídrico que se estabelece durante o período de seca parece principal fator na determinação da variação sazonal da termotolerância nessas espécies, sobrepondo-se às possíveis implicações das temperaturas amenas e baixas radiações nessa época do ano.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLEN, M.R.; FRAME, D.J.; HUNTINGFORD, C.; JONES, C.D.; LOWE, J.A.; MEINSHAUSEN, M. & MEINSHAUSEN, N. 2009. Warming caused by cumulative carbon emissions towards the trillionth tone. *Nature* 458: 1163-1166.
- BALDOCCHI, D. D. & WILSON, K. B. 2001. Modeling CO<sub>2</sub> and Water Vapor Exchange of a Temperate Broadleaved Forest Across Hourly to Decadal Time Scales. *Ecological Modelling* 142: 155-184.

- BERRY, J. & BJÖRKMAN, O. 1980. Photosynthetic Response and Adaptation to Temperature in Higher Plants. *Annual Reviews of Plant Physiology* 31:491-543.
- CUNNINGHAM, S.C. & READ, J. 2006. Foliar Temperature Tolerance of Temperate and Tropical Evergreen Rain Forest Trees of Australia. *Tree Physiology* 26:1435-1443.
- DAMATTA, F. M. 2008. Ecophysiology of Tropical Tree Crops: an Introduction. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 19 (4): 239-244.
- DAMATTA, F. M.; GRANDIS, A.; ARENQUE, B. C. & BUCKERIDGE, M. S. 2010. Impacts of Climate Changes on Crop Physiology and Food Quality. *Food Research International* 43: 1814-1823.
- DOWTON, W.J.S.; BERRY, J.A & SEEMAN, J.R. 1984. Tolerance of Photosynthesis to High Temperature in Desert Plants. *Plant Physiology* 74:786-790.
- DUCRUET, JM.; PEEVA, V. & HAVAUX, M. 2007. Chlorophyll Thermofluorescence and Thermoluminescence as Complementary Tools for the Study of Temperature Stress in Plants. *Photosynthesis Research* 93:159-171
- GAMON, J. A. & PEARCY, R.W. 1990. Photoinhibition in *Vitis californica*: Interactive Effects of Sunlight, Temperature and Water Status. *Plant, Cell and Environmental* 13: 267-275.
- GHOUIL, H.; MONTPIED, P.; EPRON, D.; KSONTINI, M.; HANCHI, B. & DREYER, E. 2003. Thermal Optima of Photosynthetic Functions and Thermostability of Photochemistry in Cord Oak Seedlings. *Tree Physiology* 23:1031-1039.
- GODOY, O.; LEMOS-FILHO, J. P.; VALLADARES, F. 2010. Invasive Species can Handle Higher Leaf Temperature Under Water Stress than Mediterranean Natives. *Environmental and Experimental Botany* (*in press*: doi:10.1016/j.envexpbot.2010.12.001).

- HANSEN, J.; SATO, M.; RUEDY, R.; LO, K.; LEA, D.W. & MEDINA-ELIZADE, M. 2006. Global Temperature Change. PNAS – Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 103(39): 14288-14293.
- HAVAUX, M. 1992. Stress Tolerance of Photosystem II *in vivo*. Antagonistic Effects of Water, Heat, and Photoinhibition Stresses. Plant Physiology 100: 424-432.
- HOUGHTON, J. T.; DING, Y.; GRIGGS, D. J.; NOGUER, M.; VAN DER LINDEN, P. J.; DAI, X.; MASKELL, K. & JOHNSON, C. A. 2001. Climate Change 2001: The Scientific Basis. Cambridge University Press.
- IBA, K. 2002. Acclimative Response to Temperature Stress in Higher Plants: Approaches of Gene Engineering for Temperature Tolerance. Annual Reviews of Plant Biology 53: 225-245.
- KNIGHT, C. A. & ACKERLY, D. D. 2002. An Ecological and Evolutionary Analysis of Photosynthetic Thermotolerance Using the Temperature-Dependent Increase in Fluorescence. Oecologia 130: 505-514.
- KRAUSE, G. h. & WEIS, E. 1991. Chlorophyll Fluorescence and Photosynthesis: The Basics. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 42: 313-349.
- LADJAL, M.; EPRON, D. & DUCREY, M. 2000. Effects of Drought Preconditioning on Thermotolerance of Photosystem II and Susceptibility of Photosynthesis to Heat Stress in Cedar Seedlings. Tree Physiology 20: 1235–1241.

- LIU, F. & STÜTZEL, H. 2004. Biomass Partitioning, Specific Leaf Area, and Water Use Efficiency of Vegetable Amaranth (*Amaranthus* spp.) in Response to Drought Stress. *Scientia Horticulturae* 102: 15-27.
- LOBELL, D. B. & ASNER, G. P. 2003. Climate and Management Contributions to Recent Trends in U.S. Agricultural Yields. *Science* 299: 1032.
- LU, C. & ZHANG, J. 1999. Effects of Water Stress on Photosystem II Photochemistry and its Thermostability in Wheat Plants. *Journal of Experimental Botany* 50 (336): 1199-1206.
- MANTUANO, D.G.; BARROS, C.F. & SCARANO, F. R. 2006. Leaf Anatomy Variation Within and Between Three “Restinga” Populations of *Erythroxyllum Ovalifolium* Peyr. (Erythroxyllaceae) in Southeast Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 29 (2): 209-215.
- MINORSKY, P. V. 2003. The Hot and the Classic. *Plant Physiology* 132: 25-26.
- MONTGOMERY, R.A. & SHAZDON, R.L. 2002. Light Gradient Partitioning by Tropical Tree Seedlings in the Absence of Canopy Gaps. *Oecologia* 131: 165-174.
- NEILSON, R. P. 1995. A Model for Predicting Continental-Scale Vegetation Distribution and Water Balance. *Ecological Applications* 5(2): 362-385.
- NEUNER, G. & PRAMSOHLER, M. 2006. Freezing And High Temperature Thresholds of Photosystem 2 Compared to Ice Nucleation, Frost and Heat Damage in Evergreen Subalpine Plants. *Physiologia Plantarum* 126: 196-204.
- PEARCY, R.W. 1977. Effects of Growth Temperature on the Thermal Stability of the Photosynthetic Apparatus of *Atriplex lentiformis* (Torr.) Wats. *Plant Physiology* 59: 873-878.

- REICH, P. B.; WALTERS, M. B. & ELLSWORTH, D. S. 1992. Leaf Life-Span in Relation to Leaf, Plant, and Stand Characteristics Among Diverse Ecosystems. *Ecological Monographs* 62 (3): 365-392.
- REICH, P. B.; ELLSWORTH, D. S. & WALTERS, M. B. 1998. Leaf Structure (Specific Leaf Area) Modulates Photosynthesis – Nitrogen Relations: Evidence from Within and Across Species and Functional Groups. *Functional Ecology* 12: 948-958.
- SAIDI, Y.; FINKA, A. & GOLOUBINOFF, P. 2010. Heat Perception and Signalling in Plants: a Tortuous Path to Thermotolerance. *New Phytologist* - doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03571.x.
- SCHRADER, S.M.; WISE, R.R.; WACHOLTZ, W.R.; ORT, D.R. & SHARKEY, T.D. 2004. Thylakoid Membrane Responses to Moderately High Leaf Temperature in Pima Cotton. *Plant, Cell and Environment* 27: 725–735.
- SEEMANN, J. R.; DOWNTON, W. J. S. & BERRY, J. A. 1986. Temperature and Leaf Osmotic Potential as Factors in the Acclimation of Photosynthesis to High Temperature in Desert Plants. *Plant Physiology* 80: 926-930.
- SHARKEY, T.D. 2005. Effects of Moderate Heat Stress on Photosynthesis: Importance of Thylakoid Reactions, Rubisco Deactivation, Reactive Oxygen Species, and Thermotolerance Provided by Isoprene. *Plant, Cell and Environment* 28: 269–277.
- SINGAAS, E. L. & SHARKEY, T. D. 1998. The Regulation of Isoprene Emission Responses to Rapid Leaf Temperature Fluctuations. *Plant, Cell and Environment* 21:1181-1188.
- VALLADARES, F. & PEARCY, R. W. 1997. Interactions Between Water Stress, Sun-Shade Acclimation, Heat Tolerance and Photoinhibition in the Sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell and Environmental* 20:25-36.

WEIS, E. 1984. Short Term Acclimation of Spinach to High Temperatures. Effect on Chlorophyll Fluorescence at 293 and 77 Kelvin in Intact Leaves. *Plant Physiology* 74: 402-407.

YORDANOV, I.; GOLTSEV, V.; TSONEV, T. & KRULEVA, L. 1995. Thermal Acclimation of the Photosynthetic Apparatus Depending on Temperature and Duration of Treatment. *Bulgarian Journal of Plant Physiology* 21(1): 12-28.