

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E MANEJO DA VIDA SILVESTRE

EFEITO DA HETEROGENEIDADE AMBIENTAL EM
POPULAÇÕES NATURAIS DE DUAS ESPÉCIES ARBÓREAS
CONGENÉRICAS E SUAS IMPLICAÇÕES PARA O MANEJO E
CONSERVAÇÃO DA VEGETAÇÃO RIPÁRIA

ALLAN DE FREITAS MAGALHÃES

Belo Horizonte, Minas Gerais

2011

ALLAN DE FREITAS MAGALHÃES

EFEITO DA HETEROGENEIDADE AMBIENTAL EM
POPULAÇÕES NATURAIS DE DUAS ESPÉCIES ARBÓREAS
CONGENÉRICAS E SUAS IMPLICAÇÕES PARA O MANEJO E
CONSERVAÇÃO DA VEGETAÇÃO RIPÁRIA

Tese apresentada ao Curso de Ecologia,
Conservação e Manejo da Vida Silvestre
da Universidade Federal de Minas
Gerais, como um dos requisitos à
obtenção do título de Doutor em
Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Adriano Pereira Paglia

Co-orientadora: Prof^a. Dra. Dulcinéia de Carvalho

Belo Horizonte, Minas Gerais

2011

FOLHA DE APROVAÇÃO

*Aos meus pais,
irmãs e sobrinhos. Ofereço.*

*Fecha-me os olhos, e eu Te vejo ainda,
Torna-me surdo e ouço a Tua voz;
Corta-me os pés, e corro por Tua estrada,
Sem voz, elevarei a Ti minhas preces.
Quebra-me os braços, e eu Te aperto
Com o coração feito, de repente, mão;
Se paras o coração, meu cérebro bate
Se também ele arder, então meu sangue
Te acolherá, Senhor em cada gota.*

Poema de Rilke, R. M. (1942)

Em: *O Senso Religioso* de Luigi Giussani

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus, que me acompanhou abençoando todas as minhas decisões e atitudes em cada etapa do trabalho.

Ao meu grande e eterno amigo, Jesus, obrigado pela companhia, pela força restauradora que me destes, pelos ensinamentos, modelo de vida e santidade.

À minha mãe Maria Santíssima, minha grande inspiradora, agradeço pela sua intercessão, proteção e companhia.

À Santíssima Trindade, meu eterno agradecimento, sem vocês a minha vida e este trabalho não teria sentido algum.

Aos meus pais, Rosa Maria e Augusto, muito obrigado pelo amor e confiança que depositastes em mim, em especial nos momentos onde não encontrava outra saída.

Às minhas irmãs, Jussara, Denise e Cristiane muito obrigado pelas palavras de carinho, confiança e apoio nos momentos marcantes de decisões pela opção de desenvolver este trabalho.

Agradeço também a duas pessoas importantes, minha Vovó Maria (In memoriam) e Tia Jovelina, obrigado pela educação inicial na formação humana e pelo carinho. A este título ofereço a vocês.

Aos meus sobrinhos Laura (mukikinha) e Antônio (pipiquinho) embora tão pequenos, mas com uma força rejuvenescedora capaz de me contagiar profundamente pela alegria, pureza e simplicidade. Muito obrigado por vocês existirem na minha vida!!

A você Ana, pelo carinho, companhia e amor. Saiba que você sempre foi e sempre será muito importante na minha vida. Obrigado por me ensinar a superar os obstáculos da vida com serenidade e confiança em Deus.

A toda minha família, cunhados, tios, tias, primos e primas que de alguma maneira sempre traziam palavras de conforto e confiança em Deus. Obrigado!!!

Ao amigo e cunhado Aécio pelo patrocínio da internet, ferramenta fundamental para que eu pudesse realizar um bom trabalho. Deus lhe pague, cunhado!!!

Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre pela importante oportunidade da formação profissional em Ecologia Vegetal.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais – FAPEMIG, pela concessão da bolsa de estudos, apoio fundamental pela situação ao qual me encontrei a desenvolver o trabalho.

À equipe do ECMVS-UFMG, Prof. Rogério Parentoni, Prof. José Eugênio, Kátia Torres e Prof. Adriano Paglia pelas importantes contribuições para o melhor desenvolvimento do trabalho.

Agradeço ao Fred e a Cris, funcionários do ECMVS-UFMG que tiveram muita boa vontade e profissionalismo nos trâmites do meu trabalho.

Em especial também àquelas pessoas que ao longo da minha formação se tornaram importantes obstáculos para que eu realizasse este sonho, Muito Obrigado!!! Vocês contribuíram para que a minha vontade de vencer se tornasse cada dia mais forte.

Aos eternos companheiros do GPP - Belo Horizonte pelas palavras de incentivo e companhia nos momentos difíceis.

Aos amigos do GPP - Lavras, agradeço pelas importantes partilhas, pois, me permitiu muito crescimento, em especial durante a vivência nesta cidade tão querida.

Ao amigo Rafael que me acolheu em sua casa durante minha estadia inicial em Lavras. Muito Obrigado!!

A todos os amigos do Ministério Universidades Renovadas, o meu muito obrigado pelo carinho e pelas palavras de apoio ouvidas e compartilhadas por cada um de vocês.

O meu grande agradecimento a UFLA, mais uma vez pelo acolhimento onde permitiu minha estadia durante dois anos para que eu pudesse desenvolver todo meu projeto de pesquisa. De maneira especial gostaria muito de agradecer a alguns funcionários como Tina, Flavinha, Dona Helena, Rose, Marcelo, Prof. Luis, Prof. Luiz Carlos, João Paulo e Prof. Evaristo.

Mais uma vez agradeço ao Dr. Aloísio e Carlinhos pela confiança e importante financiamento das análises de solos.

À Olguita pela confiança e realização de parceria nas análises químicas das amostras do experimento. Obrigado!!!

À UNIPAC pela confiança e respeito durante minha dedicação inicial desta formação acadêmica. De maneira especial a minha grande amiga Cristina. Muito Obrigado!!!

Aos amigos do Dep. de Botânica da UFMG, em especial ao Giovanni, Marina's, Patrícia, Ana Paula, Flávia, Daniela, Ygor, Aline, Luciana, Ana Sílvia, Marquito e Janaína's.

À toda equipe do Laboratório de Sementes Florestais da UFLA, em especial à Tatiane, Joeferson, Janice, Ana Carla, Lorena, Ailton, Cínara, Gal, Cecília, Olívia, Josina, Lucas, Ratão, Wilson e Prof. José Márcio. Muito Obrigado pelos momentos descontraídos!!!

Ao amigo Jessé, não posso deixar os meus sinceros agradecimentos pelas importantes palavras de apoio e pela disponibilidade em desenvolver parceria de trabalho. Muito Obrigado!!!

A minha grande amiga, que mais uma vez me destes muito apoio na formação acadêmica e palavras de superação, Sofia. Muito Obrigado!!!!

À toda equipe do Laboratório de Genética e Conservação de Espécies Arbóreas da UFLA, em especial ao amigo Alisson, Álvaro, Jaqueline, Murilo, Cenir, Joelma, Sheila, Ana, Eduardo, Rutinha, Sidney, Renata e Isaías.

Às colegas do Laboratório de Fitossociologia da UFLA, em especial à Sueli e Gabi.

Agradeço aos companheiros colegas de pós-graduação do ECMVS, em especial às Renata Silvino, Renata Ferreira e Silvana.

Agradeço pelo acolhimento a toda equipe do Laboratório de Sementes da UFLA, em especial à Prof^a. Édila, Dona Elza, Wilder, Walbert, Andréia, Claudão, Luciana e Mariney. Muito Obrigado!!!

Ao Prof. Mário Guerreiro, Guilherme e Joalice pelo auxílio na execução inicial de análises laboratoriais. Muito Obrigado!!!

Aos estagiários da UFMG e da UFLA que embora temporariamente foram muito importante nos momentos que o cansaço prevalecia, portanto agradeço ao Willian, Priscila, Jobber, Patrick, Fioritta, Natira e Jéssica.

Agradeço aos companheiros de república Ulisses e Hugo pelas boas conversas no dia-dia e a paciência quando não conseguia cumprir a faxina da casa no prazo estabelecido.

À toda equipe da ASSOLUC, em especial ao carinho mariano de Irmã Natália e Irmã Zefa, vocês foram muito importante durante os momentos difíceis em Belo Horizonte.

A toda equipe da Estação Ambiental de PETI – UHE Peti, em especial ao acolhimento do Léotacílio e todos os barqueiros Adilson e outros.

A toda equipe do Zoobotânica-BH, em especial ao Serjão e Gustavo pelo acolhimento e confiança inicial do meu trabalho.

A toda equipe do Parque Estadual do Rio Doce – PERD, em especial ao casal maravilhoso que me acolheu no alojamento do parque (Cláudio e Alexandra), à Dora, ao Chefe Marcus vinícius, Lúcia e Vinícius. E também ao meu companheiro de coletas Canela. Muito Obrigado!!!

Agradeço também a dois Professores que se destacaram como modelo humano e profissional, a você Dulce e Amaral, posso dizer que se vocês não acreditassem em mim este trabalho não teria se concretizado. Por isso desejo a vocês todo sucesso e levarei lembranças eternas pelo exemplo de acolhimento e profissionalismo. Muito Obrigado!!!

Enfim, a todos aqueles que ao longo deste trabalho contribuíram para que a minha formação profissional e humana se concretizasse. Muito Obrigado!!!

SUMÁRIO

RESUMO.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUÇÃO GERAL.....	3
OBJETIVOS	6
CAPÍTULO I - O PAPEL DA HETEROGENEIDADE AMBIENTAL DE ECOSISTEMAS RIPÁRIOS NO MANEJO E CONSERVAÇÃO DE ESPÉCIES VEGETAIS: UMA REVISÃO	12
RESUMO.....	12
ABSTRACT.....	12
1. Introdução.....	13
2. Variabilidade ambiental de ecossistemas ripários.....	14
2.1. Regime de inundação e as plantas	15
2.2. Dinâmica geomorfológica	16
2.3. Gradiente ambiental.....	17
3. Respostas das plantas à heterogeneidade ambiental.....	18
3.1. A vegetação ripária na escala individual	19
3.2. Estrutura populacional de plantas em áreas ripárias.....	19
3.3. A formação das comunidades vegetais em ambientes ripários.....	20
3.4. O estágio sucessional.....	21
3.5. Efeito do ambiente maternal em espécies vegetais.....	22
4. A conservação de ecossistemas ripários.....	24
5. Considerações finais.....	26
6. Agradecimentos.....	27
7. Referências.....	28
CAPÍTULO II - PLASTICIDADE MORFOLÓGICA NOS CARACTERES REPRODUTIVOS DE SUBPOPULAÇÕES NATURAIS DE <i>BYRSONIMA</i> RICH. EX. KUNTH. (MALPIGHIACEAE) DE DISTINTOS MICROAMBIENTES RIPÁRIOS DO RIO DOCE, MG, BRASIL.....	38
RESUMO.....	38
ABSTRACT.....	38
1. Introdução.....	39
2. Material e Métodos.....	40
2.1. Caracterização da área	40
2.2. Caracterização dos microambientes	41
2.3. Caracterização das espécies estudadas	42
2.4. Caracterização genética e eletroforese.....	42
2.5. Caracterização das estruturas reprodutivas.....	42
2.6. Análise dos dados	43
3. Resultados	43
3.1. Caracterização de microambientes	43
3.2. Caracterização genética	45
3.3. Caracterização de componentes reprodutivos	47
4. Discussão.....	48
4.1. Variação ambiental das áreas ripárias.....	48
4.2. Diversidade genética intra e interpopulacional.....	49
4.3. Variação morfológica em ambientes ripários	50
5. Agradecimentos.....	51
6. Referências.....	51
CAPÍTULO III - PLASTICIDADE MORFOANATÔMICA EM FOLHAS DE <i>BYRSONIMA</i> RICH. EX. KUNTH (MALPIGHIACEAE) EM RESPOSTA AOS DISTINTOS MICROAMBIENTES RIPÁRIOS....	58
RESUMO.....	58
ABSTRACT.....	58
1. Introdução.....	59
2. Material e Métodos.....	60
2.1. Caracterização da área	60
2.2. Caracterização dos microambientes	60
2.3. Caracterização das espécies estudadas	62
2.4. Estruturas anatômicas e esclerofilia.....	62

2.5.	Análises de dados	63
3.	Resultados	63
4.	Discussão.....	66
5.	Agradecimentos.....	69
6.	Referências.....	69
CAPÍTULO IV – ALOCAÇÃO DE RECURSOS EM POPULAÇÕES NATURAIS DE <i>BYRSONIMA</i> RICH. EX. KUNTH. (MALPIGHIACEAE) EM DISTINTOS MICROAMBIENTES DE VEGETAÇÃO CILIAR		
RESUMO.....		74
ABSTRACT.....		74
1.	Introdução.....	75
2.	Material e Métodos.....	76
2.1.	Caracterização da área.....	76
2.2.	Caracterização dos microambientes	76
2.3.	Caracterização das espécies estudadas	77
2.4.	Coleta de estruturas propagativas	78
2.5.	Aoação de nutrientes e compostos orgânicos	78
2.6.	Análises de dados	79
3.	Resultados	79
3.1.	Correlação entre as características dos frutos	80
4.	Discussão.....	81
5.	Agradecimentos.....	83
6.	Referências.....	83
CAPÍTULO V: ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS DE SEMENTES E PLÂNTULAS DE <i>BYRSONIMA INTERMEDIA</i> A. JUSS. (MALPIGHIACEAE) PARA FLORESTAS RIPÁRIAS DO RIO DOCE, MG, BRASIL		
RESUMO.....		89
ABSTRACT.....		89
1.	Introdução.....	90
2.	Material e Métodos.....	91
2.1.	Caracterização da área.....	91
2.2.	Coleta e caracterização das estruturas propagativas.....	91
2.3.	Caracterização da viabilidade de sementes.....	92
2.4.	Caracterização do crescimento inicial da espécie.....	92
2.5.	Análises dos dados.....	93
3.	Resultados	93
4.	Discussão.....	96
5.	Agradecimentos.....	97
6.	Referências.....	98
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....		101
ANEXOS		103

RESUMO

Tão importante quanto elucidar os efeitos do ambiente onde se encontra a planta-mãe também é necessário conhecer a capacidade adaptativa em ambientes distintos, ou seja, conhecer os mecanismos para o seu estabelecimento em ambientes ripários. Poucas informações são disponíveis para espécies arbóreas que ocorrem em ecossistemas ripários, cujo gradiente ambiental é crucial para a adaptação de indivíduos nestes ecótonos. Portanto, estudos sobre a ecologia de espécies vegetais presentes nestas áreas são fundamentais para uma melhor compreensão da dinâmica de distribuição das populações de plantas e de comunidades vegetais. Este estudo teve como objetivo conhecer as possíveis relações entre a diversidade genética e as alterações bioquímicas e morfológicas das estruturas reprodutivas. E com estas informações definir as implicações sobre o manejo e conservação de espécies vegetais ocorrentes em ambientes ripários no que tange à coleta de propágulos e a diversidade genética de suas subpopulações. As espécies estão distribuídas em duas Unidades de Conservação, sendo a *Byrsonima verbascifolia* (L.) DC. no Parque Estadual do Rio Doce - PERD e *Byrsonima intermedia* A. Juss. na Estação Ambiental de Peti - PETI. Em cada local duas subpopulações de plantas foram definidas em função de microambientes ripários, sendo que no microambiente margem (MMA) está localizada a subpopulação submetida ao regime de inundação e a maior luminosidade sobre o dossel das árvores, pelo efeito de borda das margens e, no microambiente meio (MME) estão os indivíduos arbóreos distribuídos no interior da vegetação com ausência de inundação. De acordo com os resultados observou-se que a luminosidade sobre o dossel das árvores varia em função do comportamento ecológico das comunidades vegetais, que está diretamente associado ao regime de inundação. Os solos dos microambientes diferenciam-se nos aspectos de fertilidade, sendo que no PETI, caracterizados por solos mais jovens apresentam maior fertilidade no microambiente MMA, enquanto no PERD, caracterizados por solos mais velhos, são mais férteis no microambiente MME. Foi observada variação morfológica nos caracteres dimensionais de estruturas reprodutivas em subpopulações de microambientes distintos, sendo que *B. intermedia* varia no comprimento, diâmetro e volume do fruto e *B. verbascifolia* varia no comprimento total e efetivo de cacho, comprimento e diâmetro do diásporo. *B. intermedia* e *B. verbascifolia* produziram maior número de propágulos nos microambientes de menor fertilidade. As subpopulações apresentam baixa diversidade genética (*B. intermedia* MMA $H_e=0,428$; MME $H_e=0,434$ e *B. verbascifolia* MMA $H_e=0,362$; MME $H_e=0,370$), o fluxo gênico (N_m) foi de 4,8 para subpopulações de *B. intermedia* e 4,7 para *B. verbascifolia*. As espécies estudadas apresentaram plasticidade morfoanatômicas distintas em função dos microambientes. Em ambas as espécies, o parênquima paliçádico apresentou maior variação dimensional conforme o microambiente, comparado ao parênquima esponjoso. O comprimento e diâmetro de estômato foram significativamente diferentes para *B. intermedia* e em partes para *B. verbascifolia*. Isto indicaria uma maior plasticidade de *B. intermedia* comparada à *B. verbascifolia*. A espessura foliar de *B. intermedia* apresentou uma maior proporção de parênquima paliçádico, enquanto que *B. verbascifolia* obteve maior espessura de parênquima esponjoso. As maiores variações morfoanatômicas foram encontradas no microambiente MMA, o que pode ser devido a maior variedade de recursos naturais, tais como, luminosidade e disponibilidade hídrica. Indivíduos de *B. intermedia* e *B. verbascifolia* presentes no microambiente MMA alocam maior teor de água, proteína, lipídios e fibra bruta comparado àquelas do MME. As maiores concentrações de polifenóis foram encontradas nas subpopulações mais distantes do corpo d'água (*B. intermedia*=0,097%; *B. verbascifolia*=0,141%), sugerindo uma maior susceptibilidade desta subpopulação à herbivoria. Estudos ecofisiológicos revelaram que a umidade inicial de estrutura propagativas de *B. intermedia* variou consideravelmente entre os compartimentos, sendo que as sementes atingiram um valor máximo de 10%. A avaliação da taxa de embebição de sementes e diásporo mostrou que as estruturas propagativas seguiram um padrão trifásico com período total de 216 horas. Na área estudada MMA, sob regime de inundação, foram observadas regenerantes de *B. intermedia*. Os estágios de crescimento do embrião se caracterizam pelo rompimento do diásporo pela raiz primária e crescimento do epicótilo, estiramento das folhas cotiledonares e pigmentação de seus tecidos, prolongamento das folhas cotiledonares, enrijecimento dos cotilédones e do epicótilo e prolongamento do segundo par de folhas cotiledonar. O período total de formação da plântula teve duração média de 21 dias. Uma vez conhecidas estes comportamentos de subpopulações nos microambientes, maiores critérios sobre a coleta de propágulos a utilização destes indivíduos como porta-sementes permitirão a conservação e o manejo mais adequado de suas populações caso sejam utilizadas em programas de recomposição vegetal destas áreas.

PALAVRAS-CHAVE: *Byrsonima*, microambiente ripário, diversidade genética, plasticidade, morfoanatomia, alocação de recursos, ecofisiologia, germinação, porta-sementes

ABSTRACT

As important as elucidating effects of the environment where mother plant is, it is also important to know the adaptive capacity in distinct habitats, i.e., the mechanisms used to establish in riparian environments. There is few available information about tree species that occur in riparian ecosystem, which environmental gradient is crucial to the adaptation in these ecotones. Therefore, studies about vegetal species present in these areas are fundamental to a better comprehension of populational dynamics of plants and vegetal communities. This study aimed to know the possible relationship between genetic diversity and biochemical and morphological alterations of reproductive structures. This information will allow us to define implications under management and conservation of vegetal species occurring in riparian environments regarding the propagule collect and genetic diversity of their subpopulations. Species are distributed in two Conservation Unities, *Byrsonima verbascifolia* (L.) DC at Parque Estadual do Rio Doce – PERD and *Byrsonima intermedia* A. Juss. at Estação Ambiental de Peti - PETI. Two plants subpopulations were defined according to riparian microhabitats, the subpopulation submitted to the flood regime and higher luminosity on the canopy, by the edge effect, are located in the microhabitat margin (MMA); in the middle microhabitat (MME) there are tree individuals distributed within the vegetation, without flooding. According to the results, we observed that luminosity on the canopy varies according to ecological behavior of vegetal communities, which is directly associated to flooding pulse. The soil of microhabitats differed, on PETI it was characterized by young soils that presented higher fertility at microhabitat MMA, while on PERD, characterized by older soils, they are more fertile at microhabitat MME. We observed morphological variation on dimensional characters of reproductive structures in subpopulations of distinct microhabitats, *B. intermedia* varies on length, diameter and fruit volume and *B. verbascifolia* varies on effective and total length of the bunch, length and diameter of diaspore. *B. intermedia* and *B. verbascifolia* produced more propagules on microhabitats of lower fertility. Subpopulations presented low genetic diversity (*B. intermedia* MMA $H_e=0.428$; MME $H_e=0.434$ and *B. verbascifolia* MMA $H_e=0.362$; MME $H_e=0.370$), gene flow (N_m) was about 4.8 for subpopulations of *B. intermedia* and 4.7 for *B. verbascifolia*. The studied species presented distinct morphoanatomical plasticity according to the microhabitats. In both species palisade parenchyma presented higher dimensional variation according to the microhabitat, compared to the spongy parenchyma. Length and diameter of stomata were significantly different for *B. intermedia* and partly for *B. verbascifolia*. This indicates a higher plasticity of *B. intermedia* when compared to *B. verbascifolia*. Leaf thickness of *B. intermedia* presented a higher proportion of palisade parenchyma, while *B. verbascifolia* showed greater thickness of spongy parenchyma. Greater morphoanatomical variations were found at microhabitat MMA, what can be due to the greater variety of natural resources, such as luminosity and hydric availability. Individuals of *B. intermedia* and *B. verbascifolia* present at microhabitats MMA allocates more water, protein, lipids and crude fiber when compared to the ones from MME. Greater contents of polyphenols were found on populations farther from the water body (*B. intermedia*=0.097%; *B.verbascifolia*=0.141%), suggesting a greater susceptibility to herbivory. Ecophysiological studies revealed that the initial humidity of propagative structure from *B. intermedia* varied considerably among compartments, and the seeds reached a maximum value of 10%. The assessment of rate of seeds and diaspore imbibitions showed that propagative structures followed a three-phase pattern with total period of 216 hours. At MMA studied area under flooding regime, regenerants of *B. intermedia* were observed. The embryo growing stages are characterized by the disruption of diaspore by the primary root and growing of epicotyls, stretch and extension of cotyledons and pigmentations of their tissues, stiffening of cotyledons and epicotyls and extension of the second pair of cotyledons. The total period of seedling lasted 21 days. Once these behaviors known subpopulation in microenvironments, higher standards on the collection of propagules to use these individuals as seeds bearing will allow more appropriate management and conservation of their populations if they are used in plant restoration programs in these areas.

KEYWORDS: *Byrsonima*, riparian microenvironment, genetic diversity, plasticity, morphoanatomy, resources allocation, ecophysiology, germination, seeds bearing

INTRODUÇÃO GERAL

Nos estudos atuais em florestas tropicais tem-se observado que a heterogeneidade ambiental é uma norma (Luttge, 1997; Van Den Berg e Santos, 2003). As características ambientais desempenham um importante papel na diversidade de organismos e de processos ecológicos (Bell e Lechowicz, 1994). Os processos ecológicos estão associados ao entendimento dos efeitos do ambiente sobre a produtividade vegetal, a distribuição das espécies e as respostas das mesmas à variação ambiental (Justo, 2003; Larcher, 2000). Estas respostas são importantes para entender como as características fenotípicas são transferidas para os indivíduos ao longo do tempo, podendo ser em uma ou em muitas gerações (Linhart e Grant, 1996).

Nos estágios iniciais de desenvolvimento de uma planta, as respostas fisiológicas e morfológicas estão diretamente associadas, além da contribuição cromossômica, ao próprio ambiente em que a planta-mãe está inserida, o que é denominado de efeito ambiental maternal (Schlichting and Pigliucci, 1998; Wulff et al., 1999; Gianoli, 2002). Várias pesquisas têm sido realizadas com o objetivo de distinguir as diferentes classes (genética citoplasmática, endosperma nuclear ou fenótipo maternal) em que este efeito está associado (Maharadatunkamsi et al., 2003; Roach e Wulff, 1987). Muitas conclusões equivocadas foram citadas, pois são requeridas análises complexas e relações entre herança genética e ambiente (Galloway, 2005; Roach e Wulff, 1987), o que requer estudos detalhados. Independente da heterogeneidade do ambiente, a diversidade genética de espécies arbóreas tropicais, como exemplo, é maior dentro do que entre as populações (Berg e Hamrick, 1997), devido a diversos mecanismos. Entretanto, avaliar a estrutura genética de populações requer estudos da distribuição dos alelos no espaço e no tempo (Hamrick, 1982). O estudo da estrutura genética é importante para que se entenda a distribuição e para definir qual característica ambiental é capaz de interferir nestas populações (Vieira, 2005).

Várias pesquisas considerando aspectos evolutivos e ecológicos têm um papel marcante sobre a interpretação das características fenotípicas do indivíduo (Roach e Wulff, 1987). Na tentativa de elucidar o ambiente maternal na ecologia das espécies vegetais alguns trabalhos têm utilizado relações alométricas (Valencia-Días e Montana, 2005; Andalo et al, 1998; Luzuriaga et al., 2005; Roach e Wulff, 1987). Entre as principais características associadas ao fenótipo algumas estão ligadas inicialmente à morfologia das estruturas reprodutivas e propagativas da planta-mãe (Valencia-Días e Montana, 2005; Galloway, 2001; Kigel e Galili, 1995) e, outras ao estágio juvenil, que incluem as respostas fisiológicas (Van Hinsberg, 1998; Luzuriaga et al., 2005) e morfológicas da progênie (Andalo et al., 1998; Shi et al., 2000). A manifestação das características poderá ser transferida até os estágios iniciais de vida da planta, ou seja, durante a formação das primeiras três folhas, sendo que a partir do quinto estágio foliar manifesta-se apenas o efeito maternal do ambiente e a genética do indivíduo (Roach e Wulff, 1987).

No entanto, tão importante quanto buscar as evidências do ambiente maternal sobre a progênie é também conhecer a capacidade adaptativa desta quando distribuída em ambientes distintos de origem, ou seja, conhecer quais os mecanismos que a planta-mãe utiliza para se estabelecer (Margolis e Brand, 1990). Neste aspecto, poucos trabalhos têm sido realizados dentro de um contexto de ambiente ripário, onde o gradiente ambiental em microescala pode atuar de forma expressiva, dependendo da localização do

indivíduo e/ou populações de plantas nestes ecótonos (Naiman et al., 2005). Segundo Meinzer (2003), um aspecto importante que deve ser considerado é a ecologia da espécie, pois, as respostas morfofisiológicas dependerão basicamente do tipo e da intensidade dos fatores ambientais envolvidos. E entre os principais fatores pode-se citar: suprimento edáfico, fotoperíodo e disponibilidade hídrica (Linhart e Grant, 1996; Kigel e Galili, 1995). Para isto, vários estudos realizados em condições controladas têm sido sugeridos para isolar efeitos ambientais específicos, principalmente em plantas não domesticadas (Kigel e Galili, 1995; Roach e Wulff, 1987).

Vários trabalhos enfatizaram estas bases de estudo como um meio para compreender melhor os principais eventos que ocorrem na vegetação ripária, especialmente em suas bordas (Durigan et al, 2001; Van Den Berg e Santos, 2003). Estes locais são complexos em virtude da heterogeneidade e dinâmica dos recursos naturais (Rodrigues e Nave, 2001; Van Den Berg e Santos, 2003). Entre as áreas expostas a intempéries existem aqueles microambientes em que as plantas estão diretamente associadas à dinâmica cíclica de disponibilidade hídrica no solo (Van Den Berg e Santos, 2003). Devido a isso, estas áreas se destacam pela presença de espécies com alta plasticidade, em resposta às altas variações fisiológica e morfológica (Lobo e Joly, 2001; Rodrigues e Nave, 2001; Schlichting, 1986). Uma espécie e/ou indivíduo, mesmo localizados em pequena equidistância podem diferenciar-se em suas características morfofisiológicas (Linhart e Grant, 1996; Bell e Lechowicz, 1994; Van Den Berg e Santos, 2003; Grime e Campbell, 1991; Maciel et al., 2002; Schlichting, 1986).

Além da importância de se conhecer a diversidade de espécies em ambientes ripários, sabe-se que do ponto de vista dos recursos bióticos, a vegetação ciliar proporciona condições favoráveis para a sobrevivência e manutenção do fluxo gênico entre populações de espécies vegetais e animais (Barrella et al, 2001; Kageyama e Gandara, 2003; Kageyama e Gandara, 1999). A grande diversidade deste ecótono, aliada à falta de conhecimentos relativos ao seu funcionamento, quando submetidos a perturbações diversas, tem sido uma das principais causas de insucesso na tentativa de entender os mecanismos naturais de sua restauração e regeneração (Zanela, 2001). Isto pode estar intimamente correlacionado à falta de conhecimento de fatores ambientais que influenciam no estabelecimento e distribuição das espécies, tais como, tipo de solo e a propriedade destes, drenagem, capacidade de armazenamento de água, dinâmica de inundação, topografia das margens, tamanho de clareiras e até mesmo a distância de remanescentes (Pinto et al, 2005; Medley, 1992; Oliveira-Filho et al. 1994; Oliveira-Filho et al. 1997b, Pendry e Proctor 1997). Frangi e Lugo (1998) acrescentam ainda que, a distribuição dos indivíduos nestas áreas, está intimamente relacionada também à heterogeneidade de fatores ambientais ao longo do gradiente topográfico. Segundo Bazzaz e Wayne (1994), nestes locais, a relação entre os níveis de variação da população e o ambiente tem sido obtida para algumas espécies arbóreas, mas poucos estudos têm focado o padrão de respostas ecofisiológicas de uma população de plantas em função de um gradiente ambiental (Bazzaz e Wayne, 1994). Alguns trabalhos foram realizados *in situ* com populações de plantas jovens em função de gradientes de luminosidade de sub-bosque (Bazzaz e Wayne, 1994; Magalhães et al., 1999), precipitação pluviométrica (Bettina et al., 2007) e competição entre si (Davis et al., 1999).

O grande enfoque da ecologia vegetal para o conhecimento do estabelecimento inicial de espécies florestais visa estudos com população a partir da premissa de que, o padrão de seu crescimento e

comportamento está associado a um importante papel no desenvolvimento sucessional de florestas tropicais (Strauss-DeBenedetti e Bazzaz, 1991; Kuniyosh, 1983; Margolis e Brand, 1990). É onde se exprime mais intensamente o comportamento da espécie e, por consequência, manifesta sua sensibilidade através de taxas extremas de mortalidade em condições ambientais desfavoráveis (Rousteau, 1986; Morais e Paoli, 1999).

Neste aspecto, os processos e parâmetros ecofisiológicos são utilizados como indicadores de integridade funcional e, a capacidade do indivíduo está intimamente associada, como exemplos, à viabilidade da estrutura reprodutiva, crescimento radicular, potencial hídrico, fluorescência da clorofila e trocas gasosas (Linhart e Grant, 1996; Sampson et al., 1997; Simpson and Ritchie, 1997; Oliveira, 1993; Donadio e Demattê, 2000; Kigel e Galili, 1995).

Dentro da dinâmica da vegetação ciliar sabe-se que o déficit e o excesso de recursos ambientais são fatores capazes de promover alguns efeitos fisiológicos comuns e outros distintos nas plantas, permitindo assim um avanço para a seleção de espécies tolerantes (Levitt, 1989). Embora em alguns ambientes as plantas são submetidas a ambos os fatores, existem poucos trabalhos na literatura que abordam populações de espécies arbóreas associadas às variações referente às estratégias adaptativas em função de distintos microambientes de vegetação ciliar (Silva, 1999).

Portanto, no estudo do estabelecimento de uma planta, o conhecimento da sua plasticidade torna-se de fundamental importância, na medida em que os indivíduos estão associados a sensores celulares ativados por sinais ambientais que, por sua vez, induzem mecanismos regulatórios acionadores de resposta (Justo, 2003). Isto pode ocorrer em um curto período de tempo, tratando-se de respostas fisiológicas, ou em longo prazo, para respostas morfológicas e anatômicas (Geiger e Servaites, 1991). Entre os principais mecanismos morfofisiológicos envolvidos, a variação no componente metabólico, anatômico e de desenvolvimento, podem estar associados às mudanças na expressão gênica e/ou à ativação/desativação de proteínas pré-existentes (Crawley, 2007; Justo, 2003), denominada resposta mediada (Geiger e Servaites, 1991). Pode se afirmar que muitos estudos a serem realizados com o objetivo de se conhecer o funcionamento de um ecossistema florestal, embora existam muitas metodologias para uma abordagem científica desta questão implicaria ainda em entender a complexidade dos seus fenômenos envolvidos e compreender as interações dos processos que definem a reestruturação e manutenção das espécies no tempo (Stape, 2007; Barbosa et al, 1992; Parker e Pickett, 1999; Rodrigues e Gandolfi, 2001; Sharpe e Rykiel, 1991). Estes processos poderão ainda ter um detalhamento maior ou menor dependendo do sistema estudado (folha, árvore, unidade de manejo ou ecossistema florestal), nível de conhecimento da fisiologia, ecologia vegetal e dos objetivos de utilização (Stape, 2007).

Os estudos ecofisiológicos são necessários para estabelecer as relações existentes entre os diferentes compartimentos de uma floresta, por meio dos processos físicos, químicos e biológicos que as governam, partindo-se do princípio de que o processo deve ser o foco de investigação (Stape, 2007; Parker e Pickett, 1999; Sharpe e Rykiel, 1991). Em ecossistemas ripários, estes estudos são desafiadores devido à sua complexidade, sendo melhor compreendidos quando detalhados em uma escala espacial (célula, indivíduo ou população) e/ou temporal (segundos, minutos, horas, dias, meses, etc..) (Stape, 2007; Bell e Lechowicz, 1994). Segundo Bazzaz e Wayne (1994), para compreender o comportamento de uma espécie é preciso investigar modelos de estratégias do indivíduo e de sua população. Desta forma, pode-se então realizar

estudos consolidados visando aplicar estes conhecimentos para o estabelecimento de diferentes espécies em ambientes específicos. Isto complementaria as teorias e técnicas capazes de subsidiar estudos voltados à implantação, estruturação e o manejo florestal de espécies nativas, e principalmente em populações de plantas (Maciel et al., 2002).

Baseando-se na literatura é evidente a necessidade de estudos detalhados sobre a estratégia adaptativa de populações de espécies arbóreas que ocorrem em áreas sazonais, considerando que características morfológicas, anatômicas e fisiológicas evoluíram concomitantemente e, possivelmente de forma complementar (Silva et al., 2003; Lobo e Joly, 2001). Além da análise dos principais fatores ambientais presentes em bordas de vegetação ciliar, este trabalho descreve a caracterização morfológica, genética, anatômica e de estrutura reprodutivas da planta-mãe. De forma a uma melhor compreensão dos parâmetros ecológicos capazes de explicar o desempenho de espécies arbóreas em ambientes ripários.

OBJETIVOS

Este trabalho visou um estudo sobre as principais alterações ecológicas em subpopulações de duas espécies arbóreas, *Byrsonima intermedia* A. Juss. e *Byrsonima verbascifolia* (L.) DC. que ocorre em microambientes distintos de áreas ripárias do Rio Doce, MG. O presente estudo teve o objetivo de conhecer as relações entre a diversidade genética, o ambiente maternal e as características morfofisiológicas de estruturas reprodutivas da planta-mãe. Estas informações são fundamentais para o estudo, manejo e conservação de espécies vegetais que ocorrem em áreas ripárias. O trabalho foi dividido em cinco capítulos: no primeiro é feita uma discussão do papel da heterogeneidade ambiental em espécies vegetais que correm em áreas ripárias e também as relações dos fatores ambientais que predominam em microambientes; o segundo capítulo teve como objetivo estabelecer uma relação da heterogeneidade de microambientes ripários, o genótipo de subpopulações de espécies arbóreas e as implicações referentes às alterações morfológicas de estruturas reprodutivas; o terceiro capítulo descreve as principais alterações morfoanatômicas em subpopulações adultas de espécies arbóreas que ocorrem em microambientes distintos; o quarto capítulo aborda a alocação de recursos nutricionais em estrutura reprodutivas e o comportamento das subpopulações de plantas em função dos microambientes ripários; no último capítulo é feita uma caracterização descritiva do comportamento ecofisiológico de estruturas propagativas de uma espécie arbórea como mecanismo de adaptação ao microambiente ripário associado ao corpo d'água.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andalo, C.; Raquin, C; Machon, N.; Godelle, B.; Mousseau, M. (1998). Direct and maternal effect of elevated CO₂ on early root growth of germinating *Arapdopsis thaliana* seedling. *Annals of Botany*, n. 81: p. 405-411.
- Barbosa, L.M.; Asperti, L.M.; Bedinelli, C.; Barbosa, J.M.; Zeigler, T.I. (1992). Estudos sobre o estabelecimento e desenvolvimento de espécies com ampla ocorrência em mata ciliar. *Revista do Instituto Florestal*, v.4, p. 605-608.
- Barrella, W. (2001). As relações entre as matas ciliares, os rios e os peixes. In: Rodrigues, R.R.; Leitão Filho, H.L. *Matas ciliares: conservação e recuperação*. 2. ed. Edusp/Fapeso: São Paulo, p. 187-207.
- Bazzaz, F. A.; Wayne, P. M. (1994). Coping with environmental heterogeneity: the physiological ecology of tree seedling regeneration across the gap-understory continuum. p 349-390. In: M. M. Caldwell; R. W. Pearcy, editors. *Exploitation of environmental heterogeneity by plants: ecophysiological processes above- and belowground*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Bell, G.; Lechowicz, M.J. (1994). Spatial heterogeneity at small scales and how plants respond to it. In: Caldwell, M.M.; Pearcy, R.W. *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*. San Diego: Academic Press, p. 391-414.
- Berg, E.E.; Hamrick, J.L. (1997). Quantification of genetic diversity at allozyme loci. *Canadian Journal Forest Research*. Ottawa, v.27 , n. 3, p. 415-424.
- Bettina, M., J. Engelbrecht, L. Comita, R. Condit, T. Cursar, M. Tyree, B.; Turner. S.H. (2007). Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature Letters*, n. 447, p. 80-83.
- Crawley, M.J. (2007). *Plant ecology*. 2 ed. Blackwell Publishing. 717p.
- Davis, M. A.; Wrage, K.J.; Rich, P.B.; Tjoelker, M.G.; Schaeffer, T.; Muermann, C. (1999). Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecology*, n. 145: p. 341-350.
- Donadio, N.M.M.; Demattê, M.E.S.P. (2000). Morfologia de frutos, sementes, e plântulas de canafístula (*Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub.) e jacarandá-da-Bahia (*Dalbergia nigra* (Vell.) Fr. All. ex Benth.) - Fabaceae. *Revista Brasileira de Sementes*, Brasília, v.22, n.1, p. 64-73.
- Durigan, G.; Melo, A. C. G. M.; Max, J. C. M.; Vilas Bôas, O.; Contieri, W. A. (2001). *Manual para recuperação de matas ciliares do oeste paulista*. São Paulo: Páginas e Letras. 16p.
- Frangi, J.L.; Lugo, A.E. (1998). A flood plain palm forest in the Luquillo Mountains of Puerto Rico five years after Hurricane Hugo. *Biotropica*, n. 30(3): p. 339-348.
- Galloway L.F. (2001). The effect of maternal and paternal environment on seed characters in the herbaceous plant *Campanula americana* (Campanulaceae). *American Journal of Botany*, n. 88(5): p. 832-840.
- Galloway, L.F. (2005). Maternal effects provide phenotypic adaptation to local environmental conditions *New Phytologist*, n. 166: p. 93-100.
- Geiger, D.R.; Servaites, J.C. (1991). Carbon allocation and response to stress. In: Mooney, H.A.; William, E.W.; Pell, E.J.; Chu, E. *Response of plants to multiple stresses*. Oval Road, London: Physiological ecology series, p. 103-127.

- Gianoli, E. (2002). Maternal environmental effects on the phenotypic responses of the twining vine *Ipomoea purpurea* to support availability. *Oikos*, n. 99: p. 324-330.
- Gianoli, E.; Lez-Teuber, M.G. (2005). Effect of support availability, mother plant genotype and maternal support environment on the twining vine *Ipomoea purpurea*. *Plant Ecology*, n. 179: p.231-235.
- Grime, J.P.; Campbell, B.D. (1991). Growth rate, habitat productivity, and plant strategy as predictors of stress response. In: Mooney, H.A.; William, E.W.; Pell, E.J.; Chu, E. Response of plants to multiple stresses. Oval Road, London: Physiological ecology series, p. 143-158.
- Hamrick, J.L. (1982). Plant population genetics and evolution. *American Journal of Botany*, Columbus, v. 69, n.10, p. 1685-1693.
- Hermesh, R.; Acharyar, S. N. (1992). Influence of maternal plant environment and provenance on alpine bluegrass seed germination. *Canadian Journal Plant Science*, n. 72: p. 801-808.
- Justo, C.F.; Soares, A.M.; Gavilanes, M.L.; Castro, E.M. (2005). Leaf anatomical plasticity of *Xylopia brasiliensis* Sprengle (Annonaceae). *Acta Botanica Brasílica*, n. 19: p. 111-123
- Kageyama, P. Y.; Gandara, F. B. (2001). Recuperação de áreas ciliares. In: Rodrigues, R. R.; Leitão Filho, H. F. (Eds.). *Mata ciliares: uma abordagem multidisciplinar*. Edusp/Fapesp: São Paulo, p. 249 - 269.
- Kageyama, P.Y.; Gandara, F.B.; Oliveira, R.E. (2003). Biodiversidade e restauração da floresta tropical. In: kageyama, P.Y.; Oliveira, R.E.; Moraes, R.E.; Engel, V.L.; Gandara, F.B. *Restauração ecológica de ecossistemas naturais*. Botucatu-SP: FEPP, p. 29-48.
- Kigel, J.; Galili, G. (1995). Seed development and germination. 853p.
- Kuniyoshi, Y.S. (1983). Morfologia da semente e da germinação de 25 espécies arbóreas de uma floresta com araucária. Curitiba, 233p. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal).
- Larcher, W. (2000). *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos: Rima, 531p.
- Lechowicz, M.J. and G. Bell. (1994). The flip side: manifestations of how plants perceive patchiness at different scales. pp. 391-414. In: M.M. Caldwell and R.W. Pearcy (eds.), *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants. Ecophysiological Processes Above and Below Ground*, Academic Press, N.Y.
- Levitt, J. (1989). Responses of plants to environmental stresses. Califórnia: Carnegie institution of Washington, 2 ed. 420p.
- Linhart Y.B., Grant M.C. (1996). Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. *Annal Review Ecology and Systematic*. n. 27: p. 237-277.
- Lobo, P.C.; Joly, C.A. (2001). Aspectos ecofisiológicos da vegetação de mata ciliar do sudeste do Brasil. In: Rodrigues, R.R.; Leitão Filho, H.F. *Matas ciliares: conservação e recuperação*. 2 ed. Edusp/Fapesp: São Paulo. p. 143-159.
- Luttge, U. (1997). *Physiological Ecology of Tropical Plants*. Springer-Verlag, Berlin. 314pp.
- Maciel, M.N.M.; Watzlawick, L.F.; Schoeninger, E.R.; Yamaji, F.M. (2002). Efeito da radiação solar na dinâmica de uma floresta. *Revista Ciências Exatas e Naturais*, v. 4, n. 1, p. 101-114.
- Magalhães, A.F.; Vianna, R.O.; Botelho, S.A. (1999). Viabilidade da semeadura direta na restauração florestal da vegetação ciliar. Livro Resumo. Lavras: UFLA, XV Congresso de Iniciação Científica da UFLA.

- Maharadatunkamsi, H.S.; Kitchener, D.J.; Schmitt, L.H. (2003). Relationships between morphology, genetics and geography in the cave fruit bat *Eonycteris spelaea* (Dobson, 1871) from Indonesia. *Biological Journal of the Linnean Society*, n. 79: p. 511-522.
- Margolis, H.A.; Brand, D.G. (1990). An ecophysiological basis for understanding plantation establishment. *Canadian Journal Forest Research*, n. 20: p. 375-390.
- Medley, K. E. (1992). Patterns of forest diversity along the Tana river, Kenya. *Journal of Tropical Ecology*, Cambridge, v. 8, p. 353-371.
- Meinzer, F.C. (2003). Funcional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia*, n. 134, p. 1-11.
- Moraes, P.L.R.; Paoli, A.A.S. (1999). Morfologia e estabelecimento de plântulas de *Cryptocarya moschata* Nees, *Ocotea catharinensis* Mez e *Endlicheria paniculata* (Spreng.) MacBride – Lauraceae. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, v.22, n.2 (suplemento), p. 287-295.
- Naiman, R.J., Décamps, N.; McClain, M.E. (2005). *Riparia: Ecology, Conservation, and Management of Streamside Communities*. Elsevier/Academic Press. 448 p.
- Oliveira, E.C. (1993). Morfologia de plântulas florestais. In: Aguiar, I.B.; Piña-Rodrigues, F.C.M. *Sementes Florestais Tropicais*, Brasília: Abrates, p.175-214.
- Oliveira-Filho, A.T.; Almeida, R.J.; Mello, J.M.; Gavilanes, M.L. (1994). Estrutura fitossociológica e variáveis ambientais em um trecho da mata ciliar do córrego dos Vilas Boas, Reserva Biológica do Poço Bonito, Lavras (MG). *Revista Brasileira de Botânica*, n. 17: p.67-85.
- Oliveira-Filho, A.T.; Mello, J.M.; Scolforo, J.R. (1997). Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in South-eastern Brazil over a five-year period (1987-1992). *Plant Ecology*, n. 131: p.45-66.
- Oliveira-Filho, A.T.; Vilela, E.A.; Carvalho, D.A.; Gavilanes, M.L. (1994). Effects of soils and topography on the distribution of tree species in a tropical riverine forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, n. 10: p.483-508.
- Parker, V. T.; Pickett, S. T. A. Restoration as an ecosystem process: implications of the modern ecological paradigm. In: Urbanska, K. M.; Webb, N. R.; Edwards, P. J. (1999.). *Restoration ecology and sustainable development*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, p. 17-32.
- Pendry, C.A.; Proctor, J. (1997). Altitudinal zonation of rain forest on Bukit Belalong, Brunei: soils, forest structure and floristic. *Journal of Tropical Ecology*, n. 13: p.221-241.
- Pinto, L.V.A.; Botelho, S.A.; Oliveira-Filho, A.T.; Davide, A.C. (2005). Estudo da vegetação como subsídios para propostas de recuperação das nascentes da bacia hidrográfica do ribeirão Santa Cruz, Lavras, MG. *Revista Árvore*, v.29, n.5, p.775-793.
- Roach, D. A.; Wulff, R. (1987). Maternal effects in plants. *Annual Review Ecology Systematic*, n. 18: p. 209-235.
- Rodrigues, R.R.; Gandolfi, S. (2001). Conceitos, tendências e ações para a recuperação de florestas ciliares. In: Rodrigues, R.R.; Leitão Filho, H.F. *Matas ciliares: conservação e recuperação*. 2 ed. Edusp/Fapesp: São Paulo. p. 143-159.

- Rodrigues, R.R.; Nave, A. (2001). Heterogeneidade florística das matas ciliares. In: Rodrigues, R. R.; Leitão Filho, H. de F. (Org.). Matas ciliares: conservação e recuperação. Edusp/Fapesp: São Paulo. p. 45-71.
- Rousteau, A. (1986). Les plantules d'arbres forestiers de Guadeloupe: adaptations structurales et dimensionnelles. Mémorial Museum natural History, Série. A, Zoology. n. 132: p.185-192.
- Sampson, P.H.; Templeton, C.W.G.; Colombo, S.J. (1997). An overview of Ontario's stock quality assessment. New Forestry. n. 13: p.469-487
- Schlichting, C. D. (1986). The evolution of phenotypic plasticity in plants. Annual Review of Ecology and Systematics, n. 17: p.667-693.
- Schlichting, C.D.; Pigliucci, M. (1998). Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective. Sunderland, MA: Sinauer Associates. 387p.
- Sharpe, P.J.H.; Rykiel, E.J. (1991). Modelling integrated response of plant to multiple stresses. In: Mooney, H.A.; William, E.W.; Pell, E.J.; Chu, E. Response of plants to multiple stresses. Oval Road, London: Physiological ecology series, 1991, p. 205-224.
- Silva, E.C.; Nogueira, R.J.M.C.; Azevedo Neto, A.D.; Santos, V.F. (2003) Comportamento estomático e potencial da água da folha em três espécies lenhosas cultivadas sob estresse hídrico. Acta Botany Brasílica, n. 17: p. 231-246.
- Silva, S. (1999). Respostas fisiológicas de gramíneas promissoras para revegetação ciliar de reservatórios hidrelétricos submetidos a diferentes regimes hídricos. Lavras: UFLA, 73p.
- Simpson, D.G.; Ritchie, G.A. (1997). Does RGP predict field performance? A debate. New Forests, n. 13: p. 253-277.
- Stape, J.L. (2007). Modelagem ecofisiológica em florestas plantadas. III Workshop sobre modelagem ecofisiológica em florestas plantadas. Apostila (Módulo Intermediário).
- Strauss-Debenedetti, S.I.; Bazzaz, F.A. (1991). Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. Oecologia, n. 87: p. 377-387.
- Valencia-Diaz, S.; Montana, C. (2005) Temporal variability in the maternal environment and its effect on seed size and seed quality in *Flourensia cernua* DC. (Asteraceae). Journal of Arid Environments, n. 63, p. 686-95.
- Van Den Berg, E.; Santos, F.A.M. (2003). Aspectos da variação ambiental em uma floresta de galeria em Itutinga, MG, Brasil. Ciência Florestal, n. 13: p. 83-98.
- Vieira, F.A. (2005). Diversidade e estrutura genética de *Protium spruceanum* (Benth.) Engler em remanescentes e corredores de vegetação na região do Alto Rio Grande-MG. Lavras: UFLA. (Tese de dissertação). 100p.
- Wulff, R.D.; Causin, H.F.; Benitez, O.; Bacalini, P.A. (1999). Intraspecific variability and maternal effects in the response to nutrient addition in *Chenopodium album*. Canadian Journal of Botany, n. 77: (8), p. 1150-1158.
- Zanela, S.M. (2001). Respostas ecofisiológicas e anatômicas ao sombreamento em plantas jovens de diferentes grupos ecológicos. Lavras: UFLA, 79p.

Capítulo I

CAPÍTULO I - O PAPEL DA HETEROGENEIDADE AMBIENTAL DE ECOSISTEMAS RIPÁRIOS NO MANEJO E CONSERVAÇÃO DE ESPÉCIES VEGETAIS: UMA REVISÃO

Allan de Freitas Magalhães^{a,*}, Dulcinéia de Carvalho^b

^aInstituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), CP486, Belo Horizonte - MG, Brasil,

^bDepartamento de Ciências Florestais, Universidade Federal de Lavras (UFLA), CP3037, Lavras - MG, Brasil

*Contatos. Tel.:+055313829-1431; fax:+055313829-1411.

E-mail: allanfmbh@yahoo.com.br.

RESUMO

Compreender os mecanismos que as plantas utilizam para se estabelecerem em ambientes ripários requer estudos detalhados das variáveis ambientais que podem interferir no seu comportamento. Pouca atenção tem sido dada a estes ecótonos em virtude de leis e projetos políticos que não valorizam estes locais importantes para a biodiversidade. O objetivo deste trabalho foi descrever a dinâmica ambiental destes ecótonos e a ecologia de suas espécies vegetais que podem ser utilizadas como ferramenta de manejo visando sustentar sua importância no contexto da paisagem. As áreas ripárias apresentam alta variabilidade físicas e química, além de propriedades bióticas que interagem e formam os sistemas ecológicos que são os indicadores de qualidade destes ecótonos. O regime de inundação e os processos geomorfológicos estão entre os principais fatores ambientais responsáveis pelas alterações morfofisiológicas de espécies vegetais em ambientes ripários. Normalmente, sua tipologia vegetacional tem sido caracterizada em relação ao gradiente horizontal e vertical do regime de inundação, disponibilidade hídrica e geomorfologia. Todavia estudar a resposta comportamental de uma vegetação em função de uma variável ambiental qualquer são necessários estudos que considerem as escalas individual, populacional e de comunidade. Além disso, a variabilidade genética via pressão de seleção pode exercer um importante papel na diferenciação dentro e entre populações de plantas. Deve-se também conhecer quais características são transferidas para as progênes, e principalmente durante os estágios iniciais de formação. A escolha dos métodos de recomposição florestal de áreas ripárias é um processo que deve estar em constante processo de aprimoramento, com estudos que contemplem os atributos da vegetação e sua relação com os aspectos físicos e biológicos.

PALAVRAS-CHAVE: ambiente maternal, comunidades vegetais, inundação, distúrbio, sucessão vegetal

ABSTRACT

Understanding the mechanisms that plants use to establish in riparian areas requires more detailed studies of the environmental variables that can interfere in their behavior. But few attention has been given to these ecotones in virtue of law and political projects that do not valorize these places as important for biodiversity. Therefore, the objective of this study was to highlight some information related to environmental dynamics of ecotones and ecology of plant species that can be a possible management tool capable of sustaining its real importance in the landscape. The riparian areas present great physical and chemical variability, besides biotic properties that interact and form the ecological systems that are indicators of quality on these ecotones. The flooding regime and geomorphological processes are among the main environmental parameters responsible for morphophysiological alterations of plant species in riparian environments. The type vegetation of these areas generally has been characterized according to horizontal and vertical gradient of flooding regime, water availability and geomorphology. However in order to study the behavioral response of vegetation due to any environmental variable, studies that consider the individual level, population and community are necessary. In addition, the genetic variability through selection pressure may play an important role on the differentiation within and among populations of plants. It is also necessary to know which features are transferred to the offspring, especially during the early stages of formation. The choice of reforestation methods of riparian areas is a process that should be in a constant improvement with studies that add vegetation attributes and its relation with physical and biological aspects.

KEY-WORDS: maternal environment, vegetal communities, flooding, disturbance, vegetal succession

1. Introdução

Os ecossistemas ripários são o elemento chave para todas as áreas associadas aos cursos d'água, fornecem recursos naturais para sustentar a diversidade de plantas e animais, além de disponibilizar alimentos e servir como benefícios estéticos e econômicos para a sociedade. Ambientes ripários são caracterizados por uma variedade de espécies vegetais com peculiares modo de vida (Naiman e Décamps, 1997). Nos trópicos, as florestas que compõem as áreas ripárias são constituídas de vários fatores bióticos e abióticos que interferem na distribuição de suas espécies. As espécies de plantas que ocorrem em ambientes ripários foram capazes de adquirir, ao longo do tempo, respostas ecofisiológicas diferenciadas para garantir a sua sobrevivência neste ambiente específico e com limitação de recursos naturais (Naiman et al. 2005). Portanto, compreender os mecanismos pelos quais estas plantas utilizam para se estabelecerem nestes ambientes torna-se um desafio às ciências naturais.

Populações naturais de espécies vegetais ocorrem em áreas ripárias por uma série de processos ecológicos e genéticos que interagidos permitem o desenvolvimento de características que as distingam umas das outras (Rice e Jain, 1985). Estas características podem ser acumulativas ao longo das gerações, podendo-se dizer que estão sob pressão de seleção, ou ser apenas um comportamento temporário em virtude do seu potencial plástico (Bazzaz, 2000). A pressão de seleção tem resultado em uma série de adaptações morfológicas e fenológicas (Lytle e Poff, 2004). Entretanto, além de compreender o comportamento de uma espécie e/ou população de plantas em seu ambiente natural deve-se conhecer quais características (anatômicas, fisiológicas, reprodutivas, etc) que são herdadas pelas progênies, principalmente nos estágios iniciais de formação. De acordo com a variabilidade destas características, que são transferidas para as próximas gerações, os estágios sucessionais de uma espécie, população e/ou comunidade vegetal podem ou não estar garantidos. Assim, o efeito da heterogeneidade do ambiente maternal exerce um importante papel na formação e estruturação das comunidades vegetais que compõem as áreas ripárias. Portanto, utilizar este efeito como um meio de manejo e conservação de áreas ripárias, torna-se importante quando critérios mais rigorosos sobre os estudos são considerados, como exemplo, a representatividade de suas populações naturais.

No âmbito conservacionista, pouca atenção tem sido dada para estas áreas, haja vista os vários projetos políticos que têm incentivado a alteração de fluxos de suas águas, alterando suas margens para a construção de várias obras e estruturas físicas que comprometem, destroem e fragmentam suas formações vegetacionais. Mesmo quando suas margens são alteradas, a diversidade florística destas áreas é pouco considerada na recomposição florestal de áreas próximas. Além do pouco conhecimento da diversidade florística de espécies nada é considerado com relação à variabilidade da espécie, em especial à variabilidade dentro das populações de plantas presentes ao longo de suas margens.

Neste contexto, o objetivo deste capítulo da tese busca discutir o papel da heterogeneidade ambiental na coexistência de espécies vegetais em ambientes ripários, e também definir e caracterizar as principais variáveis ambientais que estão associadas aos sistemas ecológicos, as possíveis respostas ecofisiológicas da planta e as características transferidas à progênie. São destacadas algumas informações que relacionam a dinâmica ambiental e a ecologia de espécies vegetais presentes nestes ecótonos, como possível meio de manejo para sustentar a sua importância no contexto da paisagem. Portanto, compreender as adaptações

específicas destas plantas, neste ecótono, é uma tentativa para determinar os meios necessários para incluir neste contexto os processos físicos e biológicos que ocorrem nestas áreas. Para isto, trabalhos e modelos teóricos foram revisados interligando os atributos da vegetação ripária em escala individual, populacional e de comunidade.

2. Variabilidade ambiental de ecossistemas ripários

As áreas ripárias, denominadas de ecótonos ou zonas de transição, são de grande importância para a biodiversidade (Naiman et al. 1993). São áreas que apresentam alta variabilidade física, química e de propriedades bióticas, que se interagem formando importantes sistemas ecológicos. A força destas interações pode variar em escala espacial e temporal (Naiman et al. 2005; Gregory et al. 1991) (Fig. 1).

As interfaces entre os sistemas terrestres e de áreas inundáveis, por exemplo, são particularmente sensíveis às mudanças ambientais (Naiman e Decamps, 1997). Como consequência, há a formação de um mosaico de microclima, com diferentes temperatura, umidade, radiação solar e velocidade dos ventos resultando em um gradiente ambiental que modifica a vegetação (Naiman et al., 1993; Gregory et al. 1991). Na paisagem, estas áreas são constituídas de uma diversidade de comunidades vegetais e de ambientes, o que é a base para compreender o seu funcionamento (Naiman e Decamps, 1997). A largura de área ripária, o controle que a vegetação exerce no ambiente e os atributos da diversidade funcional estão diretamente relacionados ao tamanho e a posição que esta área ocupa dentro da bacia, ao seu regime hidrológico e à sua geomorfologia (Gregory et al. 1991).

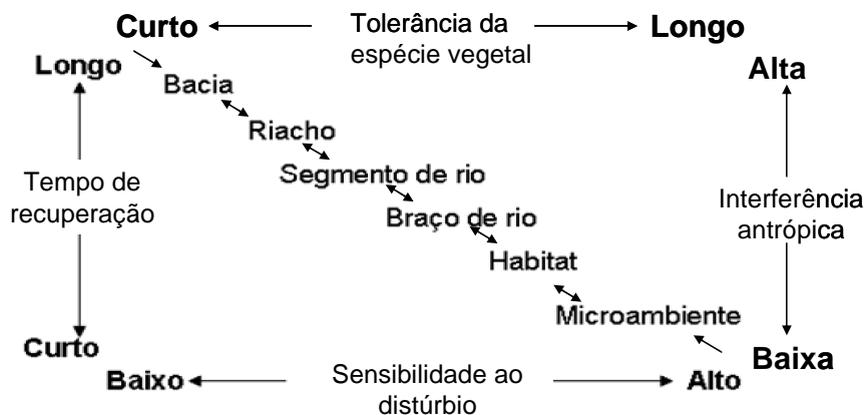


Fig. 1. Tipologia de áreas ripárias e sua relação com os componentes dos sistemas ecológicos (tempo de recuperação, sensibilidade ao distúrbio, tolerância da espécie vegetal e interferência antrópica) em diferentes escalas espaciais (Modificado de Naiman et al., 2005 e Gregory et al., 1991).

Segundo Naiman et al. (2005), a variabilidade fisionômica de áreas ripárias não se distingue somente da paisagem adjacente, mas também ao longo do canal de drenagem. Nestes canais podem ser encontradas diversas tipologias de microambientes que se distinguem uns dos outros (Fig. 1). Portanto, as áreas ripárias são classificadas baseadas nos processos geológicos, geomorfológicos e climáticos que moldam as características físicas do habitat e da biota vegetal.

Segundo Biggs et al. (1990), a classificação destas áreas se deve basicamente em função do tempo de recuperação e do nível de distúrbio; áreas alteradas no nível geológico, por exemplo, sofrerão modificações em grande escala e levará um longo período para a recuperação (>10.000 anos). Por outro lado, a escala de

microambiente referente aos processos geomorfológicos e bióticos locais (<10.000m²) são passíveis de recuperação em um curto período de tempo (<10.000anos). Nestes locais quaisquer incluem processos físicos (descarga, temperatura, erosão, transporte de sedimentos, etc..) e bióticos (reprodução, competição, doenças, herbivoria, etc..), considerados como estruturas físicas e ecológicas para o manejo das condições locais (Naiman et al., 2005). Portanto, conhecer a tolerância de uma espécie vegetal em relação à escala espacial de áreas ripárias, por exemplo, é um meio importante para definir a sensibilidade de sua ocorrência em função de uma determinada variável ambiental. Aliado ao distúrbio natural, o componente vegetacional pode variar significativamente em número de indivíduos, o que pode culminar à sua extinção local. Com a magnitude dos componentes das áreas ripárias e, a interação dos sistemas ecológicos, a interferência antrópica pode ser fator decisivo a partir do momento que sua manipulação e/ou alteração favoreça ambas as partes.

2.1. Regime de inundação e as plantas

O regime de inundação está entre os principais processos físicos responsáveis pela maioria das alterações espaciais em áreas ripárias (Malanson, 1993), em virtude destas áreas estar intimamente ligadas aos cursos d'água, seus limites não são facilmente demarcados. O regime de inundação pode variar desde intervalos de recorrência curtos das cheias anuais, até fenômenos mais intensos que variam no tempo (Gregory et al., 1991). As características do regime de fluxo incluem sua magnitude, frequência, duração, variabilidade interanual e sequência (Naiman et al., 2005). A utilização destes dados é importante para entender como funcionam outros regimes fluviais. As funções hidrológicas das áreas ripárias são basicamente (1) geração do escoamento direto em microbacia; (2) armazenamento de água; (3) manutenção da qualidade de água; (4) estabilidade do processo de ciclagem de nutrientes e (5) interação direta com o ecossistema aquático (Klinge e Jacomine, 2001). As variações sazonais de descarga e áreas constantemente úmidas criam condições ambientais que desafiam as plantas mais tolerantes, pois elas são submetidas à inundação, erosão, abrasão, seca, baixa temperatura e concentrações tóxicas de amônia (Klinge e Jacomine, 2001). Segundo Naiman e Décamps (1997), dentre os fatores citados acima, o regime de inundação é uma das principais variáveis ambientais capazes de interferir significativamente na sobrevivência das plantas que ocorrem em ambientes sujeitos à inundação.

Os canais d'água ativos e as áreas planas inundáveis, considerados áreas ripárias, são condições ambientais severas impostas às plantas, afetando-as diretamente via efeito mecânico ou indiretamente por anoxia (Naiman e Décamps, 1997; Lobo e Joly, 2001). As espécies que conseguem se estabelecer desenvolvem adaptações morfológicas (raízes adventícias, caules e raízes flexíveis e sementes características) (Lobo e Joly, 2001). Rapidamente, ocorre uma queda metabólica do oxigênio em seus tecidos provocando alterações anatômicas nas suas estruturas, como as raízes, lenticelas e hipertrofia do caule. Mudanças no metabolismo da parte aérea (produção de clorofila, potencial hídrico e assimilação da fotossíntese nas folhas) também têm sido registradas nestas condições (Crawford, 2003; Striker et al., 2005). Desta maneira, a variação da alocação dos recursos pelas plantas ocorre por meio de diferentes estruturas (folhas, caules, raízes e frutos), e conseqüentemente, há uma alteração na germinação e na taxa de

recrutamento de indivíduos (Lobo e Joly, 1996). Assim, evolutivamente esta variação pode ocorrer no nível individual, dentro e entre populações e na comunidade (Naiman et al., 2005).

O estresse das plantas devido estas condições, culminou ao longo do processo evolutivo em um caráter marcante (Lobo e Joly, 2001). Em razão disso, a tipologia vegetacional é caracterizada principalmente em relação ao gradiente horizontal e vertical do regime de inundação e disponibilidade hídrica (Naiman et al., 2005). Alguns pesquisadores consideram também a geomorfologia e a ciclagem de nutrientes como parâmetros importantes (Oliveira Filho et al., 1994; Van Coller et al., 1997; Montgomery, 1999). A classificação das plantas em diferentes grupos (plantas resistentes, tolerantes e intolerantes) em função do regime hídrico foi realizada por Ivanauskas (1997) visando o entendimento sobre a sua ecologia.

A água é um importante recurso que limita a vida das plantas pelo *fitness*, vulnerabilidade a patógenos, herbivoria, capacidade competitiva, riqueza, crescimento, produtividade, estrutura populacional e composição de suas comunidades (Merritt e Wohl, 2006). Estas características podem ser facilmente confundidas com outras variáveis ambientais ou biológicas. Estudos abordando o comportamento de uma planta em função do regime de inundação poderão não ser suficientemente informativos com relação à dinâmica existente com a vegetação. Todavia, se o estudo for realizado em uma escala populacional e/ou de comunidade, e um longo período, as relações entre um determinado fator ambiental e a existência das mesmas poderão ser bem compreendidas. A escala de estudo a se considerar dependerá dos atributos da vegetação (distribuição, densidade, abundância, taxa de recrutamento, etc), que são importantes parâmetros para estabelecer métodos eficientes de manutenção e/ou restauração de áreas ripárias.

2.2. Dinâmica geomorfológica

Os processos geomorfológicos mais comuns em uma bacia hidrográfica são divididos em três zonas denominadas de erosão, transporte e deposição (Naiman et al., 2005). Estes processos são importantes, pois se modificam ao longo do tempo e do espaço e interferem principalmente na formação de comunidades de espécies vegetais ripárias, pela alteração da ciclagem de nutrientes (Tabacchi et al., 1998). A zona de erosão inclui a área das nascentes onde predomina a remoção dos sedimentos superficiais, podendo ser erosão química ou física. A erosão física envolve abrasão mecânica que movimenta os sedimentos e a matéria orgânica, enquanto a erosão química compreende a dissolução dos minerais instáveis e a solubilização da matéria orgânica (Malanson, 1993). Os materiais erodidos são constituídos de solos, troncos, galhos e pedras (Naiman e Décamps, 1997). Normalmente isto ocorre devido ao peso do material depositado exceder o peso da estrutura que a contém (Naiman et al., 2005). E as rochas são facilmente transportadas quando existe uma fratura orientada. A cobertura de vegetação nestas áreas é muito importante visto que suas raízes podem conter estas estruturas. A declividade associada à intensidade da precipitação nas áreas de maior declive pode definir a intensidade do próximo evento (erosão, sedimentação ou deposição). A zona de transporte liga as terras mais altas às mais baixas até o nível do mar. Este transporte ocorre em função da energia da drenagem e do peso do material transportado (Silva et al. 2010). A velocidade, profundidade, viscosidade e densidade do material são características que podem definir a intensidade do arraste. A velocidade e a profundidade do canal de drenagem dependem da largura e da quantidade de material depositado ao longo do canal. A presença de troncos no corpo d'água é importante, pois promove a formação de microhabitats

para as plantas (Naiman et al., 2005). A viscosidade varia em função da temperatura da água e a densidade em função da temperatura e dissolução das partículas de sedimentos. Desta maneira, a energia do canal movimentando primeiramente os sedimentos mais finos e posteriormente os materiais mais pesados. À medida que esta energia diminui, os maiores materiais são depositados formando bancos de areia ou de pedra, conseqüentemente é formado um complexo de substratos para diferentes espécies (Tabacchi et al., 1998). Os processos de erosão e deposição mantêm o equilíbrio ao longo do tempo e o transporte é a rede que os liga. As zonas de deposição estão localizadas basicamente nas áreas costeiras onde predominam planícies inundadas (Naiman et al., 2005). Nestes locais não ocorre erosão ou transporte de sedimentos. Estes processos ocorrem em função do tamanho, frequência e duração do distúrbio. Devido ao acúmulo de grande quantidade de sedimentos que interagem com a geologia, hidrologia local e a entrada, pelas áreas adjacentes, de compostos orgânicos e inorgânicos são formados os meandros (Gregory et al. 1991).

Os meandros têm um papel fundamental na distribuição de espécies vegetais, visto que, se caracterizam fisicamente pela formação de pequenos canais de drenagem perpendiculares ao dreno principal (Malanson, 1993). Normalmente estes canais são interrompidos pelas formações de bancos de sedimentos que impedem sua conexão com o canal principal e formam lagos provisórios. Estes locais, devido a força do distúrbio alteram habitats que influenciam a estrutura e o funcionamento das comunidades vegetais. Nestas áreas, são encontrados diversos solos ou substratos que variam em função do maior ou menor grau de hidromorfismo. Segundo Silva et al. (2010), estes substratos variam em função da topografia local e da textura do solo. Nos locais onde a inundação é permanente, ocorrem principalmente os organossolos, e em menor proporção os gleissolos e neossolos quartzarênicos hidromórficos (Klinge e Jacomine, 2001). Os locais com boa ou moderada drenagem são constituídos por neossolos flúvicos comumente chamado de aluviais e os cambissolos (Klinge e Jacomine, 2001). Na zona semi-árida são encontrados solos da classe dos planossolos, solonete-solodizado e os solos aluviais (Klinge e Jacomine, 2001). Neste local, há a formação de comunidades vegetais constituídas de espécies com adaptação fisiológica, morfológica e etológica, além disso, a viabilidade de suas populações leva a uma diversidade mais alta quando comparadas com aquelas de terra firme (Armstrong et al., 1994; Lobo and Joly, 2000).

2.3. *Gradiente ambiental*

Os ecossistemas ripários se caracterizam pela diversidade de ambientes, pois, segundo Malanson (1993) estas áreas variam desde um ecótono terrestre até ambientes aquáticos, podendo ser variável em grande e pequenas escalas. A escala de mudança está relacionada à topografia, luminosidade e ao regime hidrológico (Naiman e Décamps, 1997), sendo os caracteres de regime hidrológico, a sua dinâmica fluvial, inundação e umidade do solo os principais associados a estas áreas (Naiman et al., 2005). A topografia controla diretamente a inundação, sendo que a frequência e duração da descarga afetam a distribuição espacial das áreas ripárias. Dependendo do local, este gradiente pode variar de dimensão e, normalmente são mais complexos que uma simples variação do corpo d'água até as áreas de terra firme. A abordagem de uma variável ambiental qualquer sob uma perspectiva de seu gradiente tem contribuído para o desenvolvimento da ciência, pois ao abordar parâmetros como topografia, inundação e luminosidade, a ocorrência de algumas espécies nestes ecótonos pode ser explicada. As informações sobre dados de presença-ausência ou

abundância de espécies ao longo de um gradiente ambiental são um meio de se testar hipótese deste nicho e desenvolver previsões de como estas espécies se distribuem ao longo do gradiente ambiental (Guisan e Thuiller, 2005). Esta distribuição pode indicar a amplitude ecológica de ocorrência da espécie nestas áreas. Isto também permite o desenvolvimento de modelos preditivos referente à sensibilidade das espécies ao regime de inundação (Friedman et al., 2006). Estas informações são importantes para construir uma relação entre a resposta de um indivíduo com seu padrão de ocorrência dentro da população e na comunidade vegetal.

3. Respostas das plantas à heterogeneidade ambiental

A vegetação ripária ocupa normalmente as áreas mais dinâmicas da paisagem. A sua composição florística está intimamente associada ao grau de heterogeneidade ambiental. A variabilidade do ambiente está associada a basicamente três fatores (1) a intensidade e frequência de inundação, (2) variação da topografia e do solo, (3) variação microclimática ao longo do canal de drenagem e (4) distúrbios das áreas adjacentes (Naiman et al. 1993). As espécies vegetais que compõem estas áreas são também reflexos históricos de distúrbios locais, como a inundação e aqueles advindos das áreas adjacentes, como fogo, vento, e ataques de pragas e doenças (Gregory et al. 1991). Além disso, a diversidade de habitats permite a manutenção da variabilidade genética das plantas pela pressão de seleção exercida ao longo do tempo (Bazzaz, 2000). A associação das interações genótipo e a variabilidade ambiental permite que as plantas possam desenvolver diversos mecanismos de respostas que podem ser imediatas, como a resposta instantânea fisiológica e longas, como respostas de plasticidade, o que refere-se à capacidade de um dado genótipo expressar diferentes fenótipos em diferentes ambientes (Donohue, 2003) e de aclimação, que é a capacidade de um genótipo mudar as características bioquímicas, fisiológicas e morfológicas já estabelecidas em resposta às mudanças ambientais (Bazzaz, 2000). As plantas respondem de forma a uma rápida mudança ambiental, por exemplo, a condutância estomática em resposta à rápida alteração do déficit de pressão de vapor ou intensidade de luz (Bazzaz, 2000). Quando as plantas experimentam novas condições de exposição ao ambiente em longo prazo, elas podem responder com mudanças reversíveis e irreversíveis à sobrevivência.

As espécies que ocorrem em ambientes heterogêneos, como os de áreas ripárias, desenvolveram adaptações fisiológicas, morfológicas, e reprodutivas capazes de investir alta energia e utilizar os recursos que estão disponíveis sazonalmente. O padrão de crescimento, desenvolvimento e reprodução são funções da disponibilidade dos recursos deste habitat (Sarukhan et al. 1984). Assim, as plantas não são influenciadas somente por uma escala individual, pois elas crescem e estendem sua área de ocorrência através de suas progênes. Pólenes e sementes dispersadas por estas plantas são capazes de perceber esta heterogeneidade e assim garantir as subseqüentes gerações (Bell e Lechowicz, 1994). Ao garantir estas gerações, as populações de plantas são estabelecidas quando um conjunto de indivíduos responde diferentemente em função da exposição aos diversos fatores ambientais associados. E no nível de comunidade, a heterogeneidade ambiental destas áreas pode influenciar significativamente um conjunto de espécies ao estimular, na sua coexistência, diferentes interações específicas positivas e negativas ao longo do tempo.

3.1. A vegetação ripária na escala individual

Para compreender o comportamento de uma espécie e/ou indivíduo é necessário estabelecer uma relação entre causa e efeito dos atributos físicos e biológicos que ocorre nestas áreas ao longo do estágio de vida da planta. Isto implica determinar a capacidade destes processos físicos e biológicos interferirem na sobrevivência do indivíduo durante a germinação, reprodução, senescência e até mesmo competição. A fase de germinação e de plântula é reconhecidamente o período mais sensível da planta quando exposta às margens de corpo d'água, devido à predisposição aos distúrbio naturais como a inundação. Segundo Mahoney e Rood (1998) estudando *Populus* L. determinaram a autoecologia desta espécie associando o papel da regeneração e a taxa de dispersão de sementes com o seu índice de recrutamento, e desta maneira; desenvolveram uma ferramenta modelo para determinar o ambiente ideal de ocorrência da espécie nestas áreas. Embora seja um modelo utilizado para esta espécie, este poderia ser prontamente transferível para qualquer outra espécie que seja de reprodução sexuada e apresente característica especializada de recrutamento (Rood et al., 2005).

A disponibilidade hídrica do solo é um fator chave que atua desde a fase germinativa até o estágio juvenil da planta e, portanto, pode definir a taxa de crescimento, sobrevivência em longo prazo e mortalidade. Para isto respostas fisiológicas em curto prazo são desenvolvidas nestes indivíduos, e isto repercute na sua estrutura morfológica e no seu *fitness* (Smith et al., 1998). Condutância estomática, espessura de parênquima, transpiração e potencial hídrico do xilema podem se alterar nas plantas, capacitando-as a sobreviver e desenvolver mecanismos mais eficientes para o uso destes recursos naturais. Por outro lado, a reduzida disponibilidade hídrica para as raízes das plantas pode levar, em curto ou longo período de tempo, à murcha, clorose, abscisão e morte foliar e conseqüentemente, à redução da copa.

Em áreas ripárias, várias espécies colonizadoras germinam e se estabelecem em canais aluviais de deposição de sedimentos próximos do corpo d'água. Nesta fase a espécie é mais especializada em virtude da sua sensibilidade e exigência para conseguir se fixar e se estabelecer. À medida que estas se desenvolvem, tornam-se generalista, pois desenvolvem estruturas morfológicas adaptadas a quaisquer ambientes que possam dificultar sua sobrevivência.

3.2. Estrutura populacional de plantas em áreas ripárias

No estudo de espécies vegetais que habitam áreas ripárias, é importante não somente conhecer a distribuição dos indivíduos, mas também o desempenho da população nestes locais. O conhecimento da estrutura da população permite compreender melhor qual o estágio de vida da espécie é mais influenciado por um distúrbio natural qualquer. A idade ou a classe de tamanho evidencia a taxa de recrutamento ou algum outro comportamento funcional da espécie (Birken e Cooper, 2006). Com estas informações é possível também compreender a relação entre os fatores ambientais e a sensibilidade das populações por meio da taxa de crescimento ou mortalidade. Sabe-se que vários experimentos realizados com populações de plantas demonstram que a pressão de seleção advinda de distúrbios naturais, como o regime de inundação, pode mudar a sua frequência genotípica e, pela variabilidade fenotípica, capacitar algumas populações a adaptar-se aos seus diversos habitats.

O desenvolvimento de modelos de matrizes estruturadas de população (monitoramento da dinâmica de crescimento e redução no número de indivíduos da população) pode identificar como estas populações variam em função de processos específicos naturais como inundação, seca e sazonalidade (Smith et al., 2005). Estes mesmos autores, estudando população de espécies vegetais em terras inundáveis descobriu que o regime de inundação durante o inverno e primavera era suficiente para reduzir sua taxa de mortalidade. Lytle e Merrit (2004) estudando modelos estruturados de populações de *Populus* descobriram que a ocorrência do regime de inundação não era suficiente para influenciar a sua taxa de recrutamento. Desta maneira, o desenvolvimento destes modelos de população de plantas constitui uma ferramenta potencial para o conhecimento dos principais mecanismos sobre a distribuição e ocorrência das populações vegetais e as possíveis variáveis ambientais de interferência.

3.3. A formação das comunidades vegetais em ambientes ripários

Segundo Malanson (1993), as comunidades vegetais que compõem estas áreas são formadas basicamente por três paradigmas, e o primeiro estabelece que a associação de plantas se deve ao gradiente ambiental. Embora as comunidades vegetais sejam influenciadas pelas áreas de terra firme, o gradiente de disponibilidade de água e o regime de inundação exercem uma importante influência sobre a distribuição das espécies ao longo das áreas marginais (Merritt et al., 2010). Aliado à diversidade de microambientes, com ampla variação de recursos nutricionais, aeração do solo e balanço hídrico, estes locais proporcionam a coexistência de diferentes espécies formando um mosaico vegetacional capaz de exercer diversas funções dentro da bacia. Os intensos mecanismos de distúrbio, como o regime de inundação, podem eliminar as espécies intolerantes, que não se estabelecem, não sobrevivem e não se reproduzem nestes locais (Merritt e Wohl, 2006).

O segundo paradigma compreende a hipótese dos distúrbios intermediários, ou seja, é baseada na teoria onde a maior diversidade de espécies é maior nas áreas onde a magnitude, frequência e intensidade destes distúrbios são menores. Conforme esta teoria, a alta diversidade das espécies nestes locais é justificada pelo seu histórico de estabelecimento, e não por um mecanismo fisiológico de resposta. Segundo Naiman (2005) esta alta diversidade de plantas pode estar distribuída nos diferentes grupos ecológicos ou funcionais que são: espécies tolerantes, intolerantes e indiferentes à inundação, espécies heliófitas, umbrófitas e aquelas adaptadas à retirada ou ao soterramento periódico de propágulos. Este comportamento comum entre as espécies pode ser resultado da seleção natural (Poff et al., 2006). Como exemplo, a seleção para a reprodução sexual de algumas espécies pode ser uma característica de convergência em resposta à sazonalidade do regime hídrico (Samuelson e Rood, 2004). As estratégias reprodutivas incluem fenologia, tipo de regeneração, ciclo reprodutivo, longevidade, dormência da semente e o tempo requerido para a primeira reprodução (Naiman et al., 2005). Assim, as plantas tornam-se capazes de se estabelecer aos diversos habitats, em especial após um distúrbio, incluindo as barreiras de troncos e os solos inundados e/ou submetidos aos soterramentos (Naiman et al., 2005; Keddy, 2002). Xiong et al. (2001) observaram estratégias adaptativas de dispersão das espécies *Ranunculus* sp e *Viola* sp em função de áreas com alto acúmulo de matéria orgânica.

O terceiro paradigma se refere à importância da competição das espécies que é capaz de interferir nas comunidades e formar distintas hierarquias e/ou nichos ecológicos (Malanson, 1993). Sabe-se que o aumento no número de espécies vegetais, em determinado local, pode levar à intensa competição, com consequências na organização das comunidades e sua distribuição no gradiente ambiental. Na maioria dos trabalhos atribui a competição entre indivíduos e espécies como a capacidade de apropriar dos recursos, como luz, água e nutrientes (Malanson, 1993). Normalmente esta competição se intensifica logo após um distúrbio onde rapidamente surgem as clareiras. Uma característica importante da espécie durante esta fase é a sua capacidade de se dispersar e se estabelecer. Neste caso, as pioneiras são bons exemplos de espécies colonizadoras que exercem um papel muito importante na ocupação destas áreas. Por isto, durante o estabelecimento, a acessibilidade da espécie a um recurso alvo é importante para sua competição por espaço (Naiman et al., 2005). Outro fator importante nesta fase é a interação interespecífica, pois uma espécie pode funcionar como hospedeira e estabelecer relações mutualísticas, favorecendo a coexistência das espécies (Malanson, 1993).

3.4. O estágio sucessional

Eventos naturais como inundação, vento, fogo, seca, doença, acumulação de matéria orgânica, herbivoria e outras influências físicas levam ao aparecimento de novos padrões sucessionais em áreas ripárias. Nestas áreas predominam os padrões primários, que se iniciam com um fragmento de plantas, propágulos ou pelo remanescente de comunidades existentes nas áreas mais próximas. O distúrbio exerce um papel importante na sucessão de plantas, pois cria novas condições para a colonização de novos indivíduos e, na sua essência é um processo complexo envolvendo as características da história de vida das plantas combinadas com a geomorfologia local e condições microclimática (Naiman e Décamps, 2005). De acordo com Oliver e Larson (2006) a sucessão vegetacional envolve quatro etapas, sendo primeira caracterizada pelo estabelecimento inicial das plantas logo após um distúrbio ou a formação de bancos de sedimentos. O segundo estágio é marcado por um intenso crescimento e ocupação do espaço, e durante esta fase pode haver competição inter e intraespecífica levando a exclusão de algumas espécies. Com o desenvolvimento das espécies de maior porte ocorre o sombreamento e, conseqüentemente a mortalidade das espécies intolerantes à sombra. A terceira fase é marcada pelo crescimento lento das plantas herbáceas, arbustos e arbóreas invasoras e tolerantes à sombra, resultando em um dossel de diferentes camadas. O último estágio se caracteriza pela morte das maiores árvores, abrindo um espaço no dossel para que plantas oportunistas possam colonizar a área.

Os processos sucessionais da vegetação de áreas ripárias são considerados estágios quase estáveis, mas nunca estabilizado em função da dinâmica dos processos internos, como as respostas das plantas a estes ambientes: e externos, como a intensidade destes distúrbios, que afetem a sucessão. Assim, a vegetação ripária é o reflexo de múltiplas influências de grandes e pequenas escalas topográficas, capazes de influenciar o regime de água e sedimento (Naiman e Décamps, 2005). Além disso, a vegetação está sob a influência de troncos de árvores, sedimentos e acúmulo de matéria orgânica. Estes elementos exercem um papel importante nos estágios sucessionais primários das plantas, pois facilitam o estabelecimento de

propágulos e crescimento de plântulas, além de afetarem o regime de umidade e disponibilidade de nutrientes.

3.5. Efeito do ambiente maternal em espécies vegetais

As características fenotípicas de uma planta dependem de dois fatores importantes; o genótipo e o ambiente parental (Roach e Wulff, 1987). O efeito maternal é mais forte do que o efeito paternal (Fox et al., 1995; Byers et al., 1997), pois envolvem as condições impostas à planta-mãe durante o desenvolvimento e maturação da progênie (Schmitt et al., 1992; Kigel e Galili, 1995). Este estudo implica em uma abordagem que conceitua este efeito em plantas e suas influências podem apresentar respostas via estrutura e fisiologia (Roach e Wulff, 1987) (Fig. 2). O tecido que constituem o embrião e o endosperma são oriundos da planta-mãe. Estes tecidos formam a casca, o fruto e outras estruturas que interferem nas características morfológicas da progênie (Roach e Wulff, 1987). Normalmente, os principais parâmetros ambientais que interferem no efeito maternal incluem luminosidade, temperatura, água e substratos de crescimento (Roach e Wulff, 1987; Sultan 1996; Galloway 2001; Riginos et al. 2007). Muitos estudos abordam o efeito do ambiente maternal isoladamente sobre as plantas durante um intervalo de tempo, entretanto, nem sempre é fácil detectar este efeito isoladamente. Ambientes que induzem mudanças genéticas são passíveis de ocorrer, mas são raros (Roach e wulff, 1987). Importantes trabalhos têm estabelecidos relações entre o comportamento da espécie e o efeito do ambiente (Galloway, 2002; Zhang e Zhu, 2009). Alguns trabalhos têm demonstrado que mudanças sazonais no ambiente, tais como, a temperatura durante a produção de sementes, herbivoria (Agrawal 2001), disponibilidade hídrica (Sultan 1996; Galloway, 2002) e comprimento do dia (Case et al.1996) associadas a fenologia reprodutiva das plantas podem influenciar o fenótipo da progênie.

Durante a formação da progênie, diversas condições ambientais podem modificar a sua estrutura interna e externa. Como consequência, por exemplo, as sementes apresentarão diferentes comportamentos de dormência, dispersão, germinabilidade (Hereford e Moriuchi, 2005) e desenvolvimento de plântulas. Estes efeitos são expressos durante os estágios iniciais de formação da progênie, mas podem também ser observados durante os estágios adultos da planta, em especial nos períodos de competição (Wulff e Bazzaz, 1992). O ambiente de dispersão também é um fator que deve ser considerado, pois dependendo da espécie, o efeito ambiental maternal pode se manifestar apenas em algumas fases da planta (Wulff e Bazzaz, 1992).

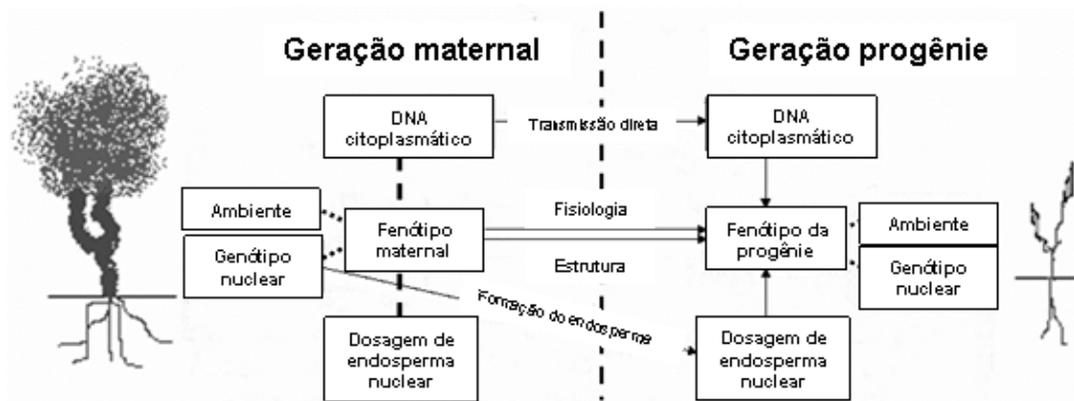


Fig. 2. Diagrama de efeito materno em plantas e outras influências no fenótipo da progênie (Modificado de Roach e Wulff, 1987)

A maioria dos trabalhos cita que o efeito do ambiente maternal é mediado por vários caracteres que definem a morfologia da semente, tais como tamanho (Donohue e Schmitt 1998), forma (Gianoli, 2002), cor (Luzuriaga et al., 2006), número (Westoby et al. 1992; Schmid e Dolt 1994), concentração de nutrientes (Baskin e Baskin, 1998) e peso (Hereford e Moriuchi, 2005). A Tabela 1 lista alguns trabalhos envolvendo o ambiente maternal e as estruturas vegetativas e/ou reprodutivas em plantas com diferentes hábitos. Estas informações são oriundas da maioria de estudos com espécies vegetais de pequeno porte, como as herbáceas (Tabela 1). Além disso, estes estudos comparam o efeito do ambiente maternal nos estágios iniciais de formação da planta.

Tabela 1. Lista de alguns estudos sobre o ambiente maternal em populações de plantas.

Espécie vegetal	Porte da planta	Estrutura vegetal avaliada*	Autores
<i>Ipomoea purpurea</i>	Herbáceo	Vegetativo e reprodutivo	Gianoli (2002)
<i>Legousia speculum-veneris</i> , <i>Echium vulgare</i> , <i>Cichorium intybus</i> , <i>Origanum vulgare</i> , <i>Sinapis arvensis</i>	Herbáceo	Vegetativo	Bischoff e Müller-Schärer (2010)
<i>Centaurea maculosa</i>	Herbáceo	Vegetativo	Luzuriaga et al. (2006)
<i>Pinus sylvestris</i>	Arbóreo	Vegetativa	Weiner et al. (1997)
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Herbáceo	Vegetativo e reprodutivo	Lindgrenx e Wei (1994)
<i>Flourensia cernua</i>	Herbáceo	Vegetativo	Bossdorf et al. (2009)
<i>Plantago lanceolata</i>	Herbáceo	Vegetativo	Valencia-Díaz e Montana (2005)
<i>Campanula americana</i>	Herbáceo	Vegetativo e reprodutivo	Van Hinsberg (1998)
<i>Chnopodium album</i>	Herbáceo	Vegetativo	Galloway (2005)
<i>Ipomoea purpurea</i>	Herbáceo	Vegetativo e reprodutivo	Wulff et al. (1999)
<i>Poa alpina</i>	Herbáceo	Vegetativo	Gianoli e Gozalez-Teuber (2005)
<i>Campanula americana</i>	Herbáceo	Vegetativo	Hermesh e Acharyar (1992)
<i>Brassica rapa</i>	Herbáceo	Vegetativo e reprodutivo	Galloway (2001)
<i>Iris hexagona</i>	Herbáceo	Vegetativo	Berkas (2008)
<i>Silene noctiflora</i> , <i>Sinapis arvensis</i> , <i>Spergula arvensis</i> , <i>Thlaspi arvense</i>	Herbáceo	Vegetativo	Van Zandt e Mopper (2004)
<i>Senecio vulgaris</i>	Herbáceo	Vegetativo	Andersson e Milberg (1998)
<i>Cakile edentula</i>	Herbáceo	Reprodutivo	Figuroa et al. (2010)
<i>Biscutella didyma</i> , <i>Bromus Fasciculatus</i> , <i>Hymenocarpus circinnatus</i>	Herbáceo	Vegetativo	Donohue (1998)
<i>Quercus rubra L.</i>	Arbóreo	vegetativo	Tielborger e Petru (2010)
<i>Carex elongata</i>	Herbáceo	vegetativo	Sork et al. (1993)
<i>Euterpe edulis</i> , <i>Syagrus romanzoffiana</i>	Arbóreo	Vegetativo e reprodutivo	Schütz1 e Rave (2003)
<i>Raphanus raphanistrum</i>	Herbáceo	vegetativo	Brancalion et al. (2011)
<i>Pinus virginiana</i>	Arbóreo	vegetativo	Eslamia et al. (2010)
			Bramlett et al. (1983)

*Estrutura vegetal avaliada: vegetativa - teores de biomassa, taxa de germinação e índice de crescimento; reprodutiva – número de sementes, frutos e ramos

Normalmente estas características são evidenciadas em espécies vegetais que apresentam alta plasticidade adaptativa, devido a sua ocorrência em condições ambientais extremas como as áreas

inundáveis, solos secos (Gutterman, 1993) e pobres, e áreas sombreadas e abertas (ambientes de sub-bosque e clareiras) (Gianoli 2002). Isto também determina o *fitness* de populações naturais de plantas (Lacey, 1998; Kingsolver et al., 2001; Galoway, 2005). Portanto, a variação do efeito ambiental maternal pode se tornar comum em populações naturais (Donohue e Schmitt, 1999; Badyaev et al., 2002; Hereford e Moriuchi, 2005) e, dependendo do grau de divergência entre as populações possibilitaria a especiação (Wolfe e Brodie, 1998), mediante a seleção de habitats (Donohue and Schmitt, 1998; Donohue, 2003).

4. A conservação de ecossistemas ripários

Estudos sobre a conservação da cobertura vegetal de áreas ripárias são necessários e muitos países têm desenvolvido tais estudos ao longo das últimas décadas. Atualmente muitas informações e modelos a serem utilizados em prol da conservação de suas espécies estão disponíveis. Reconhecer estas áreas como um componente significativo para a manutenção da biodiversidade poderá resolver importantes questões relacionadas à espécies ameaçadas, a qualidade e quantidade de água e a sustentabilidade da paisagem (Naiman et al. 1993). A cobertura vegetal, segundo Naiman et al. (1993), é reconhecida como componente essencial à manutenção da saúde das margens do rio e das áreas inundáveis. Suas principais funções se restringem às alterações físicas (estruturação e retenção do movimento de massa do solo, dissipador de energia, redirecionamento de canais hídricos, alteração microclimáticas e formação de microhabitats para animais) e bióticas (fluxo gênico de animais e plantas, recursos alimentares para animais). Estas áreas também podem servir de fonte de nutrientes em virtude da alta decomposição de matéria orgânica e, com isto, funcionar como um sistema tampão evitando a sobrecarga química nos corpos d'água (Naiman et al. 2005).

Ao longo do trecho do rio esta vegetação apresenta diversas tipologias florestais. Existem nestas áreas uma série de fatores que levam à sua heterogeneidade fisionômica, entre os principais citam-se o tamanho da faixa ciliar, o estado de conservação dos remanescentes, o tipo de vegetação original, a casualidade nos processos de estabelecimento das espécies e principalmente as particularidades das características físicas do ambiente ciliar e de outros fatores que possam atuar na sua seletividade (Ribeiro e Walter, 1998). No contexto regional ou numa microescala, as plantas podem ocorrer sobre condições ambientais muito específicas que diferenciam daquelas presentes no interior da vegetação. Segundo Ribeiro e Walter (1998) estas diferenças se expressam principalmente nos parâmetros quantitativos de populações. Na Tabela 2 são apresentados trabalhos realizados em ambientes ripários onde as diversas heterogeneidades ambientais se manifestam, mediante atributos de medidas nas espécies vegetais e, em diferentes níveis de organização das plantas. Pode-se observar que, a disponibilidade hídrica e o seu regime no solo estão entre as principais variáveis utilizadas nos estudos com as espécies (Tabela 2).

Tabela 2. Listagem de alguns trabalhos desenvolvidos em ambientes ripários levando em consideração a heterogeneidade ambiental, nível organizacional e atributos da vegetação.

Nível organizacional	Heterogeneidade ambiental da área ripária	Atributos da vegetação	Autores	Localização
População	Umidade do solo	Biomassa e sobrevivência	Stella e Battles (2010)	Califórnia, USA
Comunidade	Característica física do substrato	Densidade de plântula	Masaki et al., (2007)	Japan
Comunidade		Riqueza	Nally et al., (2008)	Austrália
Indivíduo	Luminosidade	Taxa de crescimento e riqueza	Oshima et al., (1997)	Japan
Individual	Inundação	Diversidade genética e sobrevivência	Medri et al., (2011)	Paraná, Brasil
Individual	Umidade do solo	Morfologia e sobrevivência	Silva et al., (2010)	Paraná, Brasil
População	Inundação	Morfologia e anatomia	Carvalho et al., (2008)	Paraná, Brasil
Individual	Inundação	Morfologia e metabolismo de carboidrato	Pena-Fronteras et al., (2009)	Filipinas
População	Luminosidade	Morfologia e fisiologia	Goulart et al., (2011)	Minas Gerais, Brasil
Individual	Umidade do solo	Morfologia e reprodução	Mal e Lovett-Doust, (2005)	Ontário, Canadá
População	Umidade do solo e luminosidade	Morfologia	Gianoli, (2004)	Chile
População	Luminosidade	Reprodução	Oyama (1993)	Japan
Individual	Luminosidade e umidade do solo	Caracteres de germinação	Leyer e Pross (2009)	Alemanha
Individual	Nutrientes do solo	Biomassa	Parolin (2000)	Brasil
População	Umidade	Morfologia e fisiologia	Grulke et al. (2003)	Califórnia, USA
Comunidade	Regime hidrológico	Biomassa e abundância	Stefan et al. (2007)	Mato Grosso, Brasil
Individual	Regime de inundação	Taxa de recrutamento e abundância	Merrit e Poff, (2010)	USA e México
Individual	Nutrientes do solo	Sobrevivência e reprodução	Sambatti e Rice, (2006)	Califórnia, USA
Individual	Regime de inundação e geomorfologia	Morfologia	Cooper et al. (2003)	Colorado e Utah, USA
Individual	Inundação	Morfologia	Van Kleunen et al. (2007)	Europa Central
Individual	Luminosidade e umidade do solo	Fisiologia	Muraoka et al. (2002)	Japan
Comunidade	Regime de inundação	Riqueza	Pollok et al. (1998)	Alaska
Comunidade	Umidade do solo	Riqueza	Xiong et al. (2003)	Inglaterra
NE	Regime de inundação	Riqueza	Lite et al. (2005)	Arizona, USA
Comunidade	Nutrientes do solo	Riqueza	Lyon e Gross, (2005)	Massachusetts e New Hampshire, USA
Individual	Regime de inundação	Sobrevivência	Vervuren et al. (2003)	Europa
Individual	Fluxo de sedimento e água	Morfologia e sobrevivência	Levine e Stromberg (2001)	Arizona, EUA
Comunidade	Intensidade de distúrbio	Morfologia, reprodução e riqueza	Nilson et al. (2002)	Suíça
Individual	Regime de inundação	Crescimento e sobrevivência	Johansson e Nilsson, (2002)	Suíça
Individual	Umidade do solo	Fisiologia	Swift et al. (2008)	África do Sul
NE	Disponibilidade de água e dióxido de carbono	Fisiologia	Scott et al. (2006)	Arizona, USA
Individual	Profundidade do lençol freático	Morfologia e fisiologia	Horton et al. (2001)	Arizona, USA
NE	geomorfologia	Riqueza	Wintle e Kirkpatrick, (2007)	Tasmânia, Austrália
Comunidade	Topografia	Morfologia e reprodução	Mallik et al, (2001)	Ontário, Canadá
População	Topografia	Genética	Legionnet e Lefevre, (1996)	França
População	Regime de inundação	Taxa de mortalidade	Litle e Merrit, (2004)	USA
População	Topografia	Morfologia, densidade e reprodução	Kaneko et al. (1999)	Ashiu, Japan
População	Topografia	Genética	Liu et al. (2006)	China
Comunidade	Regime de inundação	Riqueza	Renofalt et al (2007)	Suécia
Individual	inundação	Morfologia e taxa de reneração	Zamora-Arroyo et al. (2001)	Colorado, USA e México

Obs. *NE – Não especificado

Baseado nas informações descritas acima, reconstruir ou reorganizar um ecossistema florestal ciliar a partir de uma abordagem científica implica em conhecer a complexidade dos fenômenos que se desenvolvem nestas formações, compreender os processos que levam a sua estruturação e manutenção destes ecossistemas no tempo (Rodrigues e Gandolfi, 2001). Os projetos de restauração florestal de ambientes ciliares têm se caracterizado pelo uso de um número restrito de espécies florestais nativas (Ribeiro e Walter, 1998). Isto pode levar a uma homogeneização de vegetação ciliar, com consequências imprevisíveis na dinâmica e diversidade ecológica dos estágios sucessionais de vegetação. Além da diversidade de escolha das espécies, outros parâmetros ecológicos devem ser considerados, tais como a especificidade de ambientes, as suas características sucessionais e os seus padrões de abundância na comunidade (Tabacchi et al. 1998). Em função das particularidades florísticas dessas formações ciliares, algumas questões fundamentais não podem ser desprezadas, tais como, a preservação do pouco das florestas ciliares remanescentes: considerar a particularidades de cada tipologia vegetacional e as diversas adaptações morfológicas e fisiológicas das espécies ocorrentes nesta condição (Rodrigues e Nave, 2001).

A escolha dos métodos de recomposição florestal das áreas ripárias é um processo que deve estar em constante aprimoramento, pois além de ser sustentado pelas ciências básicas (ecologia, genética e demografia), devem-se considerar outros parâmetros como do ambiente físico e biológico do local (Kageyama e Gandara, 2001). Neste contexto, deve-se inserir o histórico de formação e local de origem das espécies nos específicos microambientes específicos de áreas ripárias. Pois, dependendo deste local, uma mesma espécie pode desempenhar diferentes respostas ecológica e/ou comprometer o seu sucesso. Estas ações são decisivas, pois, os projetos de restauração florestal contemplam um grande número de indivíduos de espécie, além de considerar a importância das suas interações ecológicas.

5. Considerações finais

Em face da ampla informação existente sobre a ecologia de espécies vegetais de ambientes ripários é necessária que a sua aplicação seja realizada para que a restauração destes tenha sucesso. Muitos levantamentos sobre a composição florísticas e as respostas ecológicas das plantas que ocorrem nestas áreas já foram descritos. Conhecer o papel que estas espécies exercem nos diversos ambientes ripários pode funcionar como uma ferramenta para destacar as necessidades de se conservar estes ecótonos. Outras informações estão ligadas aos estudos referentes às variáveis ambientais associadas às espécies vegetais, sendo que a abordagem destes componentes é incompleta. Considerando estas variáveis como um distúrbio potencial responsável pela alteração dos microhabitats, a dinâmica paisagística destes ecótonos torna-se um elemento fundamental para estudos mais detalhados. O próximo passo seria aplicar estas informações para o desenvolvimento de modelos ou sistemas ecológicos estáveis capazes de prever as suas possíveis alterações em curto e em longo do prazo (Meleason et al., 2003). Como exemplo, pode-se citar o estudo do efeito do regime de inundação de uma área ripária sobre a ocorrência de algumas espécies vegetais predominantes. Por meio de estudos prévios sobre a sensibilidade destas espécies poderia-se prever o seu comportamento a partir dos seus atributos (taxa de recrutamento, dispersão, tolerância, etc) em função do distúrbio (Vaghti et al. 2009). Ao longo do monitoramento pode-se julgar as prioridades para o desenvolvimento de um projeto de recomposição. Caso o regime de inundação seja um lago de hidrelétrica, o manejo destas áreas poderá ser

facilitado, uma vez que o efeito do distúrbio da inundação sobre as plantas poderá ser controlado por um sistema mecanizado de entrada e saída de água.

No nível de espécie, estudos devem ser realizados considerando os fatores capazes de limitar a sua ocorrência, que são os reguladores, aqueles que provocam distúrbios e a disponibilidade de recursos (Guisan e Thuiller, 2005). Em caso de margens de rios, a duração do fluxo, o intervalo de recorrência, a força das ondas, o estresse de movimentação do solo e outros estudos devem ser incluídos (Merritt et al. 2010). Estes fatores devem ser contemplados a partir de um gradiente que varie não somente na ausência e presença dos mesmos, mas deve ser considerada a sua frequência, magnitude e duração (Merritt et al. 2010). Poucos trabalhos têm priorizados este estudo, pois, requer um monitoramento mais detalhado. Nos trabalhos que abordam as espécies a partir de uma escala populacional e de comunidades, estes estudos podem ser ampliados considerando a sua densidade, abundância e frequência, associando as relações interespecíficas que sustentam a coexistência das espécies. Neste caso, também são incluídas as relações interespecíficas em que a fauna local, em especial a aquática, exercem um papel fundamental na sobrevivência das espécies vegetais (Naiman e Rodgers, 1997). Assim, uma abordagem atual, desenvolvida em estudos de comunidades vegetais contempla a definição de diferentes grupos funcionais a partir da classificação das espécies com características particulares (taxa de crescimento, índice de cobertura, frutificação, frugivoria, etc) (Lavorel et al. 1997; Nave, 2005). Considerando os atributos da vegetação, aliados aos diferentes grupos funcionais estas informações podem ser úteis para o desenvolvimento de projetos que contemplem a recomposição de áreas ripárias. Os diferentes portes arbóreos, inclusive as arbustivas e herbáceas, devem ser incluídas para ampliação dos grupos funcionais e para que as relações interespecíficas sejam mais efetivas. Portanto, o entendimento deste ecótono compreende uma abordagem holística visando agregar valores na cobertura vegetal que os compõem (Arthington et al., 2006).

Com a intensa demanda de água no mundo e as modificações da cobertura vegetal devido à alterações do código florestal, é necessário e urgente manter as características ecológicas destes ecótonos em funcionamento. Portanto, o desenvolvimento de ferramentas de manejo ambiental destas áreas é oportuno (Merritt et al., 2010). Sendo que a completa restauração destas áreas é impossível, o enfoque central e atual dos pesquisadores é prever as alterações destas áreas a partir das modificações do seu ambiente nos próximos anos. Estas predições requerem determinar o balanço entre as características dos ambientes, as respostas ecológicas das espécies vegetais e as possíveis estratégias de manejo disponíveis (Lavorel et al., 1997). Esta abordagem indica a necessidade de prescrever recomendações de manejo, permitindo o desenvolvimento de ferramentas futuras para as áreas ripárias (Tabacchi et al., 1998) desde a nascente até a foz (Poff et al., 2010).

6. Agradecimentos

Os autores agradecem a FAPEMIG pelo suporte financeiro. Aos Professores Dr. José Eugênio Cortes Figueira e Dr. Rogério Parentoni pela importante discussão inicial do trabalho.

7. Referências

- Andersson, L.; Milberg, P. (1998). Variation in seed dormancy among mother plants, populations and years of seed collection. *Seed Science Research*, n.8, p. 29-38.
- Armstrong, W., Braendle, R.; Jackson, MB. (1994). Mechanisms of flooding resistance in plants. *Acta botanica Netherlandica*, v. 43, n. 4, p. 307-358.
- Arthington A.H., Bunn S.E., Poff N.L.; Naiman R.J. (2006). The challenge of providing environmental flow rules to sustain river ecosystems. *Ecological Applications*, n. 16, p. 1311-1318.
- Badyaev, A.V., Hill, G.E., Beck, M.L., Dervan, A.A., Duckworth, R.A., McGraw, K.J., Nolan, P.M.; Whittingham, L.A. (2002). Sex-biased hatching order and adaptive population divergence in a passerine bird. *Science*, n. 295: p. 316-318.
- Baskin, C.C.; Baskin, J.M. (1998). Seeds, Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. *Plant Ecology*, v.152, n.2, p. 204-205.
- Bazzaz, F.A. (2000). Plants in changing environments: linking physiological, population, and community ecology. 320p.
- Bell, G.; Lechowicz, M.J. (1994). Spatial heterogeneity at small scales and how plants respond to it. In: Caldwell, M.M.; Pearcy, R.W. *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*. San Diego: Academic Press, p. 391-414.
- Berkas, J.M.D. (2008). *The Adaptive Value and Genetic Basis of Maternal Effects in Competitive Environments*. (Dissertation). 122p.
- Biggs, B.J.F. et al. (1990). Ecological characterization, classification, and modeling of New Zealand *Journal of Marine and Freshwater Research*, n. 24: p. 277-304.
- Birken A.S.; Cooper D.J. (2006) Processes of *Tamarix* invasion and floodplain development along the lower Green River, Utah. *Ecological Applications*, n. 16, p. 1103-1120.
- Bischoff, A.; Müller-Schärer, H. (2010). Testing population differentiation in plant species – how important are environmental maternal effects. *Oikos*, n.119: p. 445-454.
- Bossdorf, O.; Shuja, Z.; Banta, J.A. (2009). Genotype and maternal environment affect belowground interactions between *Arabidopsis thaliana* and its competitors. *Oikos*, n. 118, p. 1541-1551.
- Bramlett, D.L.; Dell, T.R.; Pepper, W.D. (1983). Genetic and maternal influences on *Virginiana pine* seed germination. *Silvae genetica*, n. 32, p.1-2.
- Brancalion, P.H.S.; Novembre, A.D.L.C.; Rodrigues, R.R. (2011). Seed development, yield and quality of two palm species growing in different tropical forest types in SE Brazil: implications for ecological restoration, *Seed Science & Technology*, n. 39, p. 412-424.
- Brosfokske KD, Chen J, Naiman RJ, Franklin JF. (1997). Effects of harvesting on microclimate from small streams to uplands in western Washington. *Ecology Applications*. n. 7(4): p. 1188-1200.
- Byers, D.L., Plantenkamp, G.A.J.; Shaw, R.G. (1997). Variation in seed characters in *Nemophila menziesii*: evidence of a genetic basis for maternal effect. *Evolution*, n. 51: p. 1445-1456.
- Cooper, D.J.; Andersen, D.C.; Chimner, R.A. (2003). Multiple pathways for woody plant establishment on floodplains at local to regional scales. *Journal of Ecology*. n. 91, p. 182-196.

- Donohue K. (2003). Setting the stage: Phenotypic plasticity as habitat selection. *International Journal of Plant Science*, n. 164: p. 579-592.
- Donohue, K.; Schmitt, J. 1999. The genetic architecture of plasticity to density in *Impatiens capensis*. *Evolution*, n. 53: p. 1377-1386.
- Donohue, K. (1998). Maternal determinants of seed dispersal in *Cakile edentula*: Fruit, plant and site traits. *Ecology*, 79, n.8, p. 2771-2788.
- Donohue, K. and Schmitt, J. (1998). Maternal environmental effects in plants. In: Mousseau, T. A. and Fox, C. W. (eds), *Maternal effects as adaptations*. Oxford Univ. Press, p. 137-158.
- Ernesto Gianoli. (2002). Maternal environmental effects on the phenotypic responses of the twining vine *Ipomoea purpurea* to support availability. *Oikos*, n. 99: p. 324-330.
- Eslamia, S.V. Gillb, G.S.; McDonald, G. (2010). Effect of water stress during seed development on morphometric characteristics and dormancy of wild radish (*Raphanus raphanistrum* L.) seeds. *International Journal of Plant Production*, n. 4(3): p. 159-168.
- Figuroa, R.; Herms, D.A.; Cardina, J.; Doohan, D. (2010). Maternal Environment Effects on Common Groundsel (*Senecio vulgaris*) Seed Dormancy. *Weed Science*, n. 58: p. 160-166.
- Fox, C.W., Waddell, K.J.; Mousseau, T.A. (1995). Parental host plant affects offspring life-histories in a seed beetle. *Ecology*, n. 76: p. 402-411.
- Friedman J.M., Auble G.T., Andrews E.D., Kittel G., Madole R.F., Griffin E.R.; Allred T.M. (2006) Transverse and longitudinal variation in woody riparian vegetation along a montane river. *Western North American Naturalist*, n. 66: p. 78-91.
- Galloway, L.F. (2001) The effect of maternal and paternal environments on seed characters in the herbaceous plant, *Campanula americana* (Campanulaceae). *American Journal of Botany*, 88, 832–840.
- Galloway, L.F. (2002). The effect of maternal phenology on offspring characters in the herbaceous plant *Campanula Americana*. *Journal of Ecology*. n. 90: p. 851-858.
- Galloway, L.F. (2005). Maternal effects provide phenotypic adaptation to local environmental conditions *New Phytologist*, n. 166: p. 93-100.
- Gianoli E. (2002). Phenotypic responses of the twining vine *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae) to physical support availability in sun and shade. *Plant Ecology*. n. 165: p. 21-26.
- Gianoli, E. (2004). Plasticity of traits and correlations in two populations of *Convolvulus arvensis* (Covolvulaceae) differing in environmental heterogeneity. *Integrative Journal of Plant Science*. N. 165(5): p. 825-832.
- Goulart, M.F.; Lovato, M.B.; Barros, F.V.; Valladares, F.; Lemos-Filho, J.P. (2011). Which Extent is Plasticity to Light Involved in the Ecotypic Differentiation of a Tree Species from Savanna and Forest? *Biotropica*: p. 1-9.
- Gregory, S.V.; Swanson, F.J.; Mckee, W.A.; Cummins, K.W. (1991). An Ecosystem Perspective of riparian zones: focus on links between land and water. *Bioscience*, n. 41 (8): p. 540-551.

- Grulke, N.E.; Johnson, R.; Esperanza, A.; Jones, D.; Nguyen, T.; Posch, S.; Tausz, M. (2003). Canopy transpiration of Jeffrey pine in mesic and xeric microsites: O₃ uptake and injury response. *Trees*, n. 17: p. 292-298.
- Guisan A.; Thuiller W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, n. 8, p. 993-1009.
- Gutterman Y (1993) *Seed Germination in Desert Plants*. Springer-Verlag, Berlin. 252p.
- Hereford, Moriuchi, J.K.S. (2005). Variation among populations of *Diodia teres* (Rubiaceae) in environmental maternal effects. *Journal of Evolution Biology*. n. 18: p. 124-131.
- Horton, J.L.; Kolb, T.E.; Hart, S.C. (2001). Responses of riparian trees to interannual variation in ground water depth in a semi-arid river basin. *Plant, Cell and Environment*. n. 24: p. 293-304.
- Ivanauskas, N.M.; Rodrigues, R.R.; Nave, A.G. (1997). Aspectos ecológicos de um trecho de floresta de brejo em Itatinga, SP: Florística, fitossociologia e seletividade de espécies. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, n. 20 (2): p. 139-153.
- Jirka, S.; McDonald, A.J.; Johnson, M.S.; Feldpausch, T.R.; Couto, E.G.; Riha, S.J. (2007). Relationships between soil hydrology and forest structure and composition in the southern Brazilian Amazon. *Journal of Vegetation Science*, n. 18: p. 183-194.
- Johansson, M. E.; Nilsson, C. (2002). Responses of riparian plants to flooding in free-flowing and regulated boreal rivers: an experimental study. *Journal of Applied Ecology*, n. 39: p. 971-986.
- Jordan, C.F.; Murphy, P.G. (1978). A latitudinal gradient of wood and litter production, and its implication regarding competition and species diversity in trees. *American Midland Natural*, n. 99: p. 415-434.
- Kageyama, P.; Gandara, F.B. (2001). Recuperação de áreas ciliares. In: Rodrigues, R.R.; Leitão Filho, H.F. *Matas ciliares: conservação e recuperação*. 2 ed. Edusp/Fapesp: São Paulo. p. 143-159.
- Kaneko, Y.; Takada, T.; Kawano, S. (1999). Population biology of *Aesculus turbinata* Blume: A demographic analysis using transition matrices on a natural population along a riparian environmental gradient. *Plant Species Biology*, n. 14: p. 47-68.
- Keddy P. (2002). *Wetland Ecology: Principles and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge. 614p.
- Kigel, J.; Galili, G. (1995). *Seed development and germination*. 853p.
- Kingsolver, J.G., Hoekstra, H.E., Hoekstra, J.M., Berrigan, D., Vignieri, S.N., Hill, C.E., Hoang, A., Gibert, P.; Beerli, P. (2001). The strength of phenotypic selection in natural populations. *American Naturalist*, n. 157: p. 245-261.
- Lacey, E.P. (1998). What is an adaptively induced parental effect? In: *Maternal Effects as Adaptations* (T. A. Mousseau e C. W. Fox, eds), p. 54-66. Oxford University Press, New York.
- Galloway, L.F. (2005). Maternal effects provide phenotypic adaptation to local environmental conditions. *New Phytologist*, n. 166: p. 93-100.
- Lavorel S., McIntyre S., Landsberg J.; Forbes T.D.A. (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in ecology and evolution*, v. 12, n.12: p. 474-478.

- Levine, C.M.; Stromberg, J.C. (2001). Effects of flooding on native and exotic plant seedlings: implications for restoring south-western riparian forests by manipulating water and sediment flows. *Journal of Arid Environments*, n. 49: p. 111-131.
- Leyer, I.; Pross, S. (2009). Do seed and germination traits determine plant distribution patterns in riparian landscapes? *Basic and Applied Ecology*, n. 10: p. 113-121.
- Lindgren, D.; Wei, R. (1994). Effects of maternal environment on mortality and growth in young *Pinus sylvestris* in field trials. *Tree Physiology*, n. 14: p. 323-327.
- R.M.M. Crawford. (2003). Seasonal differences in plant responses to flooding and anoxia¹. *Canadian Journal Botany*. n. 81: p. 1224-1246.
- Lite, S.J.; Bagstad, K.J.; Stromberg, J.C. (2005). Riparian plant species richness along lateral and longitudinal gradients of water stress and flood disturbance, San Pedro River, Arizona, USA. *Journal of Arid Environments*, n. 63: p. 785-813.
- Liu, Y.; Wang, Y.; Huang, H. (2006). High interpopulation genetic differentiation and unidirectional linear migration pattern in *Myricaria laxiflora* (Tamaricaceae), an endemic riparian plant in the three gorges valley of the Yangtze River. *American Journal of Botany*, n. 93(2): p. 206-215.
- Lobo, P.C.; Joly, C.A. (1996). Ecofisiologia da germinação de sementes de *Talauna ovata* St. Hil. (Magnoliaceae) Uma espécie típica de Matas de Brejo. *Revista Brasileira de Botânica.*, n. 19: p. 35-40.
- Lobo, P.C.; Joly, C.A. (2001). Aspectos ecofisiológicos da vegetação de mata ciliar do sudeste do Brasil. In. Rodrigues, R.R.; Leitão Filho, H.F. *Matas ciliares: conservação e recuperação*. 2 ed. Edusp/Fapesp: São Paulo: p. 143-159.
- Luzuriaga, A. L.; Escudero, A.; Rez-Garcia, F.P. (2006). Environmental maternal effects on seed morphology and germination in *Sinapis arvensis* (Cruciferae). *Weed Research*, n. 46: p. 163-174.
- Lyon, J.; Gross, N.M. (2005). Patterns of plant diversity and plant–environmental relationships across three riparian corridors. *Forest Ecology and Management*, n. 204: p. 267-278.
- Lytle D.; Merritt D. (2004) Hydrologic regimes and riparian forests: a structured population model for cottonwood. *Ecology*, n. 85: p. 2493-2503.
- Lytle, D.A.; Poff, N.L. (2004) Adaptation to natural flow regimes. *Trends in Ecology and Evolution*, n. 19: p. 94-100.
- Mahoney J.M.; Rood S.B. (1998) Streamflow requirements for cottonwood seedling recruitment – an integrative model. *Wetlands*, n. 18: p. 634-645.
- Mal, T.K.; Lovett-Doust, J. (2005). Phenotypic plasticity in vegetative and reproductive traits in an invasive weed, *Lythrum salicaria* (Lythraceae), in response to soil moisture. *American Journal of Botany*, n. 92(5): p. 819-825.
- Malanson, G.P. (1993). *Riparian landscape*. Cambridge University, 296p.
- Mallik, A.U.; Lamb, E.G.; Rasid, H. (2001). Vegetation zonation among the microhabitats in a lacustrine environment: analysis and application of belowground species trait patterns. *Ecological Engineering*, n. 18, p. 135-146.

- Masaki, T.; Osumi, K.; Takahashi, K.; Hoshizaki, K.; Matsune, K.; Suzuki, W. (2007). Effects of microenvironmental heterogeneity on the seed-to-seedling process and tree coexistence in a riparian forest. *Ecology Research*, n. 22: p. 724-734.
- Medri, C.; Ruas, E.A.; Medri, M.E.; Ruas, C.F.; Sayhun, S.; Medri, P.S.; Silva, D.C.G.; Bianchini, E.; Ruas, P.M. (2011). Genetic diversity and flooding survival in *Aegiphila sellowiana* (Lamiaceae), a typical tree species from upland riparian forests. *Genetics and Molecular Research*, n. 10 (2): p. 1084-1091.
- Meleason, M.A.; Gregory, S.V.; Bolte, J.P. (2003). Implications of riparian management strategies on wood in streams of the Pacific Northwest. *Ecological Applications*, n. 13(5): p. 1212-1221
- Merritt, D.M.; Scott, M.L.; Leroy Poff, N. ; Auble, G.T.; Lytle, D.A. (2010). Theory, methods and tools for determining environmental flows for riparian vegetation: riparian vegetation-flow response guilds. *Freshwater Biology*, n. 55: p. 206-225.
- Merritt D.M.; Wohl E.E. (2006). Plant dispersal along rivers fragmented by dams. *River Research and Applications*, n. 22: p. 1-26.
- Merritt, D.M.; Leroy Poff, N. (2010). Shifting dominance of riparian *Populus* and *Tamarix* along gradients of flow alteration in western North American rivers. *Ecological Applications*, n. 20(1): p. 135-152.
- Montagnini, F.; Jordan, C.F. (2005). *Tropical forest ecology: The basis for conservation and management*. 295p.
- Montgomery, D.R. (1999). Process domain and the river continuum. *Journal of American Water Resources Association*, n. 35: p. 397-410.
- Muraoka, H.; Tang, Y.; Koizumi, H.; Washitani, I. (2002). Effects of light and soil water availability on leaf photosynthesis and growth of *Arisaema heterophyllum*, a riparian forest understorey plant. *Journal Plant Research*. n. 115: p. 419-427.
- Naiman, R.; Decamps, H.; McClain, M.E. (2005). *Riparia: Ecology, conservation, and management of streamside communities*. 420p.
- Naiman, R.; Rodgers, K.H. (1997). Large animal and system-level characteristics in river corridors. *Bioscience*, n. 47: p. 521-529.
- Naiman, R.J.; Decamps, H.; Pollock, M. (1993). The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. *Ecological Applications*, n. 3(2): p. 209-212.
- Nally, R.M.; Molyneux, G.; Thomson, J.R.; Lake, P. S.; Read, J. (2008). Variation in widths of riparian-zone vegetation of higher-elevation streams and implications for conservation management. *Plant Ecology*, n. 198: p. 89-100.
- Nave, A.G. (2005). Banco de sementes autóctone e alóctone, resgate de plantas e plantio de vegetação nativa na Fazenda Intermontes, Município de Ribeirão Grande, SP. Piracicaba: ESALQ. (Tese de Doutado). 219p.
- Nilson, C.; Anderson, E.; Merritt, D.M.; Johansson, M.E. (2002). Differences in riparian flora between riverbanks and river lakeshores explained by dispersal traits. *Ecology*, n. 83(10): p. 2878-2887

- Oliveira Filho, A.T.; Vilela, E.A.; Gavilanes, M.L.; Carvalho, D.A. (1994). Effect of flooding regime and understory bamboos on the physiognomy and tree species composition of a tropical semideciduous forest in Southeastern Brazil. *Vegetatio*, n. 113: p. 99-124.
- Oshima, K., Tang, Y.; Washitani, I. (1997). Spatial and Seasonal Patterns of Microsite Light Availability in a Remnant Fragment of Deciduous Riparian Forest and their Implication in the Conservation of *Arisaema heterophyllum*, a Threatened Plant Species. (1997). *Journal of Plant Research*, n. 110: p. 321-327.
- Oyama, K. (1993). Local differentiation among populations of *Arabis stelleri* var. *japonica* in a Sand Dune Habitat. *Annals of Botany*, n. 74: p. 103-109.
- Parolin, P. (2000). Seed mass in Amazonian floodplain forests with contrasting nutrient supplies. *Journal of Tropical Ecology*, n. 16: p. 417-428.
- Peña-Fronteras, J.T.; Villalobos, M.C.; Baltazar, A.M.; Merca, F.E.; Ismail A.M.; Johnson, D.E. (2009). Adaptation to flooding in upland and lowland ecotypes of *Cyperus rotundus*, a troublesome sedge weed of rice: tuber morphology and carbohydrate metabolism. *Annals of Botany*, n. 103: p. 295-302.
- Poff N.L., Richter B.D., Arthington A.H. et al. (2010) The ecological limits of hydrologic alteration (ELOHA): a new framework for developing regional environmental flow standards. *Freshwater Biology*, n. 55: p. 147-170.
- Poff, N.L., Olden J.D., Vieira N.K.M., Finn D.S., Simmons M.P.; Kondratieff B.C. (2006) Functional trait niches of North American lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. *Journal of the North American Benthological Society*, n. 25: p. 730-755.
- Pollock, M.M.; Naiman, R.J.; Hanley, T.A. (1998). Plant species richness in riparian wetlands – A test of biodiversity theory. *Ecology*, n. 79(1): p. 94-105
- Renofalt, B.M.; Merritt, D.M.; Nilsson, C. (2007). Connecting variation in vegetation and stream flow: the role of geomorphic context in vegetation response to large floods along boreal rivers. *Journal of Applied Ecology*, n. 44: p. 147-157.
- Ribeiro, J.F.; Walter, B.M.T. (1998). Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano, S.M.; Almeida, S.P. Cerrado: Ambiente e Flora. Planaltina, DF, Embrapa-CPAC. 556p.
- Rice, K.; Jain, S. (1985). Plant population genetics and evolution in disturbed environments. p. 287-303. In: Pickett, S.T.A.; White, P.S. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. London.
- Riginos, R.; Heschel, M.S.; Schmitt, J. (2007). Maternal effects of drought stress and inbreeding in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae). *American Journal Botanical*, n. 94: p. 1984-1991.
- Roach, D.A.; Wulff, R.D. (1987). Maternal effects in plants. *Annual Review Ecology Systematic*, n.18. p. 209-35.
- Rodrigues, R.R.; Gandolfi, S. (2001). Conceitos, tendências e ações para a recuperação de florestas ciliares. In. Rodrigues, R.R.; Leitão Filho, H.F. Matas ciliares: conservação e recuperação. 2 ed. Edusp/Fapemig: São Paulo, p. 143-159.

- Rodrigues, R.R.; Nave, A.G. (2001). Heterogeneidade florística das matas ciliares. In: Rodrigues, R.R.; Leitão Filho, H.F. Matas ciliares: conservação e recuperação. 2 ed. Edusp/Fapemig: São Paulo, p. 143-159.
- Rood S.B., Samuelson G.M., Braatne J.H., Gourley C.R., Hughes F.M.R.; Mahoney J.M. (2005) Managing river flows to restore floodplain forests. *Frontiers in Ecology and the Environment*, n. 3: p. 193-201.
- Sambatti, J.B.M.; Rice, K.J. (2006). Local adaptation, patterns of selection, and gene flow in the California serpentine sunflower (*Helianthus exilis*). *Evolution*, n. 60(4): p. 696-710.
- Samuelson G.M.; Rood S.B. (2004) Differing influences of natural and artificial disturbances on riparian cottonwoods from prairie to mountain ecoregions in Alberta, Canada. *Journal of Biogeography*, n. 31: p. 435-450.
- Sarukhan, J.; Martinez-Ramos, M.; Piñero, D. (1984). The analysis of demographic variability at the individual level and its populational consequences. p. 83-106. In: Dirzo, R.; Sarukhan, J. *Perspectives in plant population biology*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Schmid, B.; Dolt, C. (1994) Effects of maternal and paternal environment and genotype on offspring phenotype in *Solidago altissima* L. *Evolution*, n. 48: p. 1525-1549.
- Schmitt, J.; Niles, J.; Wulff, R.D. (1992). Norm of reaction of seed traits to maternal environments in *Plantago lanceolata*. *American Naturalist*, n. 139: p. 451-466.
- Schütz, W.; Rave, G. (2003). Variation in seed dormancy of the wetland sedge, *Carex elongata*, between populations and individuals in two consecutive years. *Seed Science Research*, n. 13: p. 315-322.
- Scott, R.L.; Huxman, T.E.; Williams, D.G.; Goodrich, D.C. (2006). Ecohydrological impacts of woody-plant encroachment: seasonal patterns of water and carbon dioxide exchange within a semiarid riparian environment. *Global Change Biology*, n. 12: p. 311-324.
- Silva, A.C.; Higuchi, P.; Van Den Berg, E.b. (2010). Effects of soil water table regime on tree community species richness and structure of alluvial forest fragments in Southeast Brazil. *Brazilian Journal Biology*, v. 70, n. 3: p. 465-471.
- Silva, D.C.G.; Carvalho, M.C.C.G.; Ruas, P.M.; Ruas, C.F.; Medri, M.E. (2010). Evidence of ecotypic differentiation between populations of the tree species *Parapiptadenia rigida* due to flooding. *Genetics and Molecular Research*, n. 9 (2): p. 797-810.
- Smith M., Caswell H.; Mettler-Cherry P. (2005) Stochastic flood and precipitation regimes and the population dynamics of a threatened floodplain plant. *Ecological Applications*, 15, p. 1036-1052.
- Smith S.D., Devitt D.A., Sala A., Cleverly J.R.; Busch D.E. (1998) Water relations of riparian plants from warm desert regions. *Wetlands*, n. 18: p. 687-696.
- Sork, V.L.; Stowe, K.A.; Hochwender, C. (1993). Evidence for local adaptation in closely adjacent subpopulations of northern red oak (*Quercus rubra* L.) expressed as resistance to leaf herbivores. *The American naturalist*, v.142, n.6: p.928-936.
- Stella, J.C.; Battles, J.J. (2010). How do riparian woody seedlings survive seasonal drought? *Oecologia*, n. 164: p. 579-590.

- Striker, G.G.; Insausti, P.; Grimoldi, A.A.; Ploschuk, E.L.; Vasellati, V. (2005). Physiological and anatomical basis of differential tolerance to soil flooding of *Lotus corniculatus* L. and *Lotus glaber* Mill. *Plant and Soil*, n. 276: p. 301-311.
- Sultan, S.E. (1996) Phenotypic plasticity for offspring traits in *Polygonum persicaria*. *Ecology*, n. 77: p. 1791-1807.
- Swift, C.C.; Jacobs, S.M.; b, Esler, K.J. (2008). Drought induced xylem embolism in four riparian trees from the Western Cape Province: Insights and implications for planning and evaluation of restoration South African Journal of Botany. n. 74: p. 508-516.
- Tabacchi, E.; Correl, D.L.; Hauer, R.; Pinay, G.; Planty-Tabacchi, A.; Wissmar, R.C. Development, maintenance and role of riparian vegetation in the river landscape. (1998). *Freshwater Biology*, n. 40: p. 497-516.
- Tielborger, K.; Petru, M. (2010). An experimental test for effects of the maternal environment on delayed germination *Journal of Ecology*. n. 98: p. 1216-1223.
- Vaghti, M. G., M. Holyoak, A. Williams, T. S. Talley, A. K. Fremier, and S. E. Greco. (2009). Understanding the ecology of blue elderberry to inform landscape restoration in semi-arid river corridors. *Environmental Management*. n. 43: p. 28-37.
- Valencia-Díaz, S.; Montana, C. (2005). Temporal variability in the maternal environment and its effect on seed size and seed quality in *Flourensia cernua* DC. (Asteraceae). *Journal of Arid Environments*, n. 63: p. 686-695.
- Van Coller, A.L.; Roger, K.H.; Heritage, G.L. (1997). Linking riparian vegetation types and fluvial geomorphology along the Sabie River within Kruger National Park, South Africa. *African Journal of Ecology*. n. 35: p. 194-212.
- Van Hinsberg, A. (1998). Maternal and ambient environmental effects of light on germination in *Plantago lanceolata*: correlated responses to selection on leaf length. *Functional Ecology*, n. 12: p. 825-833.
- Van Kleunen, M.; Lenssen, J.P.M.; Fischer, De Kroon, M. H. (2007). Selection on phenotypic plasticity of morphological traits in response to flooding and competition in the clonal shore plant *Ranunculus reptans*. *Journal of Evolutionary Biology*. n. 20: p. 2126-2137.
- Van Zandt, P. A.; S. Mopper. (2004). The influence of salinity and maternal environment on germination and growth in *Iris hexagona*. *Evolutionary Ecology Research*, n. 6: p. 813-832.
- Vervuren, P. J. A.; Blom, C.W.P.M.; De Kroon, H.. (2003). Extreme flooding events on the Rhine and the survival and distribution of riparian plant species. *Journal of Ecology*, n. 91: p. 135-146
- Weiner, J.; Martinez, S.; Stoll, H.M.P.; Schmid, B. (1997). How important are environmental maternal effects in plants? A study with *Centaurea maculosa*. *Journal of Ecology*, n. 85: p. 133-142.
- Weinig, C. 2000. Plasticity versus canalization: population differences in the timing of shade-avoidance responses. *Evolution*, n.54: p. 441-451.
- Wenying Zhang a, b, Haiming Xu a, Jun Zhu. (2009). Index selection on seed traits under direct, cytoplasmic and maternal effects in multiple environments *Journal of Genetics and Genomics*. n. 36: p. 41-49.

- Westoby, M., Jurado, E. and Leishman, M. (1992). Comparative ecology of seed size. *Trends Ecology and Evolution*. n. 7: p. 368-372.
- Wulff R, Bazzaz F. (1992). Effects of the paternal nutrient regime on growth of the progeny in *Abutilon theophrasti* (Malvaceae). *American Journal of Botany*, n. 79: p. 1102-1107.
- Xiong, S.; Johansson, M.E.; Hughes, F.M. R.; Hayes, A.; Richards, K.S.; Nilsson, Christer. (2003). Interactive effects of soil moisture, vegetation canopy, plant litter and seed addition on plant diversity in a wetland community. *Journal of Ecology*. n. 91: p. 976-986.
- Zamora-Arroyo, F.; Nagler, P.L.; Briggs, M.; Radtke, D.B.; Rodriguez, H.; Garcia, J.; Valdes, C.; Huete, A.; Glenn, E. (2001). Regeneration of native trees in response to flood releases from the United States into the delta of the Colorado River, Mexico. *Journal of Arid Environments*. n. 49: p. 49-64.

Capítulo II

CAPÍTULO II - PLASTICIDADE MORFOLÓGICA NOS CARACTERES REPRODUTIVOS DE SUBPOPULAÇÕES NATURAIS DE *BYRSONIMA* RICH. EX. KUNTH. (MALPIGHIACEAE) DE DISTINTOS MICROAMBIENTES RIPÁRIOS DO RIO DOCE, MG, BRASIL

Allan de Freitas Magalhães^{a,*}, Dulcinéia de Carvalho^b

^a Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), CP486, Belo Horizonte - MG, Brasil,

^b Departamento de Ciências Florestais, Universidade Federal de Lavras (UFLA), CP3037, Lavras - MG, Brasil

*Correspondência do autor. Tel.:+055353829-1431; fax:+055353829-1411.

E-mail de endereço: allanfbh@yahoo.com.br

RESUMO

O presente trabalho avaliou o papel de microambientes ripários na variação dos caracteres morfológicos reprodutivos de duas espécies de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. As espécies estudadas estão distribuídas em duas Unidades de Conservação, sendo a *Byrsonima verbascifolia* L. DC. no Parque Estadual do Rio Doce - PERD e *Byrsonima intermedia* A. Juss. na Estação Ambiental de Peti – PETI, estado de Minas Gerais, Brasil. Em cada local dois microambientes foram definidos em função da luminosidade e o nível d'água que adentra a vegetação. Em cada microambiente foram coletadas amostras (0-20 cm) de solos para determinar suas propriedades físicas e de fertilidade. Uma caracterização genética foi realizada em todos os indivíduos arbóreos coletados em campo. Os resultados para variáveis edáficas mostraram que os microambientes do PETI e do PERD são distintos. O padrão de análise de componente principal revelou que no PETI os solos mais pobres estão mais distante do corpo d'água (MME), enquanto que no PERD, esta característica foi encontrada nos solos mais próximos do corpo d'água (MMA). Para as diferentes condições de luz nos microambientes ripários estudados, sua intensidade sobre a copa dos indivíduos arbóreos está diretamente associada à resposta morfofisiológica do dossel superior das comunidades vegetais, que está em função da estação climática e regime de inundação do solo. Mesmo com baixa diversidade genética entre as subpopulações de espécies arbóreas de *B. intermedia* e *B. verbascifolia*, os dados confirmam o papel da heterogeneidade ambiental dos microambientes ripários sobre a variação nos caracteres morfológicos (comprimento, diâmetro e volume do fruto para *B. intermedia*, e comprimento total e efetivo de cacho, comprimento e diâmetro do diásporo para *B. verbascifolia*) de estruturas reprodutivas.

PALAVRAS-CHAVE: morfometria, fluxo gênico, endogamia, marcador molecular, fertilidade do solo

ABSTRACT

The current study evaluated the rule of riparian microhabitats on morphological reproductive characters of two species of *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. The studied species are distributed on two conservations units, *B. verbascifolia* L. DC. at Parque Estadual do Rio Doce – PERD and *B. intermedia* A. Juss. at Estação Ambiental de Peti – PETI. Two microhabitats were defined on each place according to luminosity and flooding. Soil samples were collected on each microhabitat in order to determine their fertility and physical properties. A genetic characterization was done in all tree individuals collected in field. The results for edaphic variable showed that microhabitats of PETI and PERD are distinct. The pattern of analysis of the main components revealed that on PETI the poorest soils are farther from waterbody (MME), while on PERD this characteristic was found on soils closer to the waterbody (MMA). For different light conditions on the studied riparian microhabitats, its intensity on the crown of tree individuals is directly associated to the morphophysiological response of the upper canopy of vegetal community, which is a function of season and soil flooding regime. Despite of this low genetic diversity among subpopulations of tree species of *B. intermedia* and *B. verbascifolia*, data confirm the role of environmental heterogeneity of riparian microhabitats on the variation of morphological characters (length, diameter and fruit volume for *B. intermedia*, and total and effective length of the bunch, length and diameter of diaspor for *B. verbascifolia*) of reproductive structures.

KEYWORDS: morphometry, gene flow, endogamy; molecular marker, soil fertility

1. Introdução

As plantas desenvolvem mecanismos adaptativos expressos ao longo das gerações, de acordo com o ambiente onde suas populações naturais ocorrem (Rieseberg et al., 2002; Savolainen et al., 2007). Esta expressão, denominada efeito ambiental maternal, manifesta-se nas plantas em função da intensidade do ambiente, tais como, temperatura, luz, água e nutrientes do solo (Roach e wulff, 1987; Linhart e Grant, 1996; Morales, 2000; Donohue, 2003; Galloway, 2005). As margens de áreas ripárias são constituídas de uma diversidade de fatores bióticos e abióticos onde as espécies vegetais de uma mesma população podem diferenciar-se nas características adaptativas, dependendo do grau de exposição a estes ambientes (Naiman e Décamps, 1997; Jeffry et al., 1998; Lessen et al., 2004).

As áreas ripárias são constituídas de zonas microclimáticas, também denominadas microambientes ou microhabitats (Naiman e Décamps, 1997; Naiman et al., 2005), os quais estão associados principalmente à luminosidade (intensos estágios sucessionais de plantas e dinâmica de clareiras) (Sultan, 1996; Bonser e Arssen, 2003), aos ciclos de inundação e secagem do solo (Mitton et al., 1998), conseqüentemente à alteração edáfica (deposição sazonal de sedimentos) (Tabachi et al., 1998; Schilling e Lockaby, 2005; Naiman et al., 2005). Geralmente sua escala espacial varia com a declividade, podendo ser em poucos centímetros a quilômetros (Linhart e Grant, 1996; Savolainen et al., 2007). Em populações de espécies arbóreas estabelecidas em diferentes microambientes tem se observado que há uma resposta fisiológica distinta comparada à população adjacente (Heathcote et al., 1986), o que pode ser atribuído também ao maior fluxo gênico entre os indivíduos (Mitton et al., 1998; Rocha Filho e Lomônaco, 2006), em virtude da presença de polinizadores e dispersores adaptados ao local (Alcantra e Rey, 2003; Edward, 2005). Desta maneira, estas populações estão sujeitas à seleção disruptiva o que potencializa a formação de subpopulações (Rocha filho e Lomônaco, 2006; Medri et al., 2011).

Os principais meios de compreensão sobre os mecanismos de adaptação em plantas em microescala espacial seriam estabelecer as relações de ambientes com características contrastantes, nos quais os indivíduos e/ou população estão distribuídos e, suas variáveis quantitativas alocadas (Linhart e Grant, 1996), tais como estruturas reprodutivas (morfometria de inflorescências e número de frutos e sementes/cacho) (Baker, 1972; Baker, 1994; Gram e Sork, 2001; Boedeltje et al., 2003) e propagativas (particionados e morfometria de cachos, frutos e sementes) (Westoby et al., 1992; Baker, 1994; Parciak, 2002; Stephen e Lonnie, 2003; Martinez et al., 2007). Estas medidas, pouco estudadas em indivíduos arbóreos, podem refletir não somente nos mecanismos de dispersão e estabelecimento da espécie (emergência, crescimento e sobrevivência de plântula) (Parciak, 2002; Ferreira et al., 2007), mas também na capacidade de responder aos estímulos ambientais (Linhart e Grant, 1996; Donohue, 1998; Donohue, 2003). Com relação aos aspectos genéticos, o estudo da heterogeneidade ambiental em microambientes ripários pode favorecer uma alta variabilidade genética em plantas por vários processos microevolutivos (Linhart e Grant, 1996; Gram e Sork, 2001). Alguns estudos de espécies arbóreas, em pequena escala de equidistância e microambientes distintos, têm revelado genótipos adaptados dentro das populações (Linhart e Grant, 1996; Mitton et al., 1998; Prati e Schmid, 2000; Medri et al., 2011). Esta variação genética permite conhecer os mecanismos que

geram e mantêm, pelo grau de polimorfismo, o *fitness* das populações naturais (Allard, 1993; Wendy e Victoria, 2001; Carvalho et al., 2008; Allendorf, 2007; Silva, 2010; Medri et al., 2011).

Determinadas espécies arbóreas distribuídas em escala local podem ou não adquirir características plásticas distintas (Sultan, 2003), parâmetros estes que são capazes de delinear a estruturação e as estratégias adaptativas de comunidades vegetais de ecossistemas ripários (Morales, 2000; Carvalho et al., 2008; Leyer e Pross, 2009). Além disso, a importância sobre a definição criteriosa de coleta de propágulos, com fins de manejo, recomposição e conservação, torna-se representativa na medida em que populações de espécies arbóreas podem estar comprometidas caso considerar o padrão de distribuição nestas áreas (Chambel et al., 2005). Neste aspecto, o presente trabalho visa um estudo de duas espécies de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. a partir da caracterização genética e morfológica de estruturas reprodutivas em indivíduos arbóreos distribuídos em distintos microambientes ripários, dada a sua importância na utilização em programas de recomposição florestal nestes ecótonos e característica ecológica peculiar de propagação. O objetivo foi de determinar possíveis relações entre heterogeneidade ambiental, variabilidade genética e caracteres reprodutivos em subpopulações de *Byrsonima* sp Rich. Ex. Kunth. como evidência do efeito ambiental maternal em distintos microambientes de vegetação ciliar testando as seguintes hipóteses: (1) As propriedades químicas e físicas do solo do MMA são distintas do MME em virtude da sua disponibilidade hídrica e regime de inundação; (2) A luminosidade sobre as subpopulações de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. distribuídas no MMA é distinta das populações presentes no MME justificada pela particularidade funcional do dossel das comunidades vegetais; (3) Subpopulações de espécies arbóreas de diferentes microambientes apresentam distinta variabilidade genotípica expressas nas variações morfológicas de estruturas reprodutivas.

2. Material e Métodos

2.1. Caracterização da area

Os indivíduos de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. estão distribuídos em dois locais de comum ocorrência na Bacia Hidrográfica do Rio Doce, Estado de Minas Gerais - Brasil (Fig. 1). A Bacia do Rio Doce encontra-se inserida na faixa do clima tropical úmido, normalmente a estação chuvosa se inicia em novembro e se prolonga até maio com uma distribuição heterogênea. Nos locais estudados a precipitação está em torno de 900 a 1500 mm (ANA, 2001). O período seco mais pronunciado ocorre nos meses de julho a setembro (ANA, 2001). As temperaturas médias anuais são elevadas durante boa parte do ano e, mesmo nos meses mais frios, as temperaturas médias são superiores a 18° C. A umidade do ar é elevada e a amplitude térmica diária é maior do que a anual, podendo variar de 10 a 15°C. O regime fluvial é perene e, de modo geral, acompanha a pluviosidade da bacia sendo marcado por dois períodos: um de cheia, com os níveis máximos ocorrendo nos meses de dezembro, janeiro e março; e um de vazante, a partir de abril, atingindo mínimas extremas nos meses de agosto e setembro.

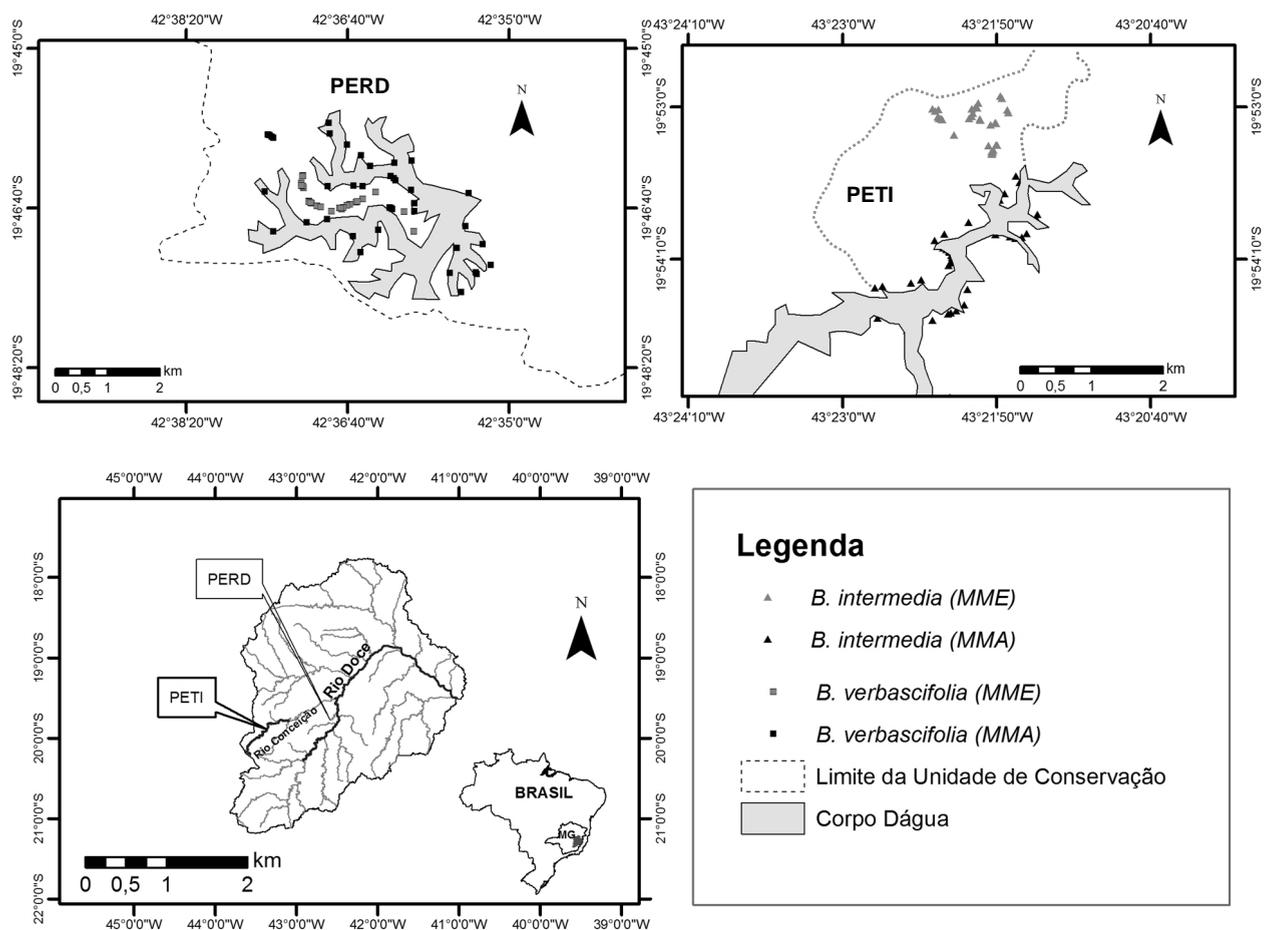


Fig. 1. Localização das Unidades de Conservação (PERD e PETI) com a distribuição dos indivíduos de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. nos microambientes próximo (MMA) e distantes do corpo d'água (MME) na Bacia do Rio Doce, MG.

2.2. Caracterização dos microambientes

As espécies estudadas estão distribuídas em duas áreas ripárias situadas no Parque Estadual do Rio Doce - PERD ($19^{\circ}47'05,0''$ lat. $42^{\circ}35'32,5''$ long.) e na Estação Ambiental de Peti - PETI ($19^{\circ}53'34,1''$ lat. $43^{\circ}21'52,6''$ long.) (Fig. 1). Em cada local dois microambientes foram definidos em função da faixa onde a luminosidade e o nível d'água adentra a vegetação (0-4m), sendo este último em um período de três anos consecutivos (Mallik e Rasid, 2001). Assim, no microambiente margem da vegetação ripária (MMA) os indivíduos arbóreos estabelecidos estão expostos aos ciclos de inundação e secagem do solo, e a alternância na deposição de sedimentos alóctones, e no microambiente meio (MME) os indivíduos estão onde não há exposição do solo ao regime de inundação. Os dados referentes ao registro histórico dos últimos três anos de variação limnética do nível de água dos lagos foram cedidos pela empresa CEMIG (Companhia energética de Minas Gerais) e CPRM (Serviço Geológico do Brasil). A amostragem do solo (0-20 cm de profundidade) foi realizada em função da localização de cada indivíduo arbóreo, coletaram-se três amostras pontuais na maior projeção da copa da árvore. Foram efetuadas análises de fertilidade (pH, Matéria orgânica - MO, Alumínio - Al, Soma de bases - SB, Capacidade de Troca Catiônica - T, Capacidade efetiva de troca de

cátions - t, Índice de saturação de alumínio - m e Índice de saturação de bases - V, condutividade elétrica - CES, umidade gravimétrica e textura (areia, silte e argila) do solo.

2.3. Caracterização das espécies estudadas

O gênero *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. é constituído de espécies predominantemente de fecundação cruzada com ampla distribuição na América Central e do Sul, no Brasil são muitas e variadas espécies, sendo, em sua maioria de porte arbustivo ou arbóreo. O gênero não é exclusivo de floresta, com ocorrência nas regiões serranas do sudeste brasileiro, nos cerrados do Mato Grosso e Goiás e no litoral do norte e do nordeste do país (Anderson, 1977). Suas características ecológicas são importantes na utilização em áreas ripárias, pois suas flores coloridas possuem glândulas de óleo na base, atraindo diversas espécies de fauna, em especial à entomofauna (Sigrist e Sazima, 2004). A espécie *Byrsonima intermedia* A. Juss., é encontrada frequentemente no cerrado *sensu strictu* (Rocha-Filho e Lomônaco, 2006) e florestas úmidas do Brasil. A ocorrência da espécie se restringe especificamente a áreas úmidas e campos rupestres (SMA, 2011). Sua biologia reprodutiva inclui trabalhos que enfocam o comportamento e ação das abelhas na polinização (Oliveira et al, 2007; Vilas-Boas, 2009; Mamede, 2010). A ocorrência de *Byrsonima verbascifolia* (L.) DC. se restringe também às savanas abertas da América do Sul desde Colômbia até o sul do Brasil (Mamede, 2010). A espécie floresce principalmente entre os meses de setembro a novembro (Almeida et al., 1998), e cada planta produz 100 a 500 frutos (Silva et al., 1994). Sua densidade de ocorrência varia conforme fitofisionomia e região (Almeida et al., 1998).

2.4. Caracterização genética e eletroforese

Em cada indivíduo arbóreo, cinco a seis folhas jovens foram retiradas na copa das árvores. A extração enzimática do material consistiu primeiramente na maceração (0,1g de tecido vegetal) na presença de PVP (Polivinilpirrolidona) e de nitrogênio líquido em almofariz. Após maceração adicionou-se 300mL do tampão (Tris HCl 0,2M, pH 8,0) e 0,1% de β -mercaptoetanol. Em seguida, o material foi colocado em geladeira *overnight* e depois centrifugado a 14000rpm durante 5 minutos a 4°C. A eletroforese em géis de poliacrilamida foi desenvolvida em sistema descontínuo (12,5% gel de separação e 4% gel de concentração). O sistema tampão gel/eletrodo utilizado foi Tris-glicina pH 8,9. Para a corrida eletroforética aplicou-se 50mL do sobrenadante nas canaletas do gel, e a corrida foi realizada a 4°C, 250V, por 3:30 horas. Os sistemas enzimático selecionados foram: α -esterase (α -EST), β -esterase (β -EST), peroxidase (PO), Glutamato desidrogenase (GLDH), Adenosina desidrogenase (ADH), Malato desidrogenase (MDH), Glucose desidrogenase (GDH) e Sorbitol desidrogenase (SDH), determinados conforme Alfenas (1998). Ao término da corrida os zimogramas resultantes foram interpretados seguindo-se a definição dos padrões de subunidades conforme já registrado em outras espécies vegetais (Kephart, 1990; Alfenas, 1998).

2.5. Caracterização das estruturas reprodutivas

Os critérios de seleção dos indivíduos arbóreos para a caracterização das suas estruturas reprodutiva foram em função da homogeneidade do grau de maturação tais como, fase de frutificação, frutos deiscentes com típica coloração e diásporo escuro. Para cada indivíduo, unidades amostrais foram coletadas sistematicamente retirando-se primeiramente quatro ramos localizados em diferentes posições da copa.

Posteriormente coletaram-se em cada indivíduo 30 cachos ou hastes florais aleatoriamente contendo frutos com características descritas anteriormente. Foram registrados, o número de frutos, comprimento total (CTC) e comprimento efetivo (CEC) das hastes a fim de determinar o índice efetivo de reprodução (IER). Entre cada cacho avaliado, três a quatro frutos foram extraídos para o processamento e caracterização externa (comprimento total, diâmetro - $D_1 + D_2$ e volume total), totalizando 100 frutos/planta. Após a despolpa dos frutos o mesmo procedimento foi realizado com o diásporo. As dimensões das estruturas foram determinadas com auxílio de paquímetro digital (precisão de 0,01 mm) e a quantificação do número de sementes/unidade frutífera via imagem de raios X.

2.6. Análise dos dados

As análises estatísticas foram realizadas conforme a necessidade de interação das informações obtidas sobre a heterogeneidade ambiental dos microambientes e os caracteres morfológicos das estruturas reprodutivas. Para os estudos das características do solo os dados foram distribuídos em ANOVA pelo teste F e lançados para análise de DCA (Análise de correspondência retificada) no intuito de estabelecer padrões de agrupamento das características químicas e físicas dos solos em função dos microambientes. A análise genética das populações foi determinada via frequência alélica por meio da contagem direta do número de um dado de alelo por loco, dividido pelo número total de alelos naquele loco. A partir das frequências alélicas foram obtidos os seguintes índices de diversidade genética: n. médio de alelos por loco (\hat{A}), porcentagem de locos polimórficos (P), heterozigosidade média observada e heterozigosidade média esperada de acordo com as proporções de Hardy-Weinberg (EHW). Os índices de diversidade foram obtidos com o auxílio do software GDA Genetics Data Analysis (Lewis e Zaykin, 1999) e TFPGA 1.3 (Miller, 1997). Os caracteres morfométricos das estruturas reprodutivas das espécies arbóreas estudadas foram comparados entre as subpopulações de plantas através do teste t-student.

3. Resultados

3.1. Caracterização de microambientes

O regime de inundação no microambiente MMA do PETI compreendeu os meses de março até setembro com severas oscilações no nível de água, em especial aos meses de setembro e outubro. Variações microclimáticas foram encontradas somente para a umidade do solo durante o verão. Nesta estação, ao contrário do PETI a disponibilidade hídrica para as raízes das árvores variou significativamente entre 14% no MME até 22% no MMA, e com regime lento de inundação, compreendendo os meses de novembro a março.

Entre as características de químicas dos solos avaliada nas áreas ripárias do PETI os resultados mostraram que não houve diferenças significativas somente para as variáveis Al, SB e m (Tabela 1). Os resultados da ANOVA mostraram que os solos marginais no PETI possuem maior teor de MO ($3,15 \text{ dag.kg}^{-1}$) comparado aos solos do MME ($2,15 \text{ dag.kg}^{-1}$), o que lhes confere maior acidez ($\text{pH}=4,38$). Quanto aos teores de nutrientes disponíveis, o MME mostrou valores superiores ($\text{SB}= 0,95 \text{ cmol.carga/dm}^3$) comparado ao MMA ($\text{SB}= 0,70 \text{ cmol.carga.dm}^{-3}$). Os maiores valores em saturação de base contribuíram para aumentar a capacidade efetiva de troca de cátions ($t=2,50 \text{ cmol.carga.dm}^{-3}$) e o Índice de saturação de base ($V=$

11,71%) comparado às áreas marginais ($t = 2,13 \text{ cmol.carga.dm}^{-3}$; $V = 6,13\%$). A textura do solo no MME foi significativamente superior ($p < 0,01$) nos teores de areia (58,50%) e silte (15,04%), sendo portanto, significativa a expressão de argila no MMA (40,67%) (Fig. 2).

Tabela 1. Caracterização de variáveis ambientais nos microambientes: pH = relação 1:2,5; SB = Soma de bases; T = Capacidade de troca catiônica; t = Cap. Efetiva de troca de cátions; m = Índice de saturação de alumínio; V = Índice de saturação de base; CE_{solo} = Condutividade elétrica do solo; $US_{\text{verão}}$ = Umidade do solo no verão; US_{inverno} = Umidade do solo no inverno.

Variáveis ambientais	PETI		PERD		F-value	
	Microambiente				Área ripária	
	MMA	MME	MMA	MME	PETI	PERD
pH	4,38 ± 0,05	4,78 ± 0,07	4,40 ± 0,07	3,64 ± 0,04	19,52***	3,30 ^{ns}
MO (dak.kg ⁻¹)	3,15 ± 0,21	2,15 ± 0,11	1,52 ± 0,10	2,45 ± 0,11	17,12***	48,19***
Al (cmol.carga.dm ⁻³)	1,43 ± 0,12	1,55 ± 0,11	0,73 ± 0,12	2,35 ± 0,09	0,57 ^{ns}	157,59***
SB (cmol.carga.dm ⁻³)	0,70 ± 0,07	0,95 ± 0,13	0,32 ± 0,03	0,44 ± 0,04	3,08 ^{ns}	6,30**
t (cmol.carga.dm ⁻³)	2,13 ± 0,10	2,50 ± 0,08	1,36 ± 0,11	2,79 ± 0,10	8,39***	119,99***
T (cmol.carga.dm ⁻³)	13,29 ± 0,70	9,25 ± 0,40	6,31 ± 0,56	16,62 ± 0,77	24,90***	137,15***
V (%)	6,13 ± 0,74	11,71 ± 1,73	7,07 ± 0,91	3,12 ± 0,61	8,74***	10,93***
m (%)	64,43 ± 3,46	63,21 ± 4,02	70,35 ± 2,75	84,05 ± 1,87	0,05 ^{ns}	22,35 ^{ns}
Areia (%)	49,92 ± 1,27	58,50 ± 1,42	45,82 ± 1,74	30,13 ± 1,30	20,32***	14,41***
Silte (%)	9,42 ± 0,52	15,04 ± 0,63	7,82 ± 0,82	7,13 ± 0,86	46,79***	0,04***
Argila (%)	40,67 ± 1,17	26,46 ± 1,18	46,36 ± 1,94	62,71 ± 1,33	72,45***	43,02***
CE_{solo} (dS.m ⁻¹)	0,26 ± 0,02	0,14 ± 0,01	0,16 ± 0,02	0,36 ± 0,05	24,27***	0,88***
$US_{\text{verão}}$ (%)	48,54 ± 12,75	53,98 ± 24,01	47,69 ± 13,05	31,34 ± 7,38	1,19 ^{ns}	58,13***
US_{inverno} (%)	6,19 ± 2,25	3,62 ± 1,47	6,37 ± 2,15	5,50 ± 1,99	10,67**	2,59 ^{ns}

* Média ± Sd; *** p-value < 0,01; ** p-value < 0,05; ^{ns} não significativo

A maior representatividade da distribuição dos parâmetros avaliados está no eixo horizontal (67,41%), e para o eixo vertical isto corresponde à somente 17,72% da variação (Fig. 2).

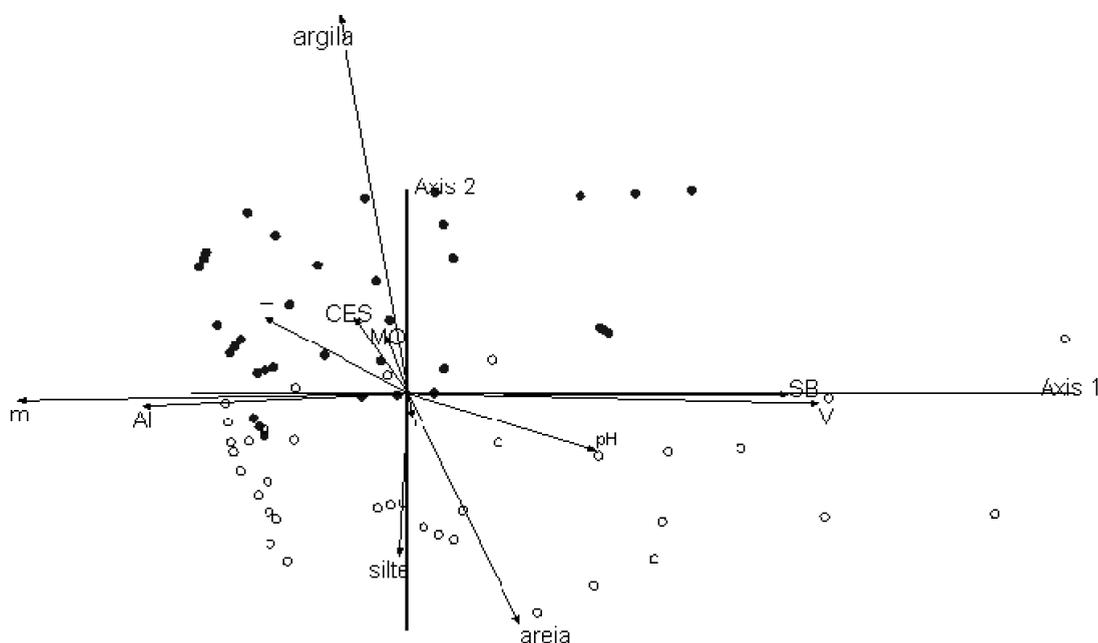


Fig. 2. Análise de correspondência (DCA) para propriedades físicas e químicas do solo nos em microambientes ripários do PETI, MG (MMA; MME). *Matéria orgânica - MO; Alumínio - Al; Soma de bases - SB; Capacidade de Troca Catiônica - T; Capacidade efetiva de troca de cátions - t; Índice de saturação de alumínio - m; Índice de saturação de bases - V; condutividade elétrica - CES.

No PERD, com exceção do pH e m, todos os demais parâmetros químicos e físicos dos solos apresentaram diferenças significativas entre os microambientes (Tabela 1). A maior representatividade está no eixo horizontal com 88,13% da variação entre os parâmetros do solo, enquanto no eixo vertical

corresponde somente a 3,18% (Fig. 3). Análise comparativa pela ANOVA confirmou que os solos do MME apresentam teores altos de MO (48,19 dag.Kg⁻¹) e portanto, baixo pH (pH=3,30) (Tabela 1).

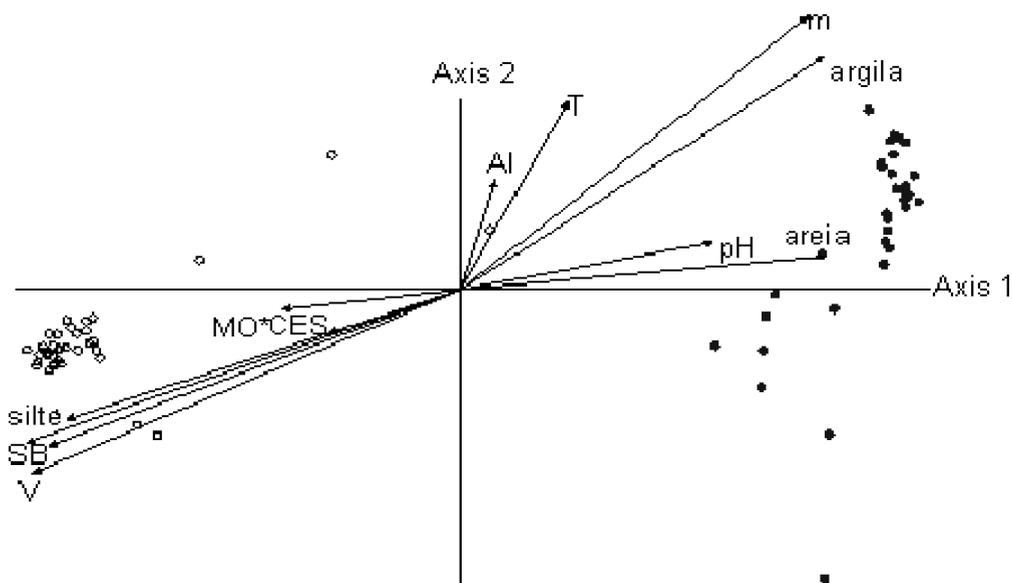


Fig. 3. Análise de correspondência (DCA) para propriedades físicas e químicas do solo em microambientes ripários do PERD, MG (MMA; MME). *Matéria orgânica - MO; Alumínio - Al; Soma de bases - SB; Capacidade de Troca Catiônica - T; Capacidade efetiva de troca de cátions - t; Índice de saturação de alumínio - m; Índice de saturação de bases - V; condutividade elétrica - CES.

Os solos do MME apresentam maiores teores de nutrientes (SB= 0,44 cmol.carga.dm⁻³) e disponibilidade destes na solução do solo (t=2,79 cmol.carga.dm⁻³) comparado ao MMA (SB= 0,32 cmol.carga.dm⁻³; t= 1,36 cmol.carga.dm⁻³). Sua composição textural se restringe aos maiores teores de argila (62,71%) no MMA comparado ao MME (46,36%) e relativa quantidade de areia, com valores superiores de 45,82% no MMA e 30,13% no MME. Este solo apresentou baixo teor de silte, com menor valor no MME (7,13%).

Desta maneira para as características de fertilidade do solo, o PETI apresenta maior disponibilidade de nutrientes para as plantas no microambiente MMA (13,29 dS.m⁻¹ ± 0,70), enquanto que, o PERD esta maior disponibilidade se localiza no MME (16,62 dS.m⁻¹ ± 0,77) (Tabela 1).

3.2. Caracterização genética

As análises isoenzimáticas revelaram 14 locos para a espécie arbórea *B. intermedia* e 17 locos para *B. verbascifolia*. Para o gênero os locos revelados apresentaram estrutura monomérica com duas bandas as quais foram reveladas pelos seguintes sistemas enzimáticos: alfa-esterase (a-EST), beta-esterase (b-EST), peroxidase (PO), glutamato desidrogenase (GLDH), ácido desidrogenase (ADH), malato desidrogenase (MDH), glutamato desidrogenase (GDH) e sorbitol desidrogenase (SDH). A espécie *B. intermedia* apresentou maior dificuldade de revelação comparada à espécie *B. verbascifolia*, em virtude da sensibilidade térmica do extrato protéico. Desta maneira, *B. intermedia* não apresentou atividade enzimática em um loco no sistema de α -esterase e β -esterase. Os sistemas enzimáticos GLDH, ADH, MDH, GDH e SDH apresentaram bandas acromáticas com apenas um loco, enquanto α -EST, β -EST e PO apresentaram bandas cromáticas com uma média 2 a 3 locos para cada espécie. Estes locos são os primeiros marcadores utilizados

para a espécie *B. intermedia* e *B. verbascifolia*, sendo uma ferramenta útil para estudos de taxonomia e genética de população do gênero.

Entre as subpopulações de *B. intermedia*, a fixação de alelo foi apresentada em um único loco (PO), sendo que as maiores frequências alélicas foram observadas no MMA: α -EST (0,733), GLDH (0,803) e ADH (0,678), e no MME: 0,833 (GLDH), 0,708 (ADH) e 0,717 (MDH). Na espécie *B. verbascifolia* a fixação de alelos ocorreu em quatro locos, com as maiores frequências alélicas observadas no MMA 0,677 (PO1), 0,69 (ADH) e 0,79 (MDH), e no MME foram 0,692 (β -EST) e 0,673 (PO1). A partir das frequências alélicas observou-se que 57% dos locos de *B. intermedia* apresentaram equidade gênica no MMA e 64% no MME. Já os indivíduos de *B. verbascifolia* apresentaram nos dois microambientes aproximadamente 52% dos locos com equidade gênica, o que evidencia uma menor variação na distribuição alélica comparada à espécie *B. intermedia*.

Avaliando os índices de diversidade, o valor da heterozigosidade observada (H_o) para a espécie *B. intermedia* foi de 0,633 no MMA e 0,673 no MME e, para *B. verbascifolia* 0,586 no MMA e 0,600 no MME (Tabela 2). As estimativas de heterozigosidade média observada para as duas espécies estudadas foram maiores comparada à heterozigosidade esperada. Entre as subpopulações dos microambientes MMA e MME os valores de heterozigosidade observada e esperada não apresentaram diferenças significativas. O índice de fixação encontrado, para as duas espécies, foi negativo e significativo, sendo de -0,493 para *B. intermedia* e -0,635 para *B. verbascifolia*, ambas subpopulações localizadas no MMA (Tabela 2).

Tabela 2. Índices de diversidade genética das subpopulações de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. dos respectivos microambientes ripários: Ae – Número médio de alelos por loco; P(0,95) – porcentagem de locos polimórficos; f – Índice de fixação de Wright; H_o – Heterozigosidade observada; H_e – Heterozigosidade esperada; n – tamanho amostral

Índices de diversidade	<i>B. intermedia</i>		<i>B. verbascifolia</i>	
	Subp. MMA	Subp. MME	Subp. MMA	Subp. MME
Ae	1,92	1,92	1,76	1,76
P(0,95)	92	92	76	76
f	-0,493	-0,564	-0,635	-0,641
H_o	0,633 ($\pm 0,071$)	0,673 ($\pm 0,071$)	0,586 ($\pm 0,089$)	0,600 ($\pm 0,088$)
H_e	0,428 ($\pm 0,036$)	0,434 ($\pm 0,038$)	0,362 ($\pm 0,051$)	0,370 ($\pm 0,052$)
n	29	31	31	26

Entre as subpopulações de *B. intermedia* estudadas, os resultados de aderência ao EHW mostraram que 50% dos locos no MMA e 43% dos locos no MME estão em EHW. Para *B. verbascifolia* somente 65% dos locos no MMA e 53% no MME apresentaram ausência de EHW. Portanto, nenhuma das populações apresentou 100% de locos em EHW e apenas o loco P01 mostrou-se em equilíbrio para todas as subpopulações estudadas.

As estimativas médias obtidas das árvores reprodutivas para o gênero em microambientes de áreas ripárias resultaram em ausência de endogamia para o conjunto das populações (*B. intermedia* $F = -0,509$ e *B. verbascifolia* $F = -0,609$) e também dentro das populações (*B. intermedia* $f = -0,523$ e *B. verbascifolia* $f = -0,637$) (Tabela 3).

Tabela 3. Índices de estrutura genética para o total das subpopulações de *Byrsonima Rich. Ex. Kunth* comparadas duas a duas: Estimativas dos coeficientes médios de endogamia dentro das populações (f), do conjunto das populações (F), da divergência genética entre subpopulações (p)

Espécie	f	F	p
<i>B. intermedia</i>	-0,523	-0,509	0,001
<i>B.verbascifolia</i>	-0,637	-0,609	0,017

Apesar do valor moderado do fluxo gênico em subpopulações de *B. verbascifolia* ($N_m = 4,67$), o número baixo de alelos em equidade gênica (52%) pode ser um indicativo que estas populações estão mais susceptíveis à deriva genética, comparado à espécie *B. intermedia*. A divergência genética entre as subpopulações é considerada baixa, sendo de 0,1% para *B. intermedia* e 1,7% para *B.verbascifolia*. Portanto, a maior parte da variabilidade genética encontra-se dentro das populações de ambas as espécies.

Nas populações de *B. intermedia* e *B. verbascifolia* mostrou um baixo coeficiente de endogamia, 0,0129 e 0,0132 respectivamente. *B. intermedia* apresentou maior número de migrantes (4,78) comparado às subpopulações de *B. verbascifolia* (4,67). O tamanho efetivo amostrado para duas populações de *B.intermedia* foi de 122 indivíduos e para *B. verbascifolia* 145 indivíduos, sendo o número de árvores amostradas 60 indivíduos para *B. intermedia* e 57 indivíduos para *B. verbascifolia*.

3.3. Caracterização de componentes reprodutivos

Para *B. intermedia* e *B. verbascifolia*, foram encontradas diferenças significativas entre subpopulações nos microambientes para algumas características morfológicas do gênero (Tabela 4). Para *B. intermedia* não foram encontradas diferenças significativas para o comprimento total de cacho ($n=440$; $p=0,561$), comprimento do diásporo ($n= 1350$; $p=0,640$) e volume total do diásporo ($n=1350$; $p=0,137$). Para os demais caracteres as diferenças significativas entre as subpopulações, ou seja, na subpopulação do MME os maiores valores foram encontrados somente para o comprimento efetivo de cacho ($n= 450$; $p<0,01$), nas demais variáveis como, comprimento do fruto ($n= 1575$; $p<0,01$), diâmetro do fruto ($n= 1575$; $p<0,01$), volume total de fruto ($n=1575$; $p<0,01$) e diâmetro de diásporo ($n= 1575$; $p<0,01$) apresentaram valores médios superiores aos indivíduos localizados no MMA. Este fato sugere uma maior sensibilidade da espécie, mesmo em pequena escala de equidistância entre as subpopulações. Ao contrário, a espécie *B. verbascifolia* não apresentou diferenças significativas para a maior parte dos caracteres estudados, apenas para comprimento total ($n=360$; $p<0,01$) e efetivo de cacho ($n=360$; $p<0,01$), com valores médios maiores no MME. Valores superiores foram encontrados no MMA para o comprimento ($n=1260$; $p<0,01$) e diâmetro do diásporo ($n=1260$; $p<0,01$). Para os caracteres de comprimento ($n=1260$; $p=0,238$), diâmetro ($n=1260$; $p=0,297$) e volume total de fruto ($n=1260$; $p=0,257$), e volume total diásporo ($n=1260$; $p=0,608$) as subpopulações não distinguiram entre si, mostrando-se, portanto menos sensível aos microambientes ripários se comparado à espécie *B. intermedia*.

Tabela 4. Caracterização biométrica reprodutiva de duas espécies de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. em dois microambientes distintos pelo Teste t-student: CTC = Comprimento total de cacho; CET= comprimento efetivo de cacho; CF = Comprimento de fruto; D = Diâmetro de fruto; VTD = Volume total de fruto; CD = Comprimento do diásporo; DD = Diâmetro do diásporo; VTD = Volume total do diásporo; IER = Índice efetivo de reprodução; NFcacho = Número total de fruto/cacho; NScacho = Número total de sementes/cacho.

Caracteres morfológicos	<i>B. intermedia</i>		<i>B. verbascifolia</i>		p-value*		
	Subp. MMA	Subp. MME	Subp. MMA	Subp. MME	<i>B. intermedia</i>	<i>B. verbascifolia</i>	
Vegetativo	CTC (mm)	73,23 ± 13,52	73,79 ± 14,31	84,45 ± 15,97	90,31 ± 16,19	0,561 ^{ns}	0,000***
	CEC (mm)	47,74 ± 12,11	49,56 ± 13,16	58,61 ± 12,54	63,33 ± 14,17	0,038**	0,000***
	CF (mm)	6,74 ± 1,21	7,05 ± 0,63	9,53 ± 0,78	9,47 ± 0,75	0,000***	0,238 ^{ns}
	DF (mm)	7,49 ± 2,35	8,25 ± 0,83	12,34 ± 2,17	12,10 ± 3,94	0,000***	0,297 ^{ns}
	VTF (dm ³)	0,20 ± 0,10	0,22 ± 0,07	0,64 ± 0,90	0,59 ± 0,33	0,007***	0,257 ^{ns}
	CD (mm)	5,02 ± 0,99	5,04 ± 0,65	6,40 ± 0,48	6,25 ± 0,83	0,640 ^{ns}	0,002***
	DD (mm)	5,67 ± 1,80	6,09 ± 0,59	8,20 ± 1,33	7,83 ± 0,64	0,000***	0,000***
	VTD (dm ³)	0,07 ± 0,09	0,06 ± 0,05	0,14 ± 0,06	0,15 ± 0,05	0,137 ^{ns}	0,608 ^{ns}
Reprodutivo	IER	0,65 ± 0,11	0,67 ± 0,11	0,70 ± 0,22	0,70 ± 0,09	0,016**	0,676 ^{ns}
	NFcacho	9,27 ± 3,35	10,84 ± 4,65	6,89 ± 2,96	6,51 ± 2,53	0,000***	0,049**
	NScacho	1,72 ± 0,42	2,91 ± 0,51	1,79 ± 0,42	1,54 ± 0,49	0,000***	0,000***

* Média ± Sd; *** p-value<0,01; **p-value<0,05; ^{ns}não significativo

Para as variáveis reprodutivas, ou seja, número de frutos e sementes/cacho, diferenças significativas foram observadas para as duas espécies (Tabela 4). A espécie *B. intermedia* obteve na subpopulação do MME maior número de frutos (n= 390; media= 10,84 frutos/cacho) e semente (n=390; 2,91 sem./cacho) comparado ao MMA (n= 390; media=9,27frutos/cacho e 1,72 sem./cacho) com significância p<0,01. Para *B. verbascifolia* o número de frutos e sementes em cada cacho no MMA (n=360; média= 6,89 frutos/cacho e 1,79 sem./cacho) foi superior ao MME (n=360; média= 6,51 frutos/cacho e 1,54 sem./cacho) com moderada (p=0,049) e alta diferença (p<0,01).

4. Discussão

4.1. Variação ambiental das áreas ripárias

O estabelecimento de uma população de plantas depende, além dos genótipos, da interação do fenótipo com o ambiente (Rajakaruna, 2003). Dependendo do ambiente, as características morfológica, fisiológica e comportamental de uma espécie podem ser expressas em escala local, como por exemplo, nas margens de áreas ripárias (Naiman e Décamps, 1997; Sambatti e Rice, 2006). A diferença da caducidade de folhas entre as subpopulações de *B. intermedia*, durante a estação seca, sugere um comportamento distinto de espécies arbóreas presentes em margens de lagos naturais (Lobo e Joly, 2001; Tang e Kozlowski, 1982). Este fenômeno é muito comum em plantas distribuídas nas margens de reservatórios hidrelétricos, pois, a água disponível para as raízes funcionam como um dispositivo para a hidratação interna dos seus tecidos (Lynn e Waldren, 2002; Van Den Berg e Santos, 2003). Por outro lado, *B. verbascifolia* não apresentou o mesmo comportamento, ou seja, a espécie praticamente não perdeu folhas durante as duas estações climáticas. Com relação às características físicas e químicas do solo, os microambientes ripários do PETI e do PERD são contrastantes. A disponibilidade de nutriente é distinta, já que a fertilidade dos solos está associada principalmente aos teores de MO, pH e CTC (Silver et al., 1994). Estas propriedades do solo podem influenciar significativamente na distribuição de espécies vegetais (Lamb e Mallik, 2003; Stefan et al., 2007) e, até mesmo no estabelecimento de plântulas (Veenendaal et al., 1995; Stella e Battles; 2010). Dependendo da característica do solo, as populações distribuídas nestes microambientes podem diferenciar-

se nas características fenotípicas (Grulke et al., 2003), mesmo onde o fluxo gênico ocorre entre as subpopulações (Sambatti e Rice, 2006). A esta capacidade de diferenciação denominamos diferenciação ecotípica, pois as plantas mantêm a força de seleção entre subpopulações e ao mesmo tempo pelo fluxo gênico previne a especiação local (Sambatti e Rice, 2006; Mills, 2008).

4.2. Diversidade genética intra e interpopulacional

Populações de *B. intermedia* e *B. verbascifolia* apresentaram uma baixa diversidade genética entre as subpopulações, apesar da heterogeneidade ambiental dos microambientes ripários (Tabela 2). Baret et al., (2004) avaliando a ampla distribuição de *Rubus alceifolius* Poir. em ambientes heterogêneos também detectou baixa variabilidade genotípica entre as subpopulações. A heterozigosidade esperada (H_e) para *B. intermedia* foi de 0,428 no MMA e 0,434 no MME, e para *B. verbascifolia* estes valores compreenderam 0,362 no MMA e 0,370 no MME. Estudos de populações de espécies arbóreas, como *Xylopia emarginata* Mart., típica de matas ripárias, mostraram uma variabilidade de H_e de 0,395 a 0,425 (Jaeger, 2004). Os valores de Heterozigosidade observada de *B. intermedia* ($H_{oMMA}=0,633$; $H_{oMME}=0,673$) e *B. verbascifolia* ($H_{oMMA}=0,586$; $H_{oMME}=0,600$) podem ser considerados altos, pois é próximo aos valores encontrados para as diversas espécies arbóreas (Reis, 1996; Lepsch-Cunha, 1996; Oliveira, 2000). A ocorrência de um número elevado de heterozigotos em populações naturais pode decorrer, possivelmente, de efeitos de seleção em favor dos mesmos (Reis, 1996). Alguns autores avaliando a diversidade genética em espécies arbóreas de distintos microambientes ripários detectaram alta heterozigosidade observada de indivíduos arbóreos e também menores diversidade genética entre as populações (Sambatti e Rice, 2006; Carvalho et al., 2008; Medri et al, 2011). Segundo Barrett et al., (1993) isto, possivelmente, é devido a pressão de seleção ser anulada pelo fluxo gênico entre as subpopulações. O mesmo estudo apontou uma ausência de endogamia em ambas as espécies. Trabalhos como o de Botrel e Carvalho (2004), em populações de *Machaerium vilosum* Vogel, também não evidenciaram a ocorrência de endogamia. A ausência de endogamia também foi detectada por Moura (2005), em populações arbóreas naturais de *Eremanthus erythropappus* (DC.) McLeisch e por Vieira (2005), em populações de *Protium spruceanum* (Benth.) Engl.

Os valores de número de migrantes para *B. intermedia* foi superior à *B. verbascifolia*, possivelmente isto se deve ao fato de que nas populações de *B. intermedia* o número de indivíduos disponíveis para a troca de alelos é maior, além da baixa densidade de indivíduos por área, o que facilita o deslocamento de polinizadores, como as abelhas. Numa mesma unidade de área, a redução neste número de indivíduos pode levar as alterações na estrutura genética das populações em médio prazo, aumentando a divergência genética, devido ao aumento dos níveis de endogamia (Souza, 2006). Segundo Hartl e Clark (1997), quando o fluxo gênico entre as populações excede quatro migrantes, ocorre a homogeneização dos alelos entre estas, que funcionam como populações panmíticas. Para Mill (2006) o nível apropriado de conectividade de populações varia 1-10 migrantes por geração. Alguns autores (Oliveira, 2000; Pinto et al., 2004; Souza, 2006) que analisaram indivíduos arbóreos em áreas ripárias encontraram valores similares. Neste sentido, calculando a unidade panmítica ou vizinhança (N_b) das espécies estudadas, os resultados sugerem que para microambientes de áreas ripárias a estimativa seja de aproximadamente 29-30 árvores que trocam alelos ao acaso (Slatkin e Barton, 1989).

4.3. Variação morfológica em ambientes ripários

Mesmo com baixa diversidade genética entre as subpopulações, os dados confirmam o papel da heterogeneidade ambiental em microambientes ripários sobre os caracteres morfológicos de estruturas reprodutivas em espécies arbóreas. Neste caso, sugerem-se como os principais parâmetros de distinção dos microambientes estudados: propriedades química e física do solo, regime de inundação e luminosidade (Ruas et al., 2011). Para *B. intermedia*, os caracteres são destacados no comprimento, diâmetro e volume do fruto. Para os caracteres de inflorescência, tais como, comprimento total e efetivo, não obtiveram grandes diferenças significativas ($p=0,561$; $p=0,04$). Rocha-Filho e Lomônaco (2006) trabalhando com a mesma espécie e comparando ambientes de Vereda e de Cerrado *stricto sensu* também não encontraram diferenças significativas. Em *B. verbascifolia*, as características distintas significativamente se restringiram aos caracteres de cacho, comprimento total e efetivo, e comprimento do diásporo, o que confere maior herdabilidade de caracteres comparado à outra espécie. O diâmetro do diásporo foi o caráter reprodutivo que se diferenciou significativamente para ambas as espécies nos microambientes. Isto sugere a utilização desta variável para detectar possíveis respostas fenotípicas em espécies arbóreas distribuídas em distintos microambientes ripários. Em comum, *B. intermedia* e *B. verbascifolia* apresentaram também variações significativas na produção de frutos e sementes para os distintos microambientes. Isto confirma a estratégia que ambas as espécies utilizam para se dispersar nestes ecótonos. Além disso, em ambientes de menor fertilidade, as espécies compensam em maior número de propágulos a fim de aumentar a probabilidade para se estabelecer no microambiente (Fig. 4 e 5).

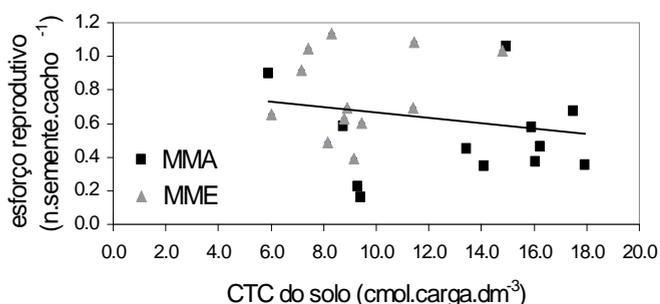


Fig. 4. Gráfico de correlação sobre o esforço reprodutivo e a fertilidade do solo (CTC) em subpopulação de *B. intermedia* A. Juss. ($Y = -0,0157x + 0,8242$; $R^2 = 0,04$)

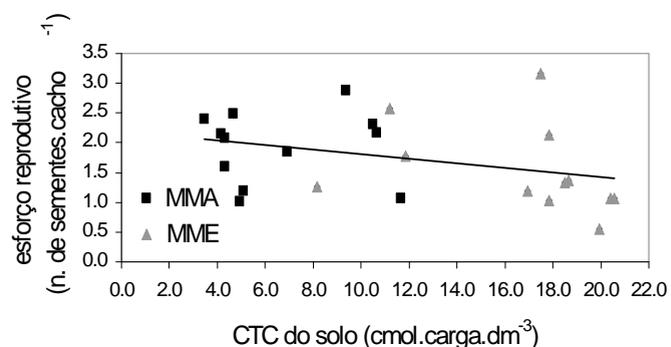


Fig. 5. Gráfico de correlação sobre o esforço reprodutivo e a fertilidade do solo (CTC) em subpopulação de *B. verbascifolia* (L.) DC. ($Y = -0,0385x + 2,1857$; $R^2 = 0,12$)

Assim, para as distintas respostas fenotípicas a heterogeneidade ambiental de microambientes ripários para espécies arbóreas representam modificações adaptativas em caracteres reprodutivos, isto deve ser considerado em estudos evolutivos de espécies (Roach e Wulff, 1987; Hoffman e Franco 2003). Portanto, além de estudos que contemplem a ecologia de espécies florestais em ecossistemas ripários, variações morfológicas de estruturas reprodutivas devem ser consideradas em programas de conservação no que tange a utilização destes microambientes como área de coleta de sementes (Allendorf, 2006; Davide e Silva, 2008). Pois, a seleção de indivíduos que compõem estas subpopulações pode conter características

genéticas e morfológicas herdáveis que justifica a sua adaptação às condições específicas dos seus microambientes, como inundação e nutrientes do solo. E a determinação sobre do seu esforço reprodutivo pode interferir no manejo atual de coleta. De acordo com os resultados encontrados nem sempre os indivíduos arbóreos distribuídos no MMA são aqueles que produzem maior número de propágulos.

5. Agradecimentos

Os autores agradecem a FAPEMIG pelo suporte financeiro. Aos Professores Edvaldo A. Amaral da silva, Marco Aurélio Leite Fontes e Flávia de Freitas Coelho pela discussão do trabalho. Ao Dr. Aloísio Rodrigues Pereira da empresa Deflor Bioengenharia pelo financiamento de parte do trabalho. A toda equipe do Laboratório de Sementes Florestais, do Laboratório de Conservação e Genética de Espécies Arbóreas e do Laboratório de Sementes da UFLA pela ajuda na pesquisa.

6. Referências

- Alcantara, J.M.; Rey, P.J. (2003). Conflicting selection pressures on seed size: evolutionary ecology of fruit size in a bird-dispersed tree. *Olea europaea*. *Journal of Evolution Biology*, n. 16: p. 1168-1176.
- Alfenas, A. C. (1998). Eletroforese de isoenzimas e proteínas afins; fundamentos e aplicações em plantas e microrganismos. Viçosa, MG: UFV. 574p.
- Allard, R. W.; Garcia P.; L. E. Saenz-de"ierat; De La Vega, M. P. (1993) Evolution of Multilocus Genetic Structure in *Avena hirtula* and *Avena barbata*. *Genetics*, n. 135: p. 1125-1139.
- Allendorf, F.W. (2006) Conservation and the genetics of populations. 642p.
- Almeida, S.P.; Proença, C.E.B.; Sano, S.M.; Ribeiro, J.F. (1998). Cerrado: espécies vegetais úteis. Embrapa-Cpac, Brasília. 464p.
- ANA, (2001). Dados climatológicos da Bacia Hidrográfica do Rio Doce, Brasil. <<http://www.ana.gov.br/cbhriodoce/bacia/caracterizacao.asp>>. Acesso em: 20 jul. 2010.
- Anderson, W.R. (1977). Byrsonimoideae, a new subfamily of the Malpighiaceae. *Leandra* 7 :p. 5-18.
- Baker, H.G. (1972). Seed weight in relation to environmental conditions in California, *Ecology*, 53, n. 6: p. 997-1010.
- Baker, K. B.; Richards, A. J. and Tremayne, M. (1994). Fitness constraints on flower number, seed number and seed size in the dimorphic species *Primula farinosa* L. and *Armeria maritima* (Miller) Willd. *New Phytologist*, n. 128: p. 563–570.
- Baret, S.; Maurice, S.B.; Strasberg, D.T. (2004). Altitudinal variation in fertility and vegetative growth in the invasive plant *Rubus alceifolius* Poiret (Rosaceae), on Reunion Island. *Plant Ecology* 172: 265-273.
- Barrett, S.C.H.; Eckert, C.G., Husband, B.C. (1993). Evolutionary processes in aquatic plant populations. *Aquatic Botanical*. n. 44: p. 105-145.
- Boedeltje, G.; Bakker,J.P.; Bekker,R.M.; Van Groenendael, J. M.; Soesbergen, M.(2003). Plant dispersalina lowland stream in relation to occurrence and three specific life-history traits of the species in the species pool. *Journal of Ecology*, n. 91: p. 855-866.

- Bonser, S.P.; Aarssen, L.W. (2003). Allometry and development in herbaceous plants: functional responses of meristem allocation to light and nutrient availability. *American Journal of Botany*, v. 90, n. 3: p. 404-412.
- Botrel, M. C. G.; Carvalho, D. (2004). Variabilidade isoenzimática em populações naturais de jacarandá paulista (*Machaerium villosum* Vog.). *Revista Brasileira de Botânica*, n. 27: p. 621-627.
- Brune, A. (1981) Implantação de populações bases de espécies florestais. Documentos URPFCs, n. 1. Embrapa, Unidade Regional de Pesquisa Florestal Centro-Sul, Curitiba PR. 9p.
- Carvalho, M.C.C.G.; Da Silva, D.C.G.; Ruas P.M.; Medri M.E. (2008). Flooding tolerance and genetic diversity in populations of *Luehea divaricata*. *Biologia Plantarum*, n. 54: p. 771-774.
- Chambel, M. R.; Climent, J. Alía, R. and Valladares, F. (2005) Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. *Invest Agrar: Sist. Recur. For.* n. 14(3): p. 334-344.
- Davide, A.C.; Silva, E.A.A. (2008). Produção de sementes e mudas de espécies florestais. Lavras: Ed. UFLA. 175p.
- Donohue K (1998). Maternal determinants of seed dispersal in *Cakile edentula*: fruit, plant, and site traits, *Ecology*, n. 79: p. 2771-2778.
- Donohue, K. (2003). Setting the stage: phenotypic plasticity as habitat selection. *International Journal Plant Science*, n. 164: p. 79-92.
- Durigan, G.; Melo, A.C.G.; Max, J.C.M.; Vilas Boas, O.V.; Contieri, W.A.; Ramos, V.S. (2011). Manual para recuperação da vegetação de cerrado. 3.ed. São Paulo : SMA.19 p.
- Edwards, W. (2005). Within- and between-species patterns of allocation to pulp and seed in vertebrate dispersed plants, *Oikos*, n. 110: p. 109-114.
- Ferreira CS, Piedade MTF, Junk WJ and Parolin P. (2007). Floodplain and upland populations of Amazonian *Himatanthus sucuuba*: effects of flooding on germination, seedling growth and mortality. *Environment Experimental Botany*. n. 60: p. 477-483.
- Gram WK, Sork VL (2001) Association between environmental and genetic heterogeneity in forest tree populations. *Ecology*, n. 82: p. 2012-2021.
- Grulke, N.E., Johnson, R.; Esperanza, A.; Jones, D.; Nguyen, T.; Posch, S.; Tausz, M. (2003). Canopy transpiration of Jeffrey pine in mesic and xeric microsites: O₃ uptake and injury response. *Trees*. n. 17: p. 292-298.
- Hartl, D.L.; Clark, A.G. (1997). Principles of population genetics. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 3 ed. 481p.
- Heathcote, C.A.; Davies, M.S. Etherington, J.R. (1987). Tolerance of soil flooding by populations from contrasting habitats, *New phytologist*, n. 105: p. 381-391.
- Hoffmann, W.A. e Franco, A.C. (2003). Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology*, n. 91: p. 475-484.
- Leyer, I.; Pross, S. (2009). Do seed and germination traits determine plant distribution patterns in riparian landscapes? *Basic and Applied Ecology*, n. 10: p. 113-121.

- Jaeger, P. (2004). Caracterização genética e demográfica de populações de *Xylopia emarginata* Mart. (Annonaceae). Lavras: UFLA, 113p.
- Jeffrey, B.M.; Michael, C.G. and Yoshino, A. M. (1998). Variation in allozymes and stomatal size in pinyon (*Pinus edulis*, Pinaceae), associated with soil moisture, American Journal of Botany, n. 85(9): p. 1262-1265.
- Jirka, S.; McDonald, A.J.; Johnson, M.S.; Feldpausch, T.R.; Couto, E.G.; Riha, S.J. (2007). Relationships between soil hydrology and forest structure and composition in the southern Brazilian Amazon. Journal of Vegetation Science, n. 18: p. 183-194.
- Kephart, S.R. (1990). Starch gel electrophoresis of plant isozyme: a comparative analysis of techniques. American Journal of Botany, n. 77: p. 693-712.
- Lamb, E.G.; Mallik, A.U. (2003). Plant species traits across a riparian-zone/forest ecotone. Journal of Vegetation Science, v. 14, n. 6. p. 853–858.
- Laura F. Galloway. (2005). Maternal effects provide phenotypic adaptation to local environmental conditions. New Phytologist, 2005, n.166, p. 93-100.
- Lepsch-Cunha, N.M. (1996). Estrutura genética e fenologia de espécies raras de *Couratari* spp. (Lecythidaceae) na Amazônia Central. Piracicaba, 147p. (Dissertação de Mestrado - Esalq/Usp).
- Lessen, J.P.M., Kleunen, M.V., Fischer, M., Kroon, H.: (2004). Local adaptation of the clonal plant *Ranunculus reptans* to flooding along a small-scale gradient. Journal of Ecology. n. 92: p. 696-706.
- Lewis, P. O.; Zaykin, D. (1999). GDA genetic data analysis: version 1.0 (d12) for Windows. Albuquerque: The University of New Mexico, 39 p.
- Linhart, Y.B.; Grant, M.C. (1996). Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. Annual Review Ecology Systematic. n. 27: p. 237-77.
- Lobo, P.C.; Joly, C.A. (2001). Aspectos ecofisiológicos da vegetação de mata ciliar do sudeste do Brasil. In. Rodrigues, R.R.; Leitão Filho, H.F. Matas ciliares: conservação e recuperação. 2 ed. Edusp/Fapesp: São Paulo. p. 143-159.
- Lynn, D.E.; Waldren, S. (2002). Physiological variation in populations of *Ranunculus repens* from the temporary limestone lakes (turloughs) in West of Ireland. Annals of Botany, n. 89: p. 707-714.
- Mamede, M,C,H, (2010). Byrsonima in Lista de Espécies da Flora do Brasil, Jardim Botânico do Rio de Janeiro, <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB019434>>. Acesso em: 02 ago. 2010.
- Mamede, M.C.H. (2010). Byrsonima in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB008835>>. Acesso em: 02 ago. 2010.
- Mamede, M.C.H. (2010). Byrsonima in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB008827>>. Acesso em: 02 ago. 2010.
- Martinez, I; Garcia, D.; Obeso, J.R. (2007). Allometric allocation in fruit and seed packaging conditions the conflict among selective pressures on seed size. Evolutionary Ecology, n. 21: p. 517-533.
- Medri, C.; Ruas, E.A.; Medri, M.E.; Ruas, C.F.; Sayhun, S.; Medri, P.S.; Silva, D.C.G.; Bianchini, E.; Ruas, P.M. (2011). Genetic diversity and flooding survival in *Aegiphila sellowiana* (Lamiaceae), a typical tree species from upland riparian forests. Genetics and Molecular Research, n. 10 (2): p.1084-1091.

- Miller, M. (1997). Tools for populations genetic analyses (TFPGA) 1.3: a windows program for analyses of allozyme and molecular population genetic data. Distribuição pelo autor.
- Mills, L. S. (2008) Conservation of wildlife populations: demography, genetics, and management. 407p.
- Mitton, J.B.; Grant, M.C.; Yoshino, A.M. (1998). Variation in allozymes and stomatal size in Pinyon (*Pinus edulis*, Pinaceae), associated with soil moisture. *American Journal of Botany*, n. 85(9): p. 1262-1265.
- Morales, E. (2000). Estimating phylogenetic inertia in *Tithonia* (Asteraceae): a comparative approach. *Evolution, Lawrence*, v. 54, n. 2: p. 475-484.
- Moura, M.C.O. (2005). Distribuição da variabilidade genética em populações naturais de *Eremanthus erythropappus* (DC) MacLeish por isoenzimas e RAPD. Lavras : UFLA. 165 p.
- Naiman, R. J.; Décamps, (1997). H. The ecology of interfaces: Riparian Zones. *Annual Review Ecology Systematic*, n. 28: p.621-58.
- Naiman, R.J., N. Décamps, M.E. McClain. (2005). *Riparia: Ecology, Conservation, and Management of Streamside Communities*. Elsevier/Academic Press. 448 p.
- Oliveira, A.F. (2000). Estrutura genética de populações naturais de *Copaifera langsdorffii* Desf. a partir de isoenzimas. 114p. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) – UFLA, Lavras, MG.
- Oliveira, M.I.B.; Polido, C.A.; Costa, L.C.; Fava, W.S. (2007). Sistema reprodutivo e polinização de *Byrsonima intermedia* A. Juss. (Malpighiaceae) em Mato Grosso do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências*, Porto Alegre, v. 5, n.1: p. 756-758.
- Parciak, W. (2002). Seed size, number and, habitat of fleshy-fruited plant: consequences for seedling establishment. *Ecology*, n. 83: p.794-808
- Pinto, S. I. C.; Souza, A. M.; Carvalho, D. (2004). Variabilidade genética por isoenzimas em populações de *Copaifera langsdorffii* Desf. em dois fragmentos de mata ciliar. *Scientia Forestalis*, Piracicaba, n. 65: p. 40-48.
- Prati, D.; Schmid, B. (2000). Genetic differentiation of life-history traits within populations of clonal plant *Ranunculus reptans*. *Oikos*, n. 90: p.442-456.
- Rajakaruna, N.; Bradfield, G.E.; Bohm, B. A., Whitton, J. (2003). Adaptative differentiation in response to water stress by edaphic races of *Lasthenia californica* (Asteraceae). *International Journal of Plant Sciece*. n. 164(3): p. 371-376.
- Reis, M.S. (1996). Distribuição e dinâmica da variabilidade genética em populações naturais de palmitreiro (*Euterpe edulis* Mart.). Piracicaba. 203p. (Tese de Doutorado - ESALQ/USP).
- Rieseberg, L.H.; Wildmer, A.; Michele Arntz, A.; Burke, J.M. (2002). Directional selection is the primary cause of phenotypic diversification. *Evolution*, v. 99, n.19: p. 12242-12245,
- Roach, D.A.; Wulff, R.D. (1987). Maternal effects in plants. *Annual Review Ecology Svstematic*, n.18: p. 209-35.
- Rocha-Filho, L.C.; Lomônaco, C. (2006). Variações fenotípicas em subpopulações de *Davilla elliptica* A. St.-Hil. (Dilleniaceae) e *Byrsonima intermedia* A. Juss. (Malpighiaceae) em uma área de transição cerrado-vereda. *Acta Botanica Brasílica*, n. 20: p. 719-725.

- Ruas, E.A.; Ruas, C.F.; Medri, P.S.; Medri, C.; Medri, M.E.; Bianchini, E.; Pimenta, J.A.; Rodrigues, L.A.; Ruas, P.M. (2011). Anatomy and genetic diversity of two populations of *Schinus terebinthifolius* (Anacardiaceae) from the Tibagi River basin in Paraná, Brazil. *Genetics and Molecular Research*, n. 10 (1): p. 526-536.
- Sambatti, J.; Rice, K.J. (2006). Local adaptation, patterns of selection, and flow gene in the californian serpentine sunflower (*Helianthus exilis*). *Evolution*. v. 60, n. 4: p. 696-710.
- Savolainen, O.; Pyhajarvi, T.; Knurr, T. (2007). Gene Flow and Local Adaptation in Trees. *Annual Review Ecology Evolution Systematic*. n. 38: p. 595-619.
- Schilling, E.B.; Lockaby, B. G. (2005). Microsite Influences on Productivity and Nutrient Circulation Within Two Southeastern Floodplain Forests *Soil Science Society American Journal*, n. 69: p. 1185-1195.
- Sigrist, M.R.; Sazima, M. (2004). Pollination and reproductive biology of twelve species of neotropical Malpighiaceae: Stigma morphology and its implications for the breeding systems. *Annals of Botany*, n. 94: p. 33-41.
- Silva, D.C.G.; Carvalho, M.C.C.G.; Ruas, P.M.; Ruas, C.F.; Medri, M.E. (2010). Evidence of ecotypic differentiation between populations of the tree species *Parapiptadenia rigida* due to flooding. *Genetics and Molecular Research*, n. 9 (2): p. 797-810.
- Silva, J. A.; Silva D. B.; Junqueira, N. T. V.; Andrade, L. R. M. *Frutas nativas dos cerrados*. Brasília, DF: Embrapa/Cpac, 1994.
- Silver, L.; Scatena, E.N. Johnson, A.H. Siccama, T.G. Sanchez, M.J. (1994). Nutrient availability in a montane wet tropical forest: Spatial patterns and methodological considerations. *Plant and Soil*, n. 164: p. 129-145.
- Slatkin, M.; Barton, N. H. (1989). A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. *Evolution*, v.43, n.7: p.1349-1368.
- Souza, A.M. (2006). Estrutura genética de populações naturais de *Calophyllum brasiliense* Camb. na bacia do alto Rio Grande. Lavras : UFLA., 154 p.
- Stella, J.C.; J.J. Battles. (2010). How do riparian woody seedlings survive seasonal drought? *Oecologia*, n. 164: p. 579-590.
- Stephen P.B.; Lonnie, W. A. (2003). Allometry and development in herbaceous plants: functional responses of meristems of meristem allocation to light and nutrient availability, *American Journal of Botany*, n. 90(3): p. 404-412.
- Sultan, S.E. (1996). Phenotypic plasticity for offspring traits in *Polygonum persicaria*, *Ecology*, n. 77(6): p. 791-1807,
- Sultan, S.E. (2003). Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution & Development*, v.5, n.1: p. 25-33,
- Tabachi, E.; Correl, D.L.; Hauer, R. Pinay, G. Planty-Tabachi, A. Wissmar, R.C. (1998). Development, maintenance and role of riparian vegetation in the river landscape. *Freshwater Biology*, n. 40: p. 497-516.

- Tang, Z.C. e Kozlowski, T.T. (1982). Some physiological and growth responses of *Betula papyrifera* seedlings to flooding. *Physiology plantarum*, n. 55: p. 415-420.
- Van Den Berg, E.; Santos, F.A.M. (2003). Aspectos da variação ambiental em uma floresta de galeria em Itutinga, MG, Brasil. *Ciência Florestal*, v. 3, n.2: p. 83-98.
- Veenendaal, E.M. et al. (1995). Differences in plant and soil water relations in and around a forest gap in West Africa during the dry season may influence seedling establishment and survival. *Journal of Ecology*, v. 83: p. 83-90.
- Vieira, F.A. (2005). Diversidade e estrutura genética de *Protium spruceanum* (Benth.) Engler em remanescentes e corredores de vegetação na região do Alto Rio Grande-MG. Lavras: UFLA, 100p.
- Vilas Boas, J.C. (2009). Fenologia e biologia reprodutiva de *Byrsonima intermedia* A. Juss. e *Byrsonima pachyphylla* Griseb (Malpighiaceae): Recursos-chave em remanescente de cerrado, Mato Grosso do Sul, Brasil. Dissertação de mestrado: UFMS, 43p.
- Wendy, K. G. and Victoria, L.S. (2001). Association between environmental and genetic heterogeneity in forest tree populations. *Ecology*, n. 82(7): p. 2012-2021.
- Westoby, M. Jurado, E. Leishman, M. (1992). Comparative evolutionary ecology of seed size, *Tree*, n. 7, n,11: p. 368-372.

Capítulo III

CAPÍTULO III - PLASTICIDADE MORFOANATÔMICA EM FOLHAS DE *BYRSONIMA* RICH. EX. KUNTH (MALPIGHIACEAE) EM RESPOSTA AOS DISTINTOS MICROAMBIENTES RIPÁRIOS

Allan de Freitas Magalhães^{a,*}, Dulcinéia de Carvalho^b; Jessé Marques da Silva Júnior^b

^aInstituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), CP486, Belo Horizonte - MG, Brasil,

^bDepartamento de Ciências Florestais, Universidade Federal de Lavras (UFLA), CP3037, Lavras - MG, Brasil

*Correspondência do autor. Tel:+055353829-1431; Fax:+055353829-1411.

E-mail de endereço: allanfmbh@yahoo.com.br.

RESUMO

O presente estudo comparou características morfoanatômicas em subpopulação de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth com o objetivo de elucidar a coexistência desse gênero em microambientes distintos de ecossistemas ripários. As espécies estudadas ocorrem em duas Unidades de Conservação, sendo a *Byrsonima verbascifolia* L. DC. no Parque Estadual do Rio Doce - PERD e *Byrsonima intermedia* A. Juss. na Estação Ambiental de Peti - PETI. Em cada local dois microambientes foram caracterizados e definidos em função da luminosidade e do nível d'água que adentra a vegetação. As análises anatômicas das folhas consistiram na realização de secções transversais e paradérmicas com auxílio de micrótomo manual. De acordo com os estudos anatômicos realizados em folhas de *B. intermedia* e *B. verbascifolia*, seus indivíduos apresentaram plasticidade morfoanatômicas em resposta aos microambientes ripários. Os resultados mostraram que para ambas as espécies, as maiores espessuras de parênquima paliçádico foram encontradas na subpopulação mais distante do corpo d'água. Quanto ao parênquima lacunoso, ambas as espécies mostraram que a espessura não apresentou diferença significativa entre as subpopulações. O comprimento e diâmetro de estômato foram significativamente distintos para *B. intermedia* e parcialmente para *B. verbascifolia*. O número de estômato encontrado variou conforme a luminosidade dos microambientes. Quanto a esclerofilia foliar, *B. intermedia* apresentou diferença significativa no comprimento da folha enquanto *B. verbascifolia* apresenta variação no diâmetro foliar. A cutícula variou conforme o microambiente ripário. As folhas de *B. intermedia* e *B. verbascifolia* apresentaram epiderme unisseriada com maior espessura na superfície adaxial. A espessura do limbo foliar foi significativamente distinta entre as subpopulações de *B. intermedia* e não variou para *B. verbascifolia*.

PALAVRA-CHAVE: espécie arbórea; subpopulação natural, esclerofilia foliar, parênquima, funcionalidade estomática

ABSTRACT

The present paper compared morphoanatomical characteristics in subpopulations of *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth in order to justify the coexistence of gender on distincts riparian microhabitats. The studied species are distributed in two conservation units, being the *Byrsonima verbascifolia* L. DC. State Park of Rio Doce - PERD and *Byrsonima intermedia* A. Juss. on Station Environmental Peti - PETI. In each site two microhabitats were characterized and defined in function of luminosity, understory and flooding. The anatomical analysis of leaves consisted of cross and paradermic sections with manual microtome. According to the anatomical studies developed with leaves of *B. intermedia* and *B. verbascifolia*, their subpopulations exhibited morphoanatomical plasticity in response to different riparian microhabitats. The results show that for both species studied, the greater thicknesses of palisade parenchyma were found in the subpopulation from MME. As the spongy parenchyma, both studied species did not show significant differences of thickness among subpopulations. The length and width of stomata were significantly different for *B. intermedia* and partly for *B. verbascifolia*. The number of stomata found varied in function of luminosity of microhabitats. About stomatal frequency, the number of stomata found varied with the brightness of the microhabitats. As for sclerophylly leaf, *B. intermedia* showed significant differences on leaf length while *B. verbascifolia* showed variation in leaf width. The cuticle varied according to riparian microhabitats. The leaves of *B. intermedia* and *B. verbascifolia* showed uniseriate epidermis, thicker on adaxial surface. The leaf thickness was significantly different for *B. intermedia* and not for *B. verbascifolia*.

KEYWORDS: tree species; plants subpopulation, sclerophylly leaf, parenchyma, stomatal functionality

1. Introdução

As florestas tropicais são constituídas de comunidades vegetais distribuídas em função da sua heterogeneidade ambiental (Bazzaz, 2001; Naiman e Décamps, 2005). O estabelecimento das plantas nestes locais ocorre por meio de processos microevolutivos que são desenvolvidos ao longo do tempo (Linhart e Grant, 1996). Dependendo da espécie, indivíduos de mesma população podem desenvolver características morfofisiológicas distintas e capazes de se estabelecerem em diversificados ambientes, como exemplo, as margens de áreas ripárias (Naiman e Décamps, 1997). Esta capacidade, denominada plasticidade fenotípica, permite que mudanças nos seus órgãos reprodutivos e vegetativos compensem os efeitos deletérios do ambiente os quais estão submetidos (Donohue, 2003; Sultan, 2003).

As áreas ripárias são constituídas de zonas microclimáticas, também denominadas microambientes ou microhabitats (Naiman, 2005; Naiman e Décamps, 1997), que estão efetivamente associadas à luminosidade (intensos estágios sucessionais de plantas e dinâmica de clareiras) (Bonser e Arssen, 2003; Sultan, 1996), aos ciclos de inundação e secagem do solo (Mitton et al., 1998) e à alteração edáfica (deposição sazonal de sedimentos) (Schilling e Lockaby, 2005; Naiman et al., 2005; Tabachi et al., 1998). Geralmente a escala espacial dos microambientes varia com a declividade, podendo ser em poucos centímetros a quilômetros (Linhart e Grant, 1996; Savolainen et al., 2007). Em estudos com populações de espécies arbóreas estabelecidas em diferentes microambientes têm se observado que há uma resposta morfofisiológica distinta comparada à população adjacente (Heathcote et al., 1986), o que pode ser atribuído também ao maior fluxo gênico entre os indivíduos (Mitton et al., 1998; Rocha Filho e Lomônaco, 2006), em virtude da presença de polinizadores e dispersores adaptados ao local (Alcantra e Rey, 2003; Edward, 2005).

Estudos comparativos de caracteres morfoanatômicos são ferramentas importantes de investigação da plasticidade fenotípica presentes em várias espécies arbóreas. Esta plasticidade se refere ao produto final dos mecanismos de regulação fisiológica e, as folhas, além de ser os principais órgãos expostos às condições ambientais, são mais vulneráveis às alterações do ambiente. As mudanças em suas estruturas têm sido foco de interpretação à adaptação aos específicos microhabitats de áreas ripárias (Lobo e Joly, 2001; Rossato e Kolb, 2010; Muraoka et al., 2002). Assim, o conhecimento sobre o comportamento de espécies vegetais sensíveis aos efeitos ambientais destas áreas pode agregar informação dos mecanismos de dispersão e adaptação, ou até mesmo estabelecer relações dos grupos ecológicos e/ou funcionais dessas espécies.

O gênero *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. (Malpighiaceae) possui uma ampla distribuição nos ecossistemas de florestas tropicais, com diversas espécies ocorrendo na Mata Atlântica e em distintas fitofisionomias do Cerrado (Mamede, 2010). Alguns estudos têm revelado o potencial de utilização do gênero em programas de recomposição de áreas degradadas, devido a características peculiares de reprodução e ecofisiologia (Durigam et al., 2011). Outros estudos com espécies desse gênero abordam a associação de características morfológicas às condições de estresse abiótico (fogo) em ecossistemas savânicos (Higgins, 2007). As espécies apresentam estrutura morfoanatômica foliar com características de convergência (cutículas espessas, parênquima espesso, espaços intercelulares) associadas à regulação da perda de água e de energia fotossintética (Higuchi, 2007). No entanto, pouco se conhece sobre os mecanismos de respostas morfoanatômicas de espécies vegetais que se distribuem em microambientes distintos de áreas ripárias. Em

escala local, os indivíduos arbóreos de uma mesma população podem ser submetidos às extremas condições heterogêneas de solo, regime hídrico e lumínico que interferem no comportamento da planta. Desta maneira, a resposta morfoanatômica pode ser um parâmetro para explicar também o potencial plástico de espécies vegetais se estabelecerem nestes microambientes. Neste contexto, o presente trabalho visou um estudo comparativo de características morfoanatômicas de subpopulação de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth a fim de elucidar a coexistência do gênero nos microambientes distintos de ecossistemas ripários. As seguintes hipóteses foram testadas: (1) Folhas de indivíduos arbóreos distribuídos no microambiente MMA apresentam características morfoanatômicas distintas de indivíduos localizados no MME em função da variação da luminosidade do sub-bosque e da disponibilidade hídrica do solo. (2) O coeficiente de variação dos caracteres morfoanatômicos do parênquima em folhas de subpopulações mais próximo do corpo d'água é maior comparado a subpopulação adjacente, devido a sua maior variabilidade microclimática.

2. Material e Métodos

2.1. Caracterização da área

Os indivíduos de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. estão distribuídos em dois locais na Bacia Hidrográfica do Rio Doce, Estado de Minas Gerais. A Bacia do Rio Doce encontra-se totalmente inserida na faixa do Clima Tropical Úmido, normalmente a estação chuvosa se inicia em novembro e se prolonga até maio com uma distribuição heterogênea no seu interior, com totais anuais superiores a 700 mm. Na área estudada a precipitação está em torno de 900 e 1500 mm. O período seco mais pronunciado ocorre nos meses de julho a setembro (ANA, 2001). A bacia apresenta temperaturas médias anuais elevadas durante boa parte do ano e, mesmo nos meses mais frios, as temperaturas médias são superiores a 18°C. A umidade do ar é elevada e a amplitude térmica diária é maior do que a anual, podendo variar de 10 a 15°C. O regime fluvial é perene e, de modo geral, acompanha a pluviosidade da bacia sendo marcado por dois períodos: um de cheia, com os níveis máximos ocorrendo nos meses de dezembro, janeiro e março; e um de vazante, a partir de abril, atingindo mínimas extremas nos meses de agosto e setembro.

2.2. Caracterização dos microambientes

As espécies de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. estudadas estão distribuídas em duas áreas ripárias situadas no Parque Estadual do Rio Doce - PERD (-19°47'05,0" lat.-42°35'32,5" long.) e na Estação Ambiental de Peti - PETI (-19°53'34,1" lat.-43°21'52,6" long.), ambas Unidades de Conservação (Fig. 1).

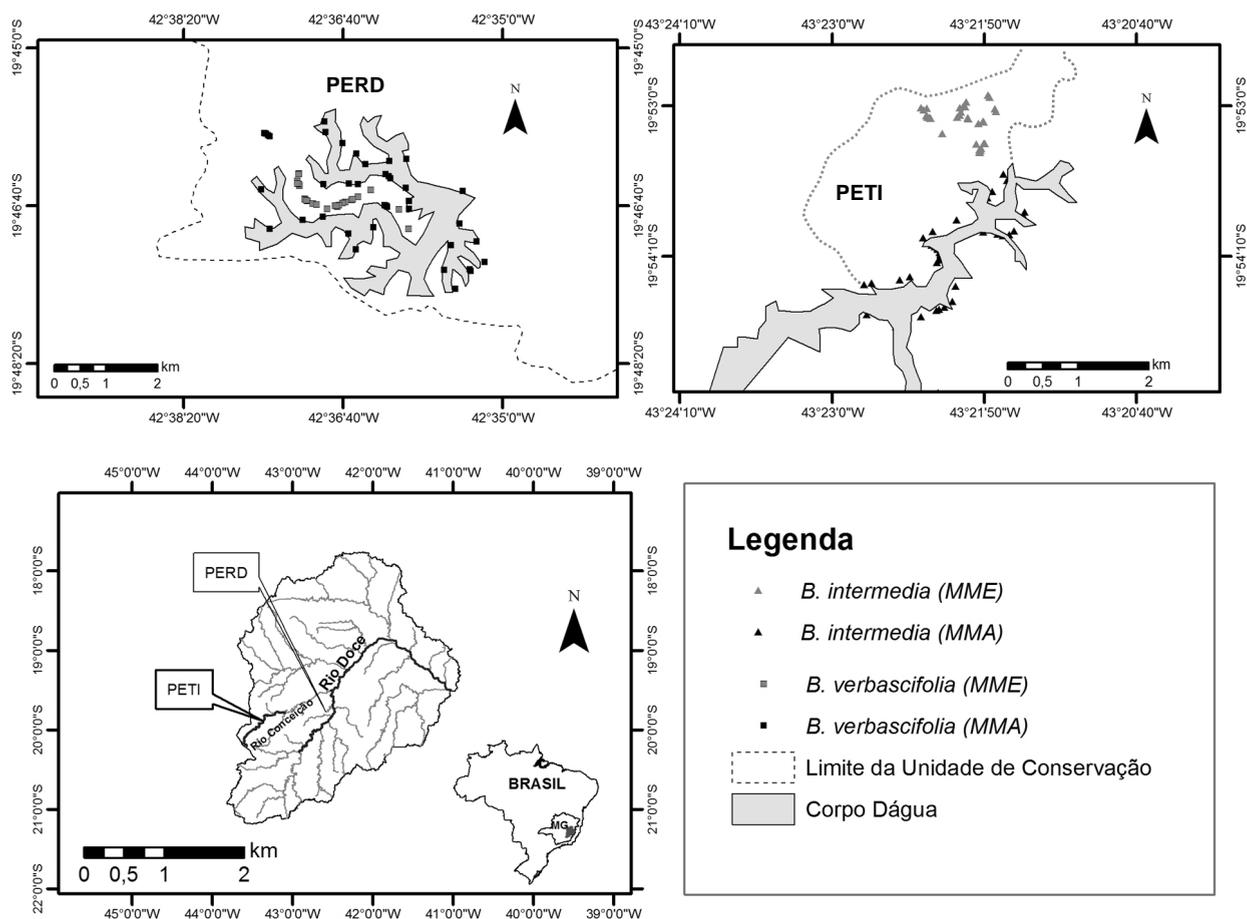


Fig. 1. Localização das Unidades de Conservação (PERD e PETI) com a distribuição dos indivíduos de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. nos microambientes próximo (MMA) e distantes do corpo d'água (MME) na Bacia do Rio Doce, MG.

Em cada local dois microambientes foram definidos em função da faixa onde a luminosidade e o nível d'água adentra a vegetação (0-4m), sendo este último em um período de três anos consecutivos (Mallik et al., 2001). Assim, no microambiente margem da vegetação ripária (MMA) os indivíduos arbóreos estão expostos aos ciclos de inundação e de seca do solo e, da alternância na deposição de sedimentos alóctones. No microambiente meio (MME) os indivíduos ocorrem onde não há exposição do solo ao regime de inundação e as suas copas estão submetidas à luz indireta do dossel superior. As árvores foram localizadas por caminhamento e georreferenciadas (GPS Garmin), respeitando uma distância mínima de 100 m entre elas. Isto permitiu uma condição para diminuição do número de indivíduos oriundas de pais comuns, o que diminui a variabilidade genética dos indivíduos (Brune, 1981). Os dados referentes ao registro histórico dos últimos três anos de variação limnética do nível de água dos lagos revelam que no PETI o regime de inundação das árvores ocorrem nos meses de março à agosto, enquanto no PERD a água permanece durante quatro meses (outubro à março). No PETI, ocorre uma diferença significativa de umidade do solo durante a estação seca e, e no PERD durante a estação úmida. Estimativas das medidas de radiação solar sobre a copa dos indivíduos arbóreos com Datalogger LI1400 acoplado a um sensor de luz modelo LI190SB, mostraram que a incidência de luz no MMA do PETI é maior comparado ao MME. A menor incidência de luz nos indivíduos arbóreos do MME ocorre em função da superior altura do dossel da comunidade vegetal. No

PERD, os microambientes não apresentam diferença significativa na incidência de luz, mas uma pequena diferença e, em maior intensidade, foi encontrada nos indivíduos mais distantes do corpo d'água, em função do efeito de clareiras.

2.3. Caracterização das espécies estudadas

O gênero *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. é constituído de espécies predominantemente de fecundação cruzada com ampla distribuição na América Central e do sul, no Brasil são muitas e variadas espécies, sendo, em sua maioria de porte arbustivo ou arbóreo. O gênero não é exclusivo de floresta, sendo, encontrado nas regiões serranas do sudeste brasileiro, nos cerrados do Mato Grosso e Goiás e no litoral do norte e do nordeste do país (Anderson, 1977). Suas características ecológicas são importantes para utilização em áreas ripárias, pois suas flores coloridas possuem glândulas de óleo na base, atraindo diversas espécies de fauna, em especial a entomofauna (Sigrist e Sazima, 2004). A espécie *Byrsonima intermedia* A. Juss., é encontrada frequentemente no cerrado *Sensu strictu* (Rocha-Filho e Lomônaco, 2006) e florestas úmidas do Brasil. A ocorrência da espécie se restringe especificamente a áreas úmidas e campos rupestres (SMA, 2011). Sua biologia reprodutiva inclui trabalhos que enfocam o comportamento e ação das abelhas na polinização (Mamede, 2010; Vilas-Boas, 2009; Oliveira et al, 2007). A ocorrência de *Byrsonima verbascifolia* (L.) DC. se restringe também às savanas abertas da América do Sul desde Colômbia até sul do Brasil (Mamede, 2010). As espécies estudadas são de fecundação cruzada e floresce entre os meses de setembro a novembro e, esporadicamente em outras épocas (Almeida et al., 1998). Cada indivíduo produz 100 a 500 frutos por ano (Silva et al., 1994). A densidade de ocorrência varia conforme fitofisionomia e região (Almeida et al., 1998).

2.4. Estruturas anatômicas e esclerofilia

Quatro ramos foram retirados na parte inferior e superior da copa da árvore. As folhas foram coletadas entre o 3^o e 4^o estágio foliar do ramo, sendo no total cinco folhas em cada indivíduo. Os materiais foliares amostrados foram fixados em solução de formaldeído, ácido acético e etanol 70% (FAA 70) por 48 horas e, em seguida preservadas em álcool 70% (Johansen, 1940). As análises anatômicas das folhas foram realizadas no Laboratório de Anatomia da Madeira da Universidade Federal de Lavras-MG e consistiram na realização de secções transversais e paradérmicas com auxílio de micrótomo manual. As secções foram clarificadas em hipoclorito de sódio a 50%, por 20 minutos submetidas à coloração em safranina (secções paradérmicas) e safrablau (solução de safranina e azul de astra 7,5:2,5) para obtenção das secções transversais e montadas em lâminas com glicerina 50% (Kraus e Arduin 1997).

Foi utilizado microscópio óptico Olympus U-TVOSXC-3 acoplado a uma câmera digital PL-A662, para fotografar as secções. Estas foram utilizadas para as medições dos parâmetros anatômicos, utilizando o programa de análise de imagem (Imagetool[®]), calibrado com régua microscópica e fotografadas.

Os parâmetros anatômicos mensurados em secções transversais foram a) na região do limbo - cutícula da superfície adaxial (Cad) e abaxial (Cab); espessura da epiderme da superfície adaxial (Ead) e superfície abaxial (Eab); espessura da camada de células do parênquima paliçádico (P) e esponjoso (L) e

espessura do limbo (M); b) na região da nervura central - diâmetro das células do metaxilema (DMX) e do protoxilema (DPX); espessura da camada células do floema (F).

Os parâmetros anatômicos mensurados em secções paradémicas foram: Índice de estômatos calculado pela fórmula $IE = ((N \text{ estômato} / N \text{ células ordinárias}) * 100)$ de acordo com Cutter (1986), Densidade e funcionabilidade estomática calculada pela fórmula $F\% = (\text{diâmetro polar} / \text{diâmetro equatorial})$ (Castro, 2009).

2.5. Análises de dados

As análises estatísticas foram realizadas conforme a necessidade de interação das informações obtidas sobre a heterogeneidade ambiental dos microambientes e os caracteres morfoanatômicos das estruturas foliares. Para os estudos das características ambientais foram realizadas análises comparativas mediante teste F entre os respectivos microambientes ripários. As estruturas anatômicas foram comparadas por análise pareada (teste t) entre as subpopulações. Curvas de correlação foram plotadas a fim de se comparar as estruturas anatômicas nos microambientes ripários.

3. Resultados

Folhas de *B. intermedia* e *B. verbascifolia* apresentaram estrutura anatômica muito similar (Fig. 2 e 3). A cutícula é espessa em ambas as faces foliares. Sendo as maiores espessura apresentadas na subpopulação MMA, com 0,38 μm para *B. intermedia* e 0,33 μm para *B. verbascifolia*. Diferença significativa entre os microambientes foi encontrada para este tecido apenas para *B. verbascifolia*.

Em ambas as espécies, a epiderme superior é mais espessa do que a epiderme inferior. A epiderme da superfície abaxial e adaxial apresentou formato regular e respostas distintas em função dos microambientes (Tabela 1). A maior espessura foi encontrada em *B. intermedia*, em ambas as faces foliares, na subpopulação MME. Na superfície adaxial, a média foi de 9,90 μm e abaxial 3,10 μm . *B. verbascifolia* apresentou maior espessura de epiderme nas subpopulações MMA, com média superior de 4,70 μm na superfície adaxial e 2,70 μm na superfície abaxial (Tabela 1).

Em geral as espécies apresentam parênquima paliçádico unisseriado e bem desenvolvido. O parênquima paliçádico apresentou maior variabilidade dimensional em função dos microambientes quando comparado ao parênquima esponjoso, sendo que, foi encontrada diferença significativa apenas em *B. intermedia* ($p < 0,01$). Os valores superiores variaram em média 19,20 μm no MMA e os valores inferiores foram 17,20 μm no MME. Para *B. verbascifolia*, valores superiores também foram encontrados no MMA com 14,40 μm . O parênquima esponjoso é formado por células em arranjo frouxo e distribuição irregular, com amplos espaços intercelulares.

Tricomas tectores simples pluricelulares estão presentes apenas na superfície abaxial das folhas de *B. intermedia* (Fig. 2). Esta característica também está presente na superfície abaxial de *B. verbascifolia*, porém com menor expressão (Fig. 3).

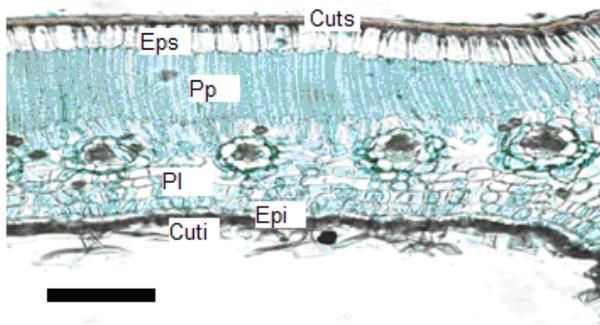


Fig. 2. Secção transversal em folhas de *B. intermedia* A. Juss. Cuts.=Cutícula superior; Eps. = Epiderme superior; Pp.= Parênquima paliçádico; Pl. = Parênquima lacunoso; Epi. = Epiderme inferior; Cuti.= cutícula inferior. Barra = 30µm

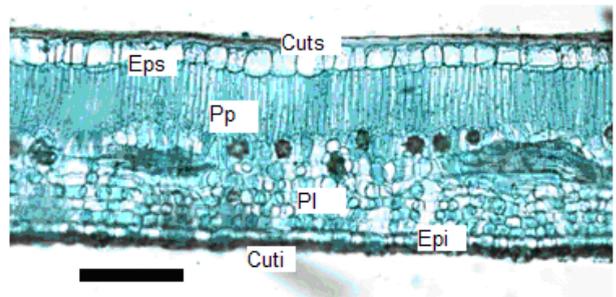


Fig. 3. Secção transversal em folhas de *B. verbascifolia* A. DC. Cuts=Cutícula superior; Eps=Epiderme superior; Pp=Parênquima paliçádico; Pl=Parênquima lacunoso; Epi=Epiderme inferior; Cuti=cutícula inferior. Barra = 30µm



Fig. 4. Secção paradérmica em folhas de *B. intermedia* A. Juss. Barra = 10µm

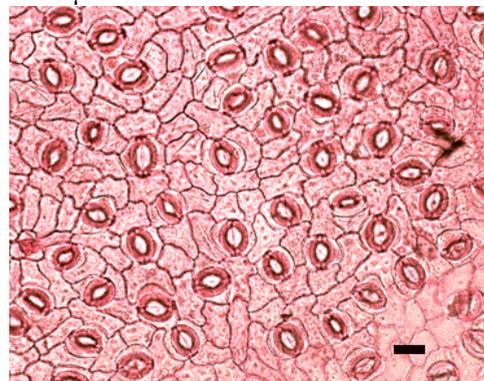


Fig. 5. Secção paradérmica em folhas de *B. verbascifolia* L. DC. Barra = 10µm

As folhas das espécies estudadas são hipostomáticas com estômatos anomocíticos (Fig. 4 e 5). Os estômatos localizam-se no mesmo nível das demais células epidérmicas; enquanto que as células subsidiárias são bem menores do que as demais células. Medidas estomáticas, tais como, diâmetro polar, mostraram que a espécie *B. intermedia* apresenta diferenças significativas, sendo os maiores valores encontrados no MMA (12,20µm). O diâmetro equatorial estomático foi significativo entre os microambientes para as duas espécies. Os maiores valores foram observados no MME (9,10µm; $p = 0,01$) para *B. intermedia* e no MMA (8,60µm; $p = 0,05$) para *B. verbascifolia*. A densidade estomática não apresentou um padrão de variação entre os microambientes e suas diferenças não foram significativas. Os valores médios para *B. intermedia* foram de 432,4 - 440,1 estômatos.mm⁻² e para *B. verbascifolia* foram de 397,0 - 415,9 estômatos.mm⁻². Quanto ao número de células, houve diferenças significativas para as duas espécies, sendo os maiores valores encontrados no MME (*B. intermedia*, $p < 0,01$; *B. verbascifolia*, $p < 0,01$).

Medidas realizadas no eixo central do limbo mostraram diferenças significativas entre as subpopulações para o diâmetro das células do protoxilema em *B. intermedia* ($p < 0,01$) e diâmetro das células do floema em *B. verbascifolia* ($p < 0,01$). Os maiores valores foram observados no MME com diâmetro médio de 1,70µm no protoxilema e 7,80µm nas células do floema. Para o diâmetro das células do

metaxilema não foram encontradas diferenças significativas entre os microambientes para ambas as espécies (*B. intermedia*, $p=0,83$; *B. verbascifolia*, $p=0,637$) (Tabela 1).

Tabela 1. Variabilidade das estruturas anatômica foliar de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. nos respectivos microambientes ripários: Cut. – Cutícula superior; Eps. – Epiderme superior; Epi. – Epiderme inferior; Pp. – Parênquima paliçádico; Pl. – Parênquima lacunoso; Dpe. – Diâmetro polar estomático; Dee. Diâmetro equatorial estomático; Dcel. – Densidade de células; Dest. Densidade estomática; Dmet. – Diâmetro das células do metaxilema; Dprt. – Diâmetro das células do protoxilema; Efl.- Diâmetro das células do floema; Efol. - Espessura foliar; Cfol. – Comprimento foliar; Dfol. - Diâmetro foliar.

Parâmetros anatômicos	Subpopulação				P-value (Teste t)		
	<i>B. intermedia</i>		<i>B. verbascifolia</i>		B.int.	B.verb.	
		Subp. MMA	Subp. MME	Subpop. MMA	Subp. MME		
Cut.	μm	$3,80 \pm 1,60$	$3,60 \pm 1,20$	$3,30 \pm 0,90$	$2,80 \pm 0,60$	0,213	<0,01
Eps.	μm	$8,70 \pm 2,70$	$9,90 \pm 2,00$	$4,80 \pm 1,50$	$4,70 \pm 1,20$	<0,01	0,634
Epi.	μm	$3,00 \pm 0,90$	$3,10 \pm 0,80$	$2,70 \pm 0,70$	$2,40 \pm 0,50$	0,326	<0,05
Pp.	μm	$17,20 \pm 4,30$	$19,20 \pm 3,60$	$13,80 \pm 2,50$	$14,40 \pm 2,60$	<0,01	0,081
Pl.	μm	$23,40 \pm 4,20$	$24,00 \pm 5,10$	$23,50 \pm 6,30$	$23,20 \pm 6,40$	0,456	0,752
Dpe.	μm	$12,20 \pm 1,30$	$11,90 \pm 1,00$	$11,80 \pm 0,80$	$11,80 \pm 1,00$	<0,05	0,932
Dee.	μm	$8,70 \pm 1,00$	$9,10 \pm 0,80$	$8,60 \pm 0,80$	$8,40 \pm 0,80$	<0,01	<0,05
Dcel.	n.cel. mm^{-2}	$3554,1 \pm 558,0$	$3907,6 \pm 559,9$	$3084,7 \pm 380,4$	$3331,9 \pm 370,1$	<0,01	<0,01
Dest.	n.estom. mm^{-1}	$440,1 \pm 120,5$	$432,4 \pm 107,7$	$397,0 \pm 101,2$	$415,9 \pm 103,3$	0,478	0,155
Dmet.	μm	$3,00 \pm 0,25$	$2,90 \pm 0,19$	$2,90 \pm 0,25$	$3,00 \pm 0,19$	0,83	0,637
Dprt	μm	$1,4^\circ \pm 0,31$	$1,70 \pm 0,25$	$1,70 \pm 0,19$	$1,50 \pm 0,25$	<0,01	0,527
Efl.	μm	$9,60 \pm 2,70$	$9,80 \pm 2,50$	$4,60 \pm 1,20$	$7,80 \pm 0,49$	0,691	<0,01
Efol.	μm	$56,10 \pm 7,40$	$59,8 \pm 7,10$	$48,00 \pm 8,10$	$47,50 \pm 8,10$	<0,01	0,687
Cfol.	cm	$9,23 \pm 1,88$	$8,38 \pm 1,28$	$15,76 \pm 2,29$	$16,32 \pm 3,19$	<0,05	0,393
Dfol.	cm	$3,37 \pm 0,47$	$3,24 \pm 0,53$	$5,73 \pm 0,87$	$6,26 \pm 1,13$	0,285	<0,05

A espessura do limbo foliar de *B. intermedia* é maior do que *B. verbascifolia* (Tabela 1). Diferenças significativas foram encontradas somente entre as subpopulações de *B. intermedia* (subp. MMA=56.10 μm ; subp. MME=59,80 μm ; $p<0,01$). *B. verbascifolia* não apresentou diferenças significativas entre as subpopulações ($p\text{value}=0,687$). O comprimento do limbo foliar em *B. intermedia* foi significativamente diferente entre as subpopulações (Tab. 1). Os maiores valores foram obtidos na subp. MMA (9,23cm) comparado à subp. MME (8,38cm). *B. verbascifolia* apresentou diferenças significativas nos valores de diâmetro foliar (Subp. MMA=5,73cm; Subp. MME=6,26; $p=0,05$).

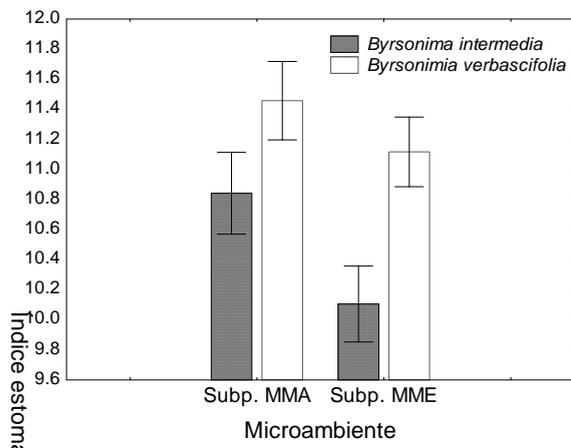


Fig. 6. Índice estomático de *B. intermedia* $F(1,238)=3,93$ $p=0,04$ e *B. verbascifolia* $F(1,238)=0,95$, $p=0,33$ entre os respectivos microambientes

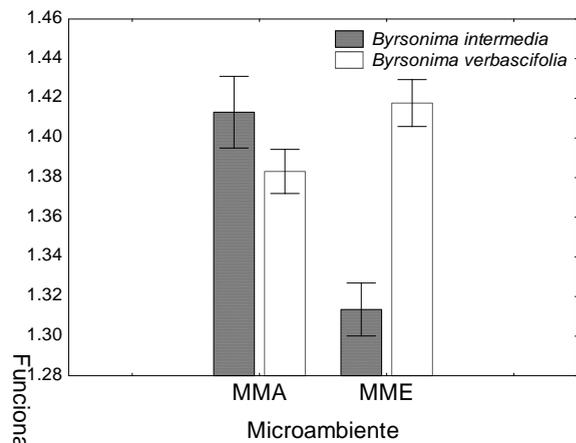


Fig. 7. Funcionalidade estomática de *B. intermedia* $F(1,238)=19,59$, $p<0,05$ e *B. verbascifolia* $F(1,238)=4,50$, $p<0,05$ entre os respectivos microambientes

Avaliando o índice estomático observou-se diferença significativa, entre as subpopulações, somente para *B. intermedia* ($p = 0,04$) (Fig. 6). Para as duas espécies, valores mais baixos de índice estomático foram encontrados para os indivíduos no microambiente MME (*B. intermedia*=10,18%; *B. verbascifolia*=11,10%). Quanto à funcionalidade estomática, valores encontrados para as espécies estudadas não apresentaram a mesma resposta (Fig. 7). Para *B. intermedia* os maiores valores foram encontrados no MMA com 1,41 enquanto que *B. verbascifolia* foi encontrado 1,42 no MME.

4. Discussão

De acordo com os estudos anatômicos realizados em folhas de *B. intermedia* e *B. verbascifolia*, suas subpopulações apresentam plasticidade morfoanatômicas em resposta aos microambientes ripários distintos, e isto poderá refletir significativamente na atividade metabólica da planta (Boardman 1977). Estas diferenças anatômicas encontradas podem ser causadas pelas propriedades do solo, como nutrientes e umidade (Rossato e Kolb, 2006). Isto possivelmente pode acarretar adaptações fisiológicas em diferentes níveis (Dias et al. 2007).

Diferenças no parênquima paliçádico foram encontradas para as subpopulações de microambientes ripários (Tabela 1). Os resultados mostram que para ambas as espécies estudadas, as maiores espessuras de parênquima foram encontrada na subpopulação mais distante do corpo d'água, mostrando que provavelmente os fatores de luminosidade e de propriedades químicas do solo influenciaram na espessura deste tecido. No microambiente mais distantes do corpo d'água os nutrientes estão mais disponíveis na solução do solo e, conseqüentemente para as raízes. Justo et al. (2005) avaliando a plasticidade anatômica de *Xilopia brasiliensis* Mart. observaram que o parênquima paliçádico foi o tecido de maior plasticidade em resposta à estação climática, ao tamanho da árvore e ao ambiente de origem. Observaram também que as folhas com parênquima paliçádico mais espesso apresentaram alto coeficiente de extinção de luz (Justo et al., 2005), portanto, espera-se que tais folhas tenham maiores taxa fotossintética (Bolhar-Nordenkampf e Draxler, 1993).

Quanto ao parênquima esponjoso, estudos com as espécies mostraram que sua espessura não apresentou diferenças significativas entre as subpopulações. Mantuano et al. (2006), em estudo com populações de *Erythroxylum* em diferentes tipos de restinga também não observaram diferenças significativas entre microhabitats. Em geral, em ambientes de maior disponibilidade de água *B. verbascifolia* apresentou parênquima esponjoso mais espesso, o que se sugere um mecanismo da planta para aumentar a concentração de gases no mesofilo e conseqüentemente promover um aumento da sua taxa fotossintética (Pearce et al. 2006).

O comprimento e diâmetro de estômato foram significativamente distintos para *B. intermedia* e parcialmente para *B. verbascifolia*. Isto indica maior plasticidade da espécie *B. intermedia* comparada à *B. verbascifolia*. O diâmetro polar pode estar associado a economia de água que os indivíduos arbóreos apresentam conforme o ambiente em que ocorrem (Justo et al., 2005). Em geral, folhas com estômatos menores apresentam maior eficiência de uso da água e a diferença no diâmetro da abertura estomática representa maior controle sobre a difusão de água do que sobre a difusão de CO₂ (Abrams et al. 1994). O

diâmetro polar de estômatos pode apresentar também sensibilidade à luz e apresentar baixa plasticidade em estudos desta característica com espécies pioneiras e tardias (Abrams e Mostoller 1995).

Os maiores diâmetro equatorial do estômato para *B. intermedia* foram encontrados no MMA. Enquanto para *B. verbascifolia* não houve variação entre os microambientes. Portanto, a variação de resposta do diâmetro equatorial dos estômatos indica que essa característica talvez seja mais flexível do que o diâmetro polar, devido à variação da turgidez celular, a qual é determinante para os movimentos de abertura e fechamento estomático (Taiz e Zeiger 1998).

Sobre a frequência estomática, o número de estômatos encontrado variou conforme a luminosidade dos microambientes, ou seja, nas áreas de maior luminosidade a frequência estomática foi maior (Rossato e Kolb, 2010). Esta característica favorece a eficiência nas trocas gasosas, pois está associada à condutância estomática e consequentemente com as taxas fotossintéticas (Galmes et al. 2007).

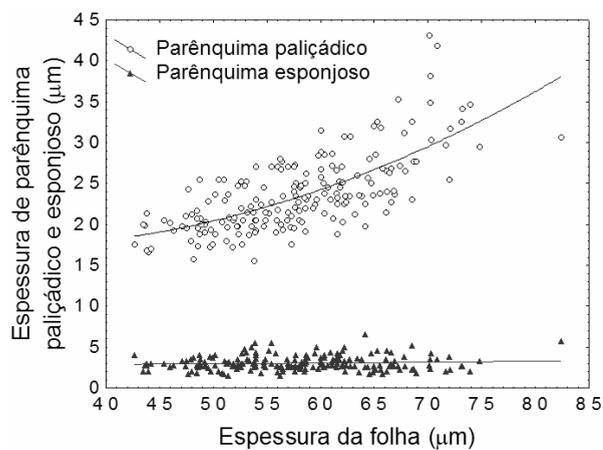


Fig 8. Correlação entre a espessura do limbo foliar e a espessura de parênquima paliçádico ($Y=2,3151-0,4181x+0,0727x^2$; $R^2=0,32$) e esponjoso ($Y=0,281-0,002x+0,001x^2$; $R^2=0,49$) em *B. intermedia*

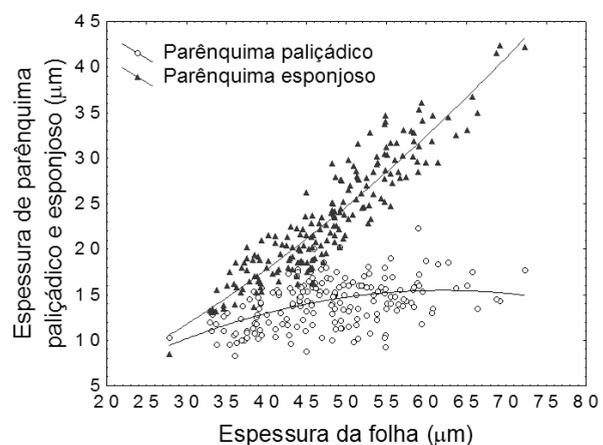


Fig. 9. Correlação entre a espessura do limbo foliar e a espessura de parênquima paliçádico ($Y=-0,4449+0,6418x-0,0517x^2$; $R^2=0,17$) e esponjoso ($Y=-0,1203+0,3032x+0,0429x^2$; $R^2=0,85$) em *B. verbascifolia*

Quanto à esclerofilia foliar, *B. intermedia* apresenta comportamento ecológico diferente de *B. verbascifolia*. Quanto maior a espessura foliar encontrada em *B. intermedia* maior foi a espessura do parênquima paliçádico (Fig. 8), enquanto que em *B. verbascifolia* este aumento é expressamente marcante na espessura do parênquima esponjoso (Fig. 9). Comportamentos similares foram encontrados em espécies vegetais do Mediterrâneo (Gratani et al. 2006). Outro comportamento observado para ambas as espécies foi o grau de variabilidade neste parâmetro anatômico em função da ocorrência das subpopulações nos microambientes. Nas subpopulações do MMA, *B. intermedia* apresentou maior coeficiente de variação na espessura de parênquima paliçádico (MMA CV= 24,98%; MME CV=18,53%) (Fig. 10) e *B. verbascifolia* obteve maior coeficiente de variação no parênquima lacunoso (MMA CV=18,34%; MME CV=18,12%) (Fig. 11). Isto possivelmente pode estar associado à maior heterogeneidade ambiental deste microambiente, tais como, luminosidade e água do solo (Larcher, 2003), comparado ao MME. Estudos com *Elaeagnus angustifolia* (Russian Olive) mostrou uma marcante relação destes tecidos com a luminosidade (Klich 2000).

A característica da cutícula variou conforme as condições ambientais submetidas, sendo encontradas as maiores espessuras deste tecido em ambientes de maior luminosidade. Isto mostra provavelmente a sensibilidade da cutícula à luminosidade em ambientes naturais. Esta característica auxilia a espécie a colonizar e se estabelecer em diferentes ambientes (Fahn e Cutler, 1992). A temperatura deve também ser um estímulo responsável na alteração da sua espessura (Rossato e Kolb, 2010). Em ambientes de maior intensidade de luz a cutícula atua como protetor que impede o aumento da temperatura no mesofilo e evita o comprometimento do metabolismo dos órgãos (Fahn e Cutler, 1992).

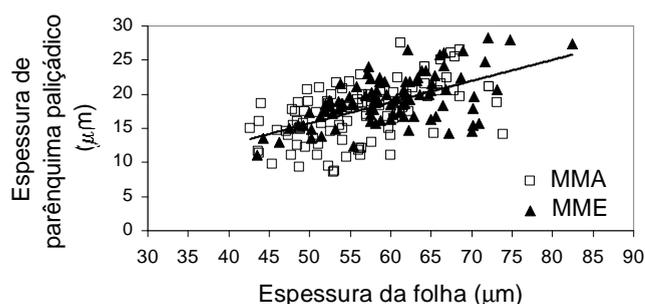


Fig. 10. Correlação da espessura do limbo foliar e a espessura de parênquima paliçádico de *B. intermedia* ($Y=0,3107x + 0,1907$; $R^2=0,32$) nos microambientes

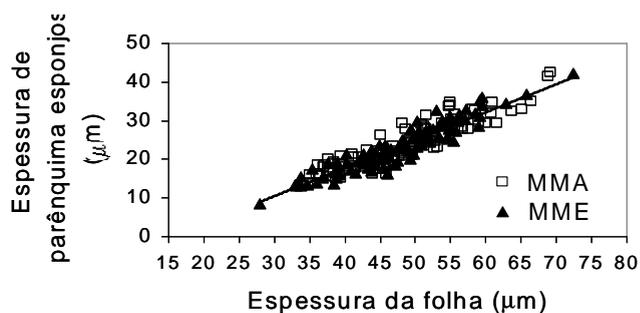


Fig. 11. Correlação da espessura do limbo foliar e a espessura de parênquima lacunoso de *B. verbascifolia* ($Y=0,7244x - 11,256$; $R^2=0,85$) nos microambientes

As folhas de *B. intermedia* e *B. verbascifolia* apresentaram epiderme uniseriada com maior espessura na superfície adaxial. Esta característica foi marcante na espécie *B. intermedia*, o que possivelmente garante a sua coexistência em ambientes de maior luminosidade comparada aos ambientes de ocorrência de *B. verbascifolia*. Rossato e Kolb (2010) observaram que *Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera. Sinon. no Cerrado apresenta uma terceira camada de epiderme na superfície adaxial foliar com significativa associação à luminosidade. Outros autores encontraram uma associação da espessura de epiderme com a fertilidade do solo (Feller, 1996).

O índice estomático mais baixo para as subpopulações estudadas pode ser atribuído a uma diferença de demanda evaporativa entre os dois microambientes, pois o MME não apresentou o efeito de borda caracterizado por alta densidade de plantas, possivelmente resultando em um microclima mais seco, como confirmado por Justo et al., (2005). Segundo Cutter (1986), o índice estomático é normalmente constante para uma dada espécie, sendo afetado principalmente pela umidade.

A espessura do limbo foi significativamente distinta para *B. intermedia* e indiferente para *B. verbascifolia*. Segundo Yamashita et al. (2002), pequenas variações na espessura da folha resultam em significativas variações na fotossíntese em algumas espécies, enquanto outras apresentam grande plasticidade na espessura foliar com pouca variação na capacidade fotossintética. Em um estudo com *Xylopia brasiliensis* Mart. Foi observada uma correlação positiva entre a assimilação de CO_2 e a espessura do limbo (Justo et al., 2005). Paiva et al. (2003), observaram que algumas plantas apresentam distintas morfologia foliar em função da luminosidade nestes ambientes.

Assim, espécies arbóreas presentes em microambientes ripários distintos podem adquirir características morfoanatômicas diferentes consolidando diversas modificações fenotípicas que possam ser transferíveis às suas progênes. E através de programas de manejo de reflorestamentos de matas ciliares, estas progênes podem ser inseridas nestas áreas de acordo com seu ambiente de origem, o que possivelmente contribui para o aumento do sucesso dos indivíduos durante seu estabelecimento inicial. Neste sentido, maiores estudos sobre a herdabilidade de caracteres morfoanatômicos em populações de espécies vegetais em microambientes ripários devem ser realizados com intuito de subsidiar informações sobre a relevância da heterogeneidade ambiental de áreas ripárias sobre o comportamento de suas populações.

5. Agradecimentos

Os autores agradecem a FAPEMIG o suporte financeiro. Ao Prof. Dr. Evaristo Mauro de Castro pela discussão inicial do trabalho. Ao Prof. Dr. José Tarcísio Lima e toda a equipe do Laboratório de Anatomia da Madeira da UFLA pela disponibilidade e ajuda na pesquisa.

6. Referências

- Abrams, M.D.; Mostoller, J.A. (1995). Gas exchange, leaf structure and nitrogen in contrasting successional tree species growing in open and understorey sites during a drought. *Tree Physiology*, n.15(6): p. 361-370.
- Abrams, M.D.; Kubiske, M.E.; Mostoller, S.A. (1994). Relating wet and dry year ecophysiology to leaf structure in contrasting temperate tree species. *Ecology*. n. 75(1): p. 123-133.
- Alcantara, J.M.; Rey, P.J. (2003). Conflicting selection pressures on seed size: evolutionary ecology of fruit size in a bird-dispersed tree. *Olea europaea*. *Journal of Evolution Biology*, n. 16: p. 1168-1176.
- Almeida, S.P.; Proença, C.E.B.; Sano, S.M.; Ribeiro, J.F. (1998). Cerrado: espécies vegetais úteis. Embrapa-Cpac, Brasília.
- ANA, (2001). Dados climatológicos da Bacia Hidrográfica do Rio Doce, Brasil. <<http://www.ana.gov.br/cbhriodoce/bacia/caracterizacao.asp>>. Acesso em: 23 jan. 2010.
- Anderson, W.R. (1977). Byrsonimoideae, a new subfamily of the Malpighiaceae. *Leandra*, n. 7: p. 5-18.
- Bazzaz, F.A. (1979). The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of ecology and systematics*, v.10: p.351-371.
- Boardman, N.K. (1977). Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*. n. 28: p. 355-377.
- Bolhar-Nordenkamp, H.R.; Draxler, G. (1993). Functional leaf anatomy. p. 91-112. In: Hall, D.O.; Scurlock, J.M.O.; Bolhar-Nordenkamp, H.R.; Leegood, R.C.; Long, S.P. *Photosynthesis and production in a changing environment*. London, Chapman e Hall.
- Bonser, S.P.; Aarssen, L.W. (2003). Allometry and development in herbaceous plants: functional responses of meristem allocation to light and nutrient availability. *American Journal of Botany*. v. 90, n. 3: p. 404-412.
- Brune, A. (1981) Implantação de populações bases de espécies florestais. Documentos URPFCS – n. 1. Embrapa, Unidade Regional de Pesquisa Florestal Centro-Sul, Curitiba PR. 9p.

- Castro, E.M. (2009). Histologia vegetal: estrutura e função de órgãos vegetativos. Lavras: UFLA, 234p.
- Cutter, E.G. (1986). Anatomia vegetal. Parte I - Células e tecidos. 2. ed. São Paulo: Roca, 304 p.
- Dias, J.; Pimenta, J.A.; Medri, M.E.; Boeger, M.R.T.; Freitas, C.T. (2007). Physiological aspects of sun and shade leaves of *Litsea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae). Brazilian Archives of Biology and Technology, n. 50(1): p. 91-99.
- Donohue, K. (2003). Setting the stage: phenotypic plasticity as habitat selection. International Journal Plant Science, n. 164: p. 79-92.
- Durigan, G.; Melo, A.C.G.; Max, J.C.M.; Vilas Boas, O.V.; Contieri, W.A.; Ramos, V.S. (2011). Manual para recuperação da vegetação de cerrado. 3.ed. São Paulo : SMA.19 p.
- Edwards, W. (2005). Within- and between-species patterns of allocation to pulp and seed in vertebrate dispersed plants, Oikos, n. 110: p. 109-114.
- Fahn, A.; Cutler, D. (1992). Xerophytes. Gebruder Borntraeger, Berlin. 172p.
- Feller, I.C. (1996). Effects of nutrient enrichment on leaf anatomy of dwarf *Rhizophora mangle* L. (Red mangrove). Biotropica, n. 28: p. 13-22.
- Galmes, J.; Flexas, J.; Save, H.; Medrano, H. (2007). Water relation and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: responses to water stress and recovery. Plant Soil, n. 290: p. 139-155.
- Gratani, L.; Covone, F.; Larcher, W. (2006). Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. Trees, n. 20: p. 549-558.
- Heathcote, C.A.; Davies, M.S. Etherington, J.R. (1987). Tolerance of soil flooding by populations from contrasting habitats, New phytologist, n. 105. p. 381-391.
- Higgins, Barbara Fernandes. (2007). Fogo, fenologia foliar e a fauna de lagartas em *Byrsonima coccolobifolia* kunth (malpighiaceae). 56p., il. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal)- Universidade de Brasília, Brasília.
- Higuchi, C.T. (2007). *Byrsonima* spp: estudo anatômico e histoquímico foliar, atividade antimicrobacteriana e citotoxicidade de extratos e seus derivados. (Tese de Mestrado) UNESP. Araraquara – SP.
- Justo; C.F.; Soares, A.M.; Gavilanes, M.L.; Castro, E.M. (2005). Plasticidade anatômica das folhas de *Xylopia brasiliensis* Sprengel (Annonaceae). Acta Botanica Brasílica. n. 19(1): p. 111-123.
- Klich, M.G. (2000). Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. Environmental and Experimental Botany, n. 44: p. 171-183.
- Kraus, J. E.; Arduin, M. (1997). Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Rio de Janeiro: EDUR. 25p.
- Larcher, W. (2003). Physiological plant ecology. 4th New York, Springer.
- Linhart, Y.B.; Grant, M.C. (1996). Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. Annual Review Ecology Systematic. n. 27: p. 237-77.
- Lobo, P.C.; Joly, C.A. (2001). Aspectos ecofisiológicos da vegetação de mata ciliar do sudeste do Brasil. In: Rodrigues, R.R.; Leitão Filho, H.F. Matas ciliares: conservação e recuperação. 2 ed. Edusp/Fapesp: São Paulo. p. 143-159.

- Mallik, A.U., Lamb, E.G.; Rasid, H. (2001). Vegetation zonation among the microhabitats of an artificial river channel: Analysis and application of below-ground species trait patterns. *Ecological Engineering*, n. 18: p. 135-146.
- Mamede, M.C.H. (2010). *Byrsonima* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB008827>>. Acesso em: 02 ago. 2010.
- Mamede, M.C.H. (2010). *Byrsonima* in Lista de Espécies da Flora do Brasil, Jardim Botânico do Rio de Janeiro, <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB019434>>. Acesso em: 02 ago. 2010.
- Mamede, M.C.H. (2010). *Byrsonima* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB008835>>. Acesso em: 02 ago. 2010.
- Mantuano, D.G.; Barros, C.F.; Scarano, F.R. (2006). Leaf anatomy variation within and between three “restinga” populations of *Erythroxylum ovalifolium* Peyr. (Erythroxylaceae) in Southeast Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, n. 29(2): p. 209-215.
- Mitton, J.B.; Grant, M.C.; Yoshino, A.M. (1998). Variation in allozymes and stomatal size in Pinyon (*Pinus edulis*, Pinaceae), associated with soil moisture. *American Journal of Botany*, n. 85(9): p. 1262-1265.
- Muraoka, H.;• Tang, Y.;• Koizumi, H.; Washitani, I. (2002). Effects of light and soil water availability on leaf photosynthesis and growth of *Arisaema heterophyllum*, a riparian forest understorey plant. *Journal of Plant Research*, n. 115: p. 419-427.
- Naiman, R. J. e Décamps, (1997). H. The ecology of interfaces: Riparian Zones. *Annual Review Ecology Systematic*, n. 28: p. 621-58.
- Naiman, R.J., Décamps, N.; McClain, M.E. (2005). *Riparia: Ecology, Conservation, and Management of Streamside Communities*. Elsevier/Academic Press. 448 p.
- Oliveira, M.I.B.; Polido, C.A.; Costa, L.C.; Fava, W.S. (2007). Sistema reprodutivo e polinização de *Byrsonima intermedia* A. Juss. (Malpighiaceae) em Mato Grosso do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências*, Porto Alegre, v. 5, n. 1: p. 756-758.
- Paiva, E.A.S.; Isaias, R.M.S.; Vale, F.H.A.; Queiroz, C.G.S. (2003). The influence of light intensity on anatomical structure and pigment contents of *Tradescantia pallida* (Rose) Hunt. cv. purpurea Boom (Commelinaceae) leaves. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, n. 46: p. 617-624.
- Pearce, D.W.; Millard, S.; Bray, D.F.; Rood, S.R. (2006). Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment. *Tree Physiology*, n. 26: p. 211-218.
- Rocha-Filho, L.C.; Lomônaco, C. (2006). Variações fenotípicas em subpopulações de *Davilla elliptica* A. St.-Hil. (Dilleniaceae) e *Byrsonima intermedia* A. Juss. (Malpighiaceae) em uma área de transição cerrado-vereda. *Acta Botanica Brasílica*, n. 20: p. 719-725.
- Rossatto, D.R.; Kolb, R.M. (2010). *Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera (Asteraceae) changes in leaf structure due to differences in light and edaphic conditions. *Acta Botanica Brasílica*. n. 24(3): p. 605-612.
- Savolainen, O.; Pyhäjärvi, T.; Knürr, T. (2007). Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. n. 38: p. 595-619.

- Schilling, E.B.; Lockaby, B. G. (2005). Microsite Influences on Productivity and Nutrient Circulation Within Two Southeastern Floodplain Forests. *Soil Science Society American Journal*, n. 69: p. 1185-1195.
- Sigrist, M.R.; Sazima, M. (2004). Pollination and Reproductive Biology of Twelve Species of Neotropical Malpighiaceae: Stigma Morphology and its Implications for the Breeding System. *Annals of Botany*, n. 94: p. 33-41.
- Silva, J. A.; Silva D. B.; Junqueira, N. T. V.; Andrade, L. R. M. (1994). *Frutas nativas dos cerrados*. Brasília, DF: Embrapa/CPAC.
- Sultan, S.E. (2003). Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution & Development*, v.5, n.1: p. 25-33,
- Tabachi, E.; Correl, D.L.; Hauer, R. Pinay, G. Planty-Tabachi, A. Wissmar, R.C. (1998). Development, maintenance and role of riparian vegetation in the river landscape. *Freshwater Biology*, n.40: p. 497-516.
- Taiz, L.; Zeiger, E. (1998). *Plant physiology*. 2nd. Ed. Sunderland, Sinauer. 700p.
- Vilas Boas, J.C. (2009). Fenologia e biologia reprodutiva de *Byrsonima intermedia* A. Juss. e *B. pachyphylla* Griseb (Malpighiaceae): Recursos-chave em remanescente de cerrado, Mato Grosso do Sul, Brasil. Dissertação de mestrado: UFMS, 43p.
- Yamashita, N.; Koike, N.; Ishida, A. (2002). Leaf ontogenetic dependence of light acclimation in invasive and native subtropical trees of different successional status. *Plant Cell and Environment*, n. 25(10): p. 1341-1356.

Capítulo IV

CAPÍTULO IV – ALOCAÇÃO DE RECURSOS EM POPULAÇÕES NATURAIS DE *BYRSONIMA* RICH. EX. KUNTH. (MALPIGHIACEAE) EM DISTINTOS MICROAMBIENTES DE VEGETAÇÃO CILIAR

Allan de Freitas Magalhães^{a,*}, Dulcinéia de Carvalho^b, Luiz Carlos de Oliveira Lima^c, Olguita G. Ferreira Rocha^d

^a Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), CP486, Belo Horizonte - MG, Brasil,

^b Departamento de Ciências Florestais, Universidade Federal de Lavras (UFLA), CP3037, Lavras - MG, Brasil

^c Departamento de Ciências dos Alimentos, Universidade Federal de Lavras (UFLA), CP3037, Lavras - MG, Brasil

^d Química. Pesquisadora C & T do Centro Tecnológico de Minas Gerais – CETEC/MG

* Contatos. Tel.:+055313829-1431; fax:+055313829-1411.

E-mail: allanfmbh@yahoo.com.br.

RESUMO

Este trabalho objetivou o estudo da alocação de recursos nutricionais em populações naturais de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. localizadas em microambientes ripários distintos. As espécies estudadas ocorrem em duas Unidades de Conservação, sendo a *Byrsonima verbascifolia* (L.) DC. no Parque Estadual do Rio Doce - PERD e *Byrsonima intermedia* A. Juss. na Estação Ambiental de Peti - PETI. Em cada local dois microambientes foram caracterizados e definidos em função da luminosidade que incide no sub-bosque e do nível d'água que adentra a vegetação. Primeiramente, foi realizada uma caracterização morfológica (polpa de fruto, biomassa do diásporo, biomassa total de fruto e biomassa de sementes), posteriormente o material foi processado para avaliar os componentes minerais (P, K, Ca, Mg, Na, Fe, Zn, Mn e Cu), os compostos orgânicos (proteínas, lipídeos e fibra bruta), os compostos secundários (polifenóis) e o conteúdo hídrico. Ambas as espécies apresentaram maiores teores de água em frutos nas áreas mais próximas do corpo d'água. Entre os compostos orgânicos avaliados, diferenças significativas de proteínas, fibra bruta e N total foram encontradas em frutos de *B. intermedia* nos microambientes ripários. Teores de macronutrientes (N total, K, P, Ca e Mg) mostraram que somente *B. intermedia* apresentou diferenças significativas entre os microambientes. Para ambas as espécies, as maiores concentrações de polifenóis foram encontradas no MME. Análise de PCA mostrou que os três primeiros componentes principais somaram 61% da variação total, e o primeiro eixo explicou 37,89% da variação e está negativamente correlacionado com características morfológicas dos frutos.

PALAVRAS-CHAVE: macronutrientes, biomassa, espécie arbórea, compostos secundários, herbivoria

ABSTRACT

This paper aimed to study the nutritional allocation of resources in natural populations of *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. growing in distinct riparian microhabitats. The studied species are distributed in two protected areas, *Byrsonima verbascifolia* (L.) DC. on Parque Estadual do Rio Doce - PERD and *Byrsonima intermedia* A. Juss. on Estação Ambiental Peti - PETI. At each site two microhabitats were characterized and defined based on luminosity of understory and flooding. Firstly a morphological characterization (fruit pulp, diaspore biomass, total biomass and biomass of fruit seeds) was realized, the material was processed and prepared to determinate mineral components (P, K, Ca, Mg, Na, Fe, Zn, Mn and Cu), organic compounds (proteins, lipids and crude fiber), secondary compounds (polyphenols) and water. The results showed that *B. verbascifolia* presents greater sensitivity in the allocation of resources among microhabitats, compared to *B. intermedia*. Among the organic evaluated compounds, significant differences of protein, crude fiber and total N were found in fruits of *B. intermedia* from riparian distinct microhabitats. Macronutrient contents (total N, K, P, Ca and Mg) in fruits showed that only *B. intermedia* showed significant differences among microhabitats. For both species, the highest contents of polyphenols were found in MME. PCA analysis showed that the first three principal components amounted 61% of total variation, and the first axis explained 37.89% of variation and is negatively correlated with morphological characteristics of fruits.

KEYWORDS: macronutrient, biomass, tree species, secondary compounds, herbivory

1. Introdução

Os ambientes naturais podem definir a ocorrência de espécies vegetais em função do padrão de alocação em seus compartimentos (Bloom et al., 1985). As plantas são constituídas de órgãos capazes de captar e/ou perceberem determinados recursos ambientais, como os nutrientes do solo, a luminosidade e a água (Dewar 1993). Estes recursos quando disponíveis em gradientes ambientais variam no tempo e no espaço e, as plantas se estabelecem nestas áreas de acordo com o seu potencial plástico (Schmid e Weiner 1993). Estudos mostram que a plasticidade está associada à capacidade da planta alocar mais ou menos recursos em seus compartimentos e, podendo desenvolver características morfológicas evidenciadas pela seleção natural ao longo do tempo (Coleman et al., 1994; Givnish, 2002; Chambel et al., 2005). Desta maneira, a alocação de recursos pelas plantas pode determinar a sua capacidade de competir por recursos próximos (Grime 1979) e produzir sementes e órgãos vegetativos distintos em função do ambiente onde ocorrem (Schmid e Weiner 1993). As plantas alocam recursos em seus órgãos como uma estratégia de adaptação para seu estabelecimento (Ouborg e Van-Treuren, 1995; Sadras et al., 1997; Leitão e Silva, 2004). Esta alocação pode variar de uma população para outra ou até mesmo entre as plantas dentro de uma população (Ouborg e Van-Treuren, 1995). Diferentes populações podem apresentar diferenças no nível de recursos nutricionais alocados em seus órgãos reprodutivos e vegetativos e, conseqüentemente podem ocorrer alterações da biomassa na polpa do fruto, no diásporo (Áquila, 2008) e/ou nas sementes (Baker et al. 1994). Desta maneira, a alocação de recursos nutricionais torna-se um importante mecanismo de adaptação da espécie (Chambel et al., 2005).

Alguns autores têm estudado espécies vegetais, de pequeno porte, em ambientes ripários de florestas temperadas visando conhecer a sua capacidade de alocação de biomassa em suas estruturas propagativas (Chen et al., 2002; Parciak, 2002), outros pesquisadores associaram a concentração de solos com a concentração de particionados nas plantas (Miller et al., 2000) em habitats contrastantes (Li et al., 2005). Segundo Bazazz et al. (1987) o estudo da alocação de recursos em estruturas reprodutivas pode ser um importante componente do *fitness* da planta. Pois, estes componentes funcionam como fonte de energia para manter a funcionalidade dos processos metabólicos e/ou como fonte de matéria para o desenvolvimento de tecidos vegetais que irão constituir a progênie (Buckeridge et al., 2008). No estágio inicial de uma planta, ou seja, na fase embrionária, os carboidratos, proteínas, lipídeos, macro e micronutrientes tornam-se as principais reservas nutricionais a serem utilizadas (Buckeridge et al., 2008). Sabe-se que a composição química varia muito pouco de uma planta à outra, mesmo que a planta-mãe encontre variações ambientais significativas (Buckeridge et al., 2008). Por outro lado poucos estudos de alocação em populações naturais de espécies arbóreas tropicais têm sido realizados (Karmacharya e Singh, 1992). A maioria dos trabalhos desenvolvidos no Brasil tem estudado variações na alocação de biomassa em estruturas propagativas de espécies arbóreas apenas em macroescala (Buckeridge et al., 1992). Portanto, uma abordagem em microescala, como o estudo em áreas de ecossistemas ripários, torna-se de fundamental importância.

Um evento importante de adaptação de espécies arbóreas, nestes ambientes ripários, é a pressão de seleção imposta pelos dispersores (Sallabanks, 1993), pois dependendo de sua atuação, as plantas podem sofrer uma seleção disruptiva ao longo do tempo capaz de refletir, por exemplo, nas características

morfométricas de frutos (Mazer and Wheelwright, 1993). A seleção de frutos pelos dispersores depende de vários fatores como tamanho do fruto, coloração, conteúdo de compostos secundários (Murphy, 1994), valor nutricional e digestibilidade (Martinez del Rio e Restrepo, 1993). A terminologia de frutos para o gênero *Byrsonima* como fruta de jacu é justificada pela sua forte relação com animais frugívoros (Souza, 1980). Vários estudos demonstram a importância da relação das características de frutos e o papel de dispersores nos mecanismos de distribuição e adaptação de espécies vegetais (Cipollini ML. 2000; Herrera, 1981; Obeso e Herrera, 1994; Pizo, 2002; Gosper et al., 2005).

Portanto o sucesso na adaptação de uma população de plantas em ambientes ripários pode estar associado a sua eficiência na partição dos assimilados para órgãos reprodutivos e na rapidez em ajustar variáveis morfológicas com atividade de dispersores adaptados ao local. O conhecimento de órgãos vegetais em espécies arbóreas a partir dos estudos da bioquímica, fisiologia e ecofisiologia poderá fornecer uma base para o manejo e conservação destas áreas. Neste sentido, o trabalho objetivou o estudo da alocação de recursos nutricionais em frutos de populações naturais de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. distribuídas em distintos microambientes ripários a fim de testar as seguintes hipóteses (1) Indivíduos arbóreos localizados em microambientes MMA apresentam distintos padrões de alocação de biomassa e conteúdo nutricional em estrutura propagativa comparado àqueles indivíduos distribuídos no microambiente MME e, (2) A alocação de compostos secundários e de fibras brutas em frutos de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. variam conforme microambiente ripário.

2. Material e Métodos

2.1. Caracterização da área

Os indivíduos de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. estão distribuídos em dois locais na Bacia Hidrográfica do Rio Doce, Estado de Minas Gerais. A Bacia do Rio Doce encontra-se totalmente inserida na faixa do Clima Tropical Úmido, normalmente a estação chuvosa se inicia em novembro e se prolonga até maio com uma distribuição heterogênea no seu interior, com totais anuais superiores a 700 mm. Na área estudada a precipitação está em torno de 900 e 1500 mm. O período seco mais pronunciado ocorre nos meses de julho a setembro (ANA, 2001). A bacia apresenta temperaturas médias anuais elevadas durante boa parte do ano e, mesmo nos meses mais frios, as temperaturas médias são superiores a 18°C. A umidade do ar é elevada e a amplitude térmica diária é maior do que a anual, podendo variar de 10 a 15°C. O regime fluvial é perene e, de modo geral, acompanha a pluviosidade da bacia sendo marcado por dois períodos: um de cheia, com os níveis máximos ocorrendo nos meses de dezembro, janeiro e março; e um de vazante, a partir de abril, atingindo mínimas extremas nos meses de agosto e setembro.

2.2. Caracterização dos microambientes

As espécies de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. estudadas estão distribuídas em duas áreas ripárias situadas no Parque Estadual do Rio Doce - PERD (-19°47'05,0" lat.-42°35'32,5" long.) e na Estação Ambiental de Peti - PETI (-19°53'34,1" lat.-43°21'52,6" long.), ambas Unidades de Conservação (Fig. 1). Em cada local foram definidos dois microambientes foram definidos em função da faixa onde a luminosidade e o nível d'água adentra a vegetação (0-4m), sendo este último em um período de três anos

consecutivos (Mallik et al., 2001). Assim, no microambiente margem da vegetação ripária (MMA) os indivíduos arbóreos estão expostos aos ciclos de inundação e de seca do solo e, da alternância na deposição de sedimentos alóctones. No microambiente meio (MME) os indivíduos ocorrem onde não há exposição do solo ao regime de inundação e as suas copas estão submetidas à luz indireta do dossel superior. As árvores foram localizadas por caminhamento e georreferenciadas (GPS Garmin), respeitando uma distância mínima de 100 m entre elas.

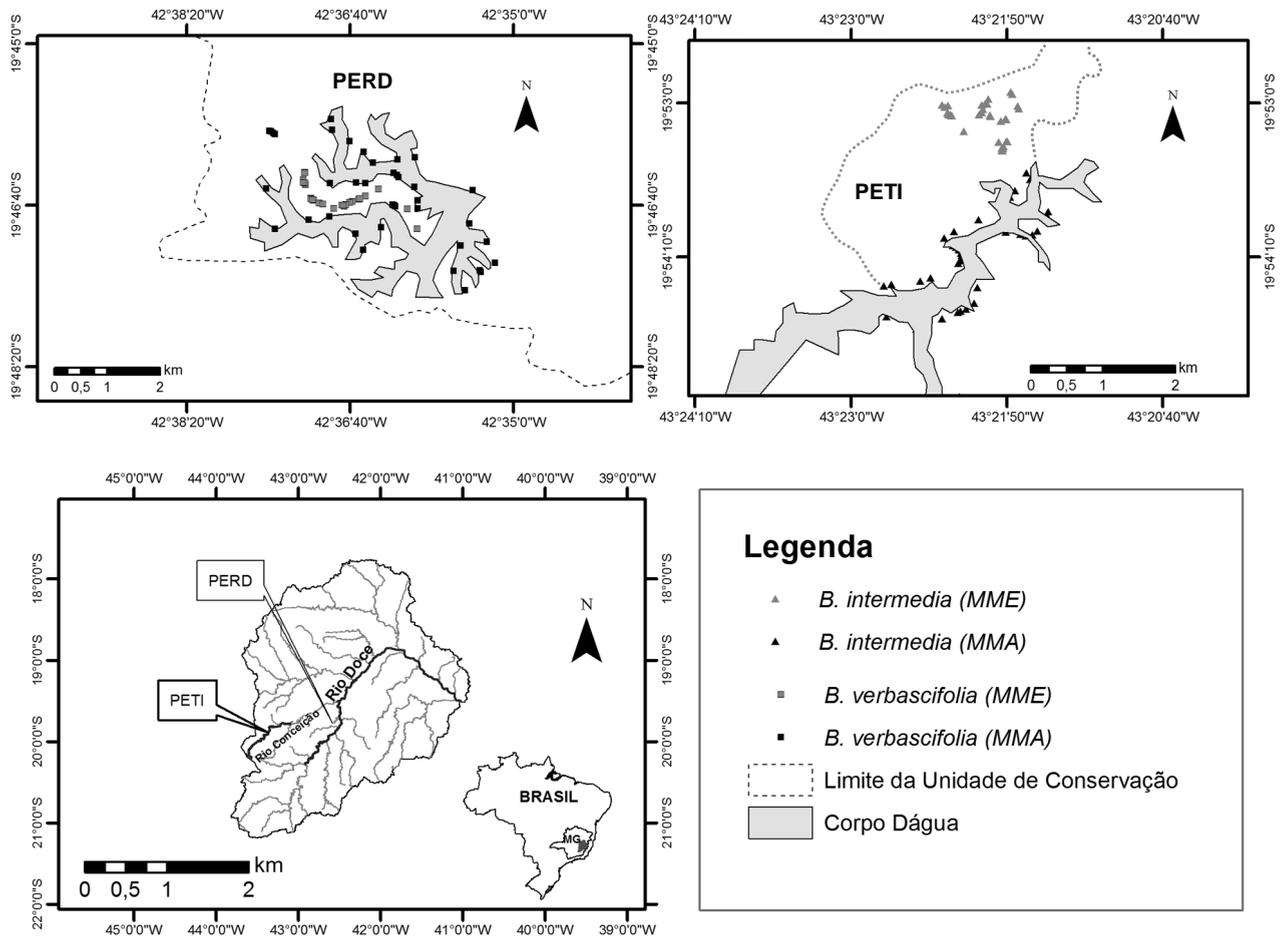


Fig. 1. Localização das Unidades de Conservação (PERD e PETI) com a distribuição dos indivíduos de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. nos microambientes próximo (MMA) e distantes do corpo d'água (MME) na Bacia do Rio Doce, MG.

2.3. Caracterização das espécies estudadas

O gênero *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. é constituído de espécies predominantemente de fecundação cruzada com ampla distribuição na América Central e do sul, no Brasil são muitas e variadas espécies, sendo, em sua maioria de porte arbustivo ou arbóreo. O gênero não é exclusivo de floresta, sendo, encontrado nas regiões serranas do sudeste brasileiro, nos cerrados do Mato Grosso e Goiás e no litoral do norte e do nordeste do país (Anderson, 1977). Suas características ecológicas são importantes para utilização em áreas ripárias, pois suas flores coloridas possuem glândulas de óleo na base, atraindo diversas espécies de fauna, em especial a entomofauna (Sigrist e Sazima, 2004). A espécie *Byrsonima intermedia* A. Juss., é encontrada frequentemente no cerrado *Sensu strictu* (Rocha-Filho e Lomônaco, 2006) e florestas úmidas do

Brasil. A ocorrência da espécie se restringe especificamente a áreas úmidas e campos rupestres (SMA, 2011). Sua biologia reprodutiva inclui trabalhos que enfocam o comportamento e ação das abelhas na polinização (Mamede, 2010; Vilas-Boas, 2009; Oliveira et al., 2007). A ocorrência de *Byrsonima verbascifolia* (L.) DC. se restringe também às savanas abertas da América do Sul desde Colômbia até sul do Brasil (Mamede, 2010). As espécies estudadas são de fecundação cruzada e floresce entre os meses de setembro a novembro e, esporadicamente em outras épocas (Almeida et al., 1998). Cada indivíduo produz 100 a 500 frutos por ano (Silva et al., 1994). A densidade de ocorrência varia conforme fitofisionomia e região (Almeida et al., 1998).

2.4. Coleta de estruturas propagativas

Os critérios de seleção dos indivíduos arbóreos foram em função da homogeneidade do grau de maturação das estruturas de propagação tais como, a época de frutificação, a presença de frutos deiscentes com típica coloração e diásporo escuro. Em cada microambiente, 12-15 árvores foi realizada a coleta dos frutos. Para cada indivíduo, unidades de estruturas propagativas foram coletadas aleatoriamente cerca de 300 frutos/árvores localizados em diferentes posições da copa. Os frutos foram embalados e enviados para o Laboratório de Sementes Florestais da UFLA para posterior processamento. O material foi embalado separadamente para cada indivíduo, e 200 frutos foram despulpados em multiprocessador. Posteriormente, o material foi seco em estufa à 60°C durante 24 horas (Embrapa, 1999).

Para a determinação da biomassa de frutos, dos diásporos e das sementes o processamento consistiu da retirada da polpa em cada unidade frutífera (100 frutos/árvore), após a despulpa o mesmo procedimento foi realizado com o diásporo, estrutura rígida interna do fruto. Nos diásporos e nas camadas externas dos frutos foram determinadas as biomassas úmida e seca e conteúdo hídrico. Após a caracterização externa e interna dos frutos procedeu-se a extração da semente (15 sementes/árvore), sendo realizada a pesagem de cada unidade para determinar as biomassas úmida e seca conforme método da Embrapa (1999), sendo utilizada balança analítica de precisão.

2.5. Aocação de nutrientes e compostos orgânicos

Após a secagem da polpa dos frutos em estufa, o material foi enviado para o Laboratório de Produtos vegetais da UFLA para serem moídos no graal e posterior tamisação. O material foi peneirado ($\varnothing=425\mu\text{m}$) e 10g (polpa seca de fruto) de cada indivíduo arbóreo foi utilizado para as análises bioquímicas. Para a determinação de macro e micronutrientes 500mg do material vegetal foram digeridos em 6mL de solução nitro-perclórica (2:1) à 250°C durante 60 min., após digestão o extrato foi diluído em 10mL de água destilada e enviado ao Laboratório de Análise química do CETEC - MG para realizar a leitura em Espectrofotômetro por indução de plasma. Os seguintes minerais por digestão seca foram determinados: P, K, Ca, Mg, Na, Fe, Zn, Mn e Cu (Embrapa, 1999). Os teores de lipídio foram determinados por método gravimétrico Soxhlet, utilizando extração por éter etílico (AOAC, 1984). O nitrogênio total foi determinado por Kjeldahl (1984). A proteína bruta total foi determinada pela multiplicação do conteúdo de nitrogênio pelo fator de conversão 3,19. Teores de polifenóis totais foram determinados utilizando o Folin-Ciocalteu (Waterman e Mole, 1994). Para a determinação de fibra bruta foi utilizado o método gravimétrico, de acordo

com Kamer e Ginkel (1952). A fração cinza ou resíduo mineral fixo foi determinada pelo método gravimétrico (AOAC, 2000).

2.6. Análises de dados

Para a caracterização morfológica e de compostos primários e secundários os dados foram dispostos em média pareadas e desvio padrão foi calculado para cada subpopulação estudada. Diferenças significativas dos recursos nutricionais foram testadas mediante teste t. Posteriormente estes dados foram dispostos em Análise de Componentes Principal para detectar, por coeficientes de escores, padrões de agrupamento das características morfológicas de frutos, dos minerais (N total, K, Na, P, Ca, Mg, Fe, Zn, Cu, Mn), dos compostos orgânicos (lipídeos, proteínas e fibra bruta) e do conteúdo hídrico.

3. Resultados

Com relação às características morfológicas de frutos, os resultados mostraram que a espécie *B. verbascifolia* foi mais sensível à alocação de recursos comparada à *B. intermedia* (Tabela 1). Os dados obtidos mostraram que a biomassa do diásporo e a biomassa total de frutos de *B. verbascifolia* foram significativamente distintas entre os microambientes. Os maiores valores foram encontrados no MMA com 0,07g, $p=0,016$ (diásporo) e 0,128g, $p=0,036$ (fruto). Consequentemente, a alocação de biomassa na semente foi significativamente superior no MMA (0,0095g; $p<0,01$) (Tabela 1). Quanto a biomassa de polpa, os valores encontrados não se diferiram entre os microambientes e não houve um padrão de resposta para as espécies estudadas. Embora o teor de biomassa total de frutos em *B. intermedia* não apresentou diferença significativa entre os microambientes, os maiores valores encontrados no MMA revela sua similaridade com *B. verbascifolia*. Neste aspecto, os maiores valores foram de 0,062g no MMA e os menores de 0,060g no MME. Valores similares também foram encontrados no MMA com relação ao acúmulo de biomassa de semente, cujas médias superiores foram de 0,0066g (Tabela 1).

Quanto aos teores de água alocada em polpa de frutos e diásporos, os resultados mostraram que ambas as espécies apresentaram um padrão similar de resposta com maiores valores encontrados no MMA para *B. intermedia* (1,78%) e *B. verbascifolia* (2,46%), e, menores valores de 1,64% e 2,41% respectivamente. Para os compostos orgânicos, como proteínas, fibra bruta e N total, diferenças significativas entre os microambientes foram encontradas para *B. intermedia* com valores superiores de 13,95%, 13,24% e 1,63% respectivamente, no MMA. As diferenças em *B. verbascifolia* foram encontradas somente para os teores de fibra bruta (MMA=14,22%, MME=10,39%; $pvalue<0,01$). Quanto aos teores de lipídio não foram encontradas diferenças significativas, mas o comportamento similar entre as espécies mostrou que os maiores valores foram encontrados também no MMA (*B. intermedia* = 15,4%; *B. verbascifolia* = 1,42%).

Tabela 1. Caracterização morfológica e bioquímica de frutos de *Byrsonima intermedia* A. Juss e *Byrsonima verbascifolia* (L.) DC. nos microambientes estudados: MFRUT (Morfologia de fruto); CORG (Compostos orgânicos); MIN (Mineirais); CINZ (Cinzas); CSEC (Compostos secundários)

Caracteres	parâmetros	Unid.	<i>B. intermedia</i>		<i>B. verbascifolia</i>		Teste-t student	
			Subp. MMA	Subp. MME	Subp. MMA	Subp. MME	p-value	
MFRUT	Polpa fruto*	g	0,024 ± 0,018	0,023 ± 0,006	0,051 ± 0,033	0,052 ± 0,032	0,560	0,94
	Biom. diásporo*		0,035 ± 0,011	0,039 ± 0,011	0,070 ± 0,020	0,069 ± 0,014	0,101	0,016
	Biom. fruto*		0,062 ± 0,042	0,060 ± 0,014	0,128 ± 0,081	0,113 ± 0,034	0,140	0,036
	Biom. semente		0,0066 ± 0,0011	0,0065 ± 0,0011	0,0095 ± 0,002	0,0085 ± 0,002	0,842	0,000
CORG.	Água*	%	1,78 ± 0,529	1,664 ± 0,401	2,46 ± 0,23	2,419 ± 0,292	0,748	0,816
	Lipídio		15,4 ± 21,683	12,813 ± 7,090	1,429 ± 0,649	1,277 ± 1,222	0,499	0,477
	Proteína		13,952 ± 4,815	8,323 ± 5,363	20,015 ± 7,145	20,034 ± 8,313	0,000	0,953
	Fibra bruta		13,245 ± 1,768	11,085 ± 3,671	14,223 ± 2,831	10,392 ± 3,102	0,037	0,000
MIN,	N total	%	1,637 ± 0,227	1,372 ± 0,252	2,333 ± 0,336	2,302 ± 0,486	0,000	0,953
	K	%	0,64 ± 0,18	1,08 ± 0,40	0,80 ± 0,22	0,89 ± 0,31	0,000	0,299
	P	%	883,41 ± 256,96	562,75 ± 262,46	960,83 ± 259,39	1150,4 ± 422,25	0,002	0,186
	Ca	%	0,16 ± 0,05	0,27 ± 0,12	0,14 ± 0,04	0,16 ± 0,07	0,000	0,600
	Mg	%	0,14 ± 0,06	0,10 ± 0,04	0,18 ± 0,04	0,18 ± 0,06	0,040	0,957
	Fe	µg/g	262,98 ± 244,66	430,54 ± 521,65	103,37 ± 153,21	118,98 ± 163,17	0,342	0,693
	Zn	µg/g	12,75 ± 16,10	12,7 ± 7,52	11,65 ± 2,82	13,78 ± 5,8	0,774	0,525
	Cu	µg/g	7,18 ± 6,19	9,24 ± 7,31	5,27 ± 1,98	6,21 ± 1,84	0,188	0,223
	Mn	µg/g	91,67 ± 62,61	53,12 ± 37,29	137,26 ± 47,61	118,05 ± 50,59	0,114	0,319
	Na	%	16,41 ± 20,00	28,95 ± 30,04	19,15 ± 39,68	27,33 ± 98,71	0,028	0,390
CINZ,	-	%	2,52 ± 0,51	4,13 ± 0,70	2,45 ± 0,73	2,63 ± 0,70	0,000	0,443
CSEC	Polifenóis totais	%	0,070 ± 0,031	0,097 ± 0,029	0,119 ± 0,045	0,141 ± 0,045	0,020	0,953

Obs, *Dados Log transformados

Entre os elementos minerais analisados, os teores de macronutrientes (N total, K, P, Ca e Mg) determinados mostraram que somente os de *B. intermedia* apresentaram diferenças significativas entre os microambientes (Tabela 1). Nesta espécie, as maiores concentração de K (1,08%) e Ca (0,27%) foram encontradas no MME, e o maior valor de Mg (0,14%) foi encontrado apenas no MMA. Embora os valores encontrados em frutos de *B. verbascifolia* não apresentaram diferenças significativas entre os microambientes, as maiores concentrações, com exceção do Mg, foram encontrados em frutos localizados no MME. O mesmo resultado foi obtido para as concentrações de micronutrientes em frutos de *B. intermedia* e *B. verbascifolia*, ou seja, valores superiores de Na (28,95%; 27,33%), Fe (430,54µg.g⁻¹; 118,98µg.g⁻¹) e Cu (9,24µg.g⁻¹; 6,21µg.g⁻¹) foram encontrados também no MME (Tabela 1). Ao contrário para ambas as espécies, os maiores teores de Mn foram encontrados no MMA (*B. intermedia* = 91,67µg.g⁻¹; *B. verbascifolia* = 137,26µg.g⁻¹).

Em relação aos teores de polifenóis, as espécies estudadas apresentaram comportamento similar em função do microambiente (Tabela 1). Os frutos de *B. intermedia* apresentaram maiores diferenças significativas (p=0,02) com valores superiores de 0,097% no MME e inferiores de 0,070% no MMA. Para *B. verbascifolia* embora não houve diferenças significativas, valores superiores, também no MME (0,114%), mostram que estas plantas possuem comportamento metabólico muito similar.

3.1. Correlação entre as características dos frutos

Os dados obtido na PCA mostram que as três primeiras componentes principais somam 61% da variação total. A primeira componente explica 37,89% da variação e está negativamente correlacionado com as características morfológica do fruto (Fig. 2). Neste sentido, a contribuição da polpa do fruto e do diásporo implica no aumento da massa total de fruto. A primeira componente foi também negativamente correlacionado com proteína, Ntotal, Mg, P, Mn, fibras e polifenóis e água e positivamente correlacionado com lipídios, Zn, Fe, Na, Cu, Ca e K. A segunda componente explica 11% da variação e está positivamente

correlacionado com fibra, lipídio, proteína e Ntotal e negativamente correlacionado com Zn, Fe, Na, Cu, Ca, K, polifenóis e demais características morfológicas (Fig. 1).

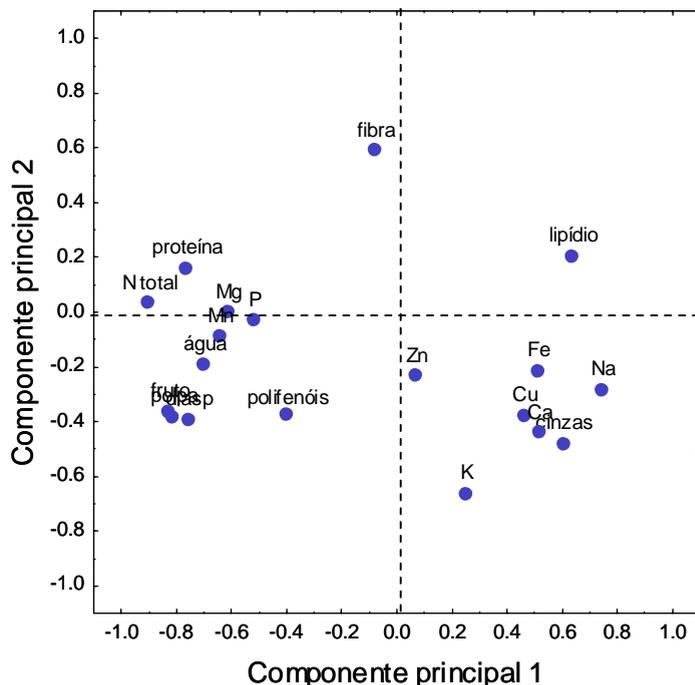


Fig. 2. Diagrama de ordenação PCA de caracteres químicos e morfológicos de *Byrsonima* sp Rich. Ex. Kunth. do Rio Doce, MG.

Os frutos ricos em proteínas contêm maiores teores de Ntotal, Mg e P e os frutos ricos em lipídio contêm maiores teores de Fe, Na, Zn e K (Fig. 1). O teor de fibra nos frutos não confere correlação positiva com qualquer um dos elementos minerais estudados. Os maiores frutos contêm maiores teores de proteínas e os menores frutos concentram mais lipídio em seus tecidos e, os de tamanho intermediários são ricos em fibras (Fig. 1). Os frutos ricos em P, Mn e Ntotal foram relativamente pobres nos demais nutrientes. As características morfológicas dos frutos estão intimamente correlacionados com os teores de água. A terceira componente principal explica 10,55% e está positivamente correlacionado Ntotal, K e Fe e negativamente correlacionado com os demais nutrientes. Os frutos que possuem maiores teores de polifenóis em seus tecidos contêm menores teores de fibra (Fig. 1).

4. Discussão

As plantas mudam seu padrão de alocação de acordo com o ambiente onde ocorrem (Bloom et al. 1985). O modo como elas respondem à disponibilidade de recursos ambientais é uma questão central na ecologia vegetal (McConnaughay e Coleman, 1999). Atribuídas à sua capacidade plástica, as plantas podem alocar mais e menos recursos nos seus compartimentos, por exemplo, um maior acúmulo de biomassa no caule (Sun et al. 2006). Como consequência elas podem alocar maiores quantidades de recursos para flores e frutos (Wolfe and Denton 2001). Entretanto, isto depende basicamente do ambiente em que se desenvolveram (Parciak, 2002). Neste sentido, a alocação de biomassa em *B. verbascifolia* foi significativamente distinta entre os microambientes ripários, sendo os maiores valores encontrados no

MMA. Como consequência, as maiores taxas de biomassa acumulada em sementes foram encontradas também no MMA, o que também foi encontrado para *B. intermedia*. Segundo Ouborg e Van Treuren (1995), esta variação pode ocorrer entre espécies, população ou individualmente como resultado das condições ambientais e do padrão de alocação. Izhaki et al (2002) estudando frutos de *Rhamnus alaternus* L. observaram uma alta variação intra-específica de caracteres nutricionais. Esta variação foi associada à variabilidade genética das populações aliada às variações microambientais nas quais as plantas se estabeleceram. Assim, os microambiente ripários também mostram a sua relevância na medida em que as principais causas desta variabilidade estão associadas, possivelmente, à maior disponibilidade de água para as raízes e a luminosidade que incide sobre a copa dos indivíduos arbóreos (Lamb e Mallik, 2003). O gradiente ambiental dos ambientes ripários pode definir a variabilidade fenotípica em populações naturais de plantas (Naiman e Décamps, 1997; Jeffrey et al., 1998; Lessen et al., 2004), especialmente dos órgãos reprodutivos (Silva et al., 2011). A variação intra-específica nas características de frutos em populações naturais de plantas é importante para a ecologia de espécies arbóreas presentes nestes ecótonos (Westoby, 2002; Edward, 2005). Segundo Baker et al. (1994), a variação no tamanho da semente pode influenciar características genética e fenotipicamente correlacionadas, tais como, número e a composição química de frutos. Desta maneira, a forte relação entre o maior acúmulo de biomassa nas sementes e a maior concentração de compostos orgânicos no MMA se justifica, para ambas as espécies estudadas. O estudo de variações no número e tamanho das progênes nestas áreas torna-se essencial para o entendimento das suas estratégias evolutivas de reprodução.

Outra característica, encontrada em subpopulações do gênero estudado, é a significativa diferença no padrão de alocação de macronutrientes na polpa de seus frutos, principalmente em *B. intermedia* em função de sua localização nos microambientes ripários. Este comportamento apresentado para as subpopulações localizadas no PETI provavelmente pode estar associado ao solo jovem, o que implica na alta concentração de nutrientes disponíveis nas raízes dos indivíduos arbóreos. Quando comparada aos solos mais velhos, característicos do PERD, a disponibilização de nutrientes no sistema solo-planta é comprometida.

Alguns trabalhos observaram que as características morfológicas de frutos tais como, tamanho e biomassa de polpa têm um papel mais relevante na presença de animais frugívoros do que as características nutricionais dos frutos (Johnson et al., 1985; Herrera, 1992). Segundo Cipollini e Stiles (1993), características físicas dos frutos como cor, tamanho e número de sementes, quantidade de polpa e conteúdo de água podem influenciar o consumo de frutos pelos vertebrados. Neste sentido, as mudanças na característica externa do fruto podem influenciar no *fitness* da planta pelo impacto de processos ecológicos tais como, eficiência de dispersão (Herrera, 1992; Parciak, 2002) e sobrevivência das progênes (Edward, 2005). Dispersão é um de vários mecanismos que pode determinar o sucesso de estabelecimento de plântulas (Eward, 2005). Wheelwright (1993), por exemplo, demonstrou que dispersores de *Ocotea tenera* Mez e Ex Donn. Sm. (Lauraceae) na Costa Rica favoreceram os maiores frutos. Comportamento de populações naturais de *B. intermedia* e *B. verbascifolia* mostraram padrão similar na composição de fibra bruta e polifenóis em frutos coletados nos distintos microambientes (Fig. 3 e 4). Alguns trabalhos com espécies arbóreas demonstram uma significativa relação da sua susceptibilidade aos organismos e da resposta dos

indivíduos na concentração de compostos secundários dos seus frutos, tais como, a concentração de polifenóis (Cipollini e Levey, 1997; Cipollini, 2000) e emodim (Izhaki, 2002). Baseado nestes fatos, o comportamento das espécies estudadas se justifica em virtude, provavelmente, da grande presença de animais herbívoros em determinados microambientes ripários. Os resultados deste estudo mostram que, para ambas as espécies, houve uma diminuição nos teores de polifenóis e um aumento nos teores de fibras no microambiente MME (Fig. 2 e Fig. 3). Isto indica que plantas com baixos teores de fibras podem estar susceptíveis ao ataque de animais herbívoros e fitófagos (Robbins, 1993). Segundo Snow (1981) o gênero *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. possui características que os fazem serem preferido por alguns frugívoros especialistas.

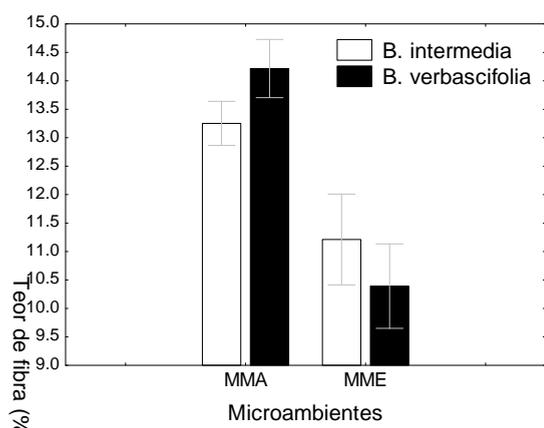


Fig. 3. Teores de fibras alocados em frutos de *B. intermedia* e *B. verbascifolia* para os microambientes ripários

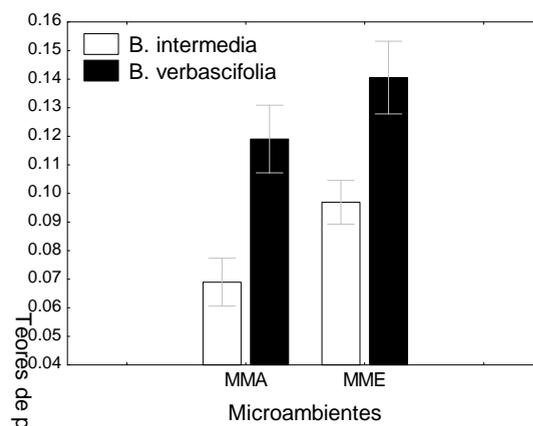


Fig. 4. Teores de polifenóis alocados em frutos de *B. intermedia* e *B. verbascifolia* para os microambientes ripários

Desta maneira, as populações de plantas próximas, localizadas em pequenas distâncias em ambientes ripários, são de fundamental importância, pois, possuem a capacidade de distinguir ecologicamente os padrões de alocação de recursos nutricionais. Com isto, importantes informações dos mecanismos de dispersão podem ser conhecidas, no que tange a interação animal-plantas (Fuentes, 2001; Lamb e Mallik, 2003). Dado ao importante comportamento deste gênero nestas áreas, espécies que o compõem poderão ser inseridas em programas de manejo de recuperação de florestas ciliares, pois, podem ser utilizadas como plantas com grande potencial atrativo de fauna que possa favorecer a polinização e dispersão de propágulos da comunidade vegetal como um todo.

5. Agradecimentos

Os autores agradecem a FAPEMIG pelo suporte financeiro. A toda equipe do laboratório de Produtos vegetais da UFLA, especialmente à Tina e a equipe do CETEC-MG pela disponibilidade técnica para a realização das análises laboratoriais. Ao Prof. Mario Guerreiro pela discussão inicial do trabalho.

6. Referências

A.O.A.C. (Association of Official Analytical Chemistry). (1984). Official methods of analysis. 14. ed. Arlington: A.O.A.C. 1141p.

- A.O.A.C. (Association of Official Analytical Chemistry). (2000). Official methods of analysis of the Association of Official Analytical Chemistry. 17. ed. Washington, DC, 2000. 1410p.
- Baker, H. G. (1972). Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology*, n. 53: p. 997-1010.
- Baker, K. B.; Richards, A. J.; Tremayne, M. (1994). Fitness constraints on flower number, seed number and seed size in the dimorphic species *Primula farinosa* L. and *Armeria maritima* (Miller) Willd. *New Phytologist*, n. 128: p. 563-570.
- Bazzaz F.A.; Chiarello N.R.; Coley, P.D.; Pitelka, L.F. (1987). Allocating resources to reproduction and defense. *BioScience*, n. 37: p. 58-67.
- Bloom, A.J., Chapin, F.S.; Mooney, H.A. (1985) Resource limitation in plants – an economic analogy. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 16, p. 363-392.
- Buckeridge, M.S.; Aida, M.P.M.; Santos, H.P.; Tiné, M.A. (2004). Acúmulo de reservas. In: Ferreira, A.G.; Borghetti, F. *Germinação: do básico ao aplicado*. Porto Alegre: RS, Artmed. 324p.
- Chambel, M. R.; Climent, J.; Alía, R.; Valladares, F. (2005). Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. *Investigation Agraria Systems Resource Forest*. 14(3), p. 334-344
- Cipollini M.L. (2000). Secondary metabolites of vertebrate-dispersed fruits: evidence for adaptive functions. *Revista Chilena de Historia Natural*, n. 73: p. 421-440.
- Cipollini, M. L.; Stiles, E. W. (1993). Fruit rot, antifungal defense, and palatability of fleshy fruits for frugivorous birds. *Ecology*, Washington, D. C., v. 74, n. 3, p. 751-762.
- Cipollini, M.L. (2000) Secondary metabolites of vertebrate-dispersed fruits: evidence for adaptive functions. *Revista Chilena de História Natural*, n. 73: p. 421-440.
- Coleman, J. S., McConnaughay, K. D. M.; Ackerly, D.D. (1994). Interpreting phenotypic variation in plants. *Trends in Ecology and Evolution*, n. 9: p.187-191.
- Dewar, R. C. (1993). A root-shoot partitioning model based on carbon–nitrogen–water interactions and Munch phloem flow. *Functional Ecology*, n. 7: p.356-368.
- Dias-Filho, M.B. (1997). Physiological response of *Solanum crinitum* Lam. to contrasting light environments. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, v.32, n.8, p.789-796.
- Edwards, W. (2005). Within- and between-species patterns of allocation to pulp and seed in vertebrate dispersed plants. *Oikos*, n. 110: p. 109-114.
- Embrapa. (1999). Manual de análises de solos, plantas e fertilizantes. Embrapa. Brasília. 370p.
- Fuentes, M.; Guitián, J.; Guitián, P.; Bermejo, T.; Larrinaga, A.; Amézquita, P.; Bongiorno, S. (2001). Small-scale spatial variation in the interactions between *Prunus mahaleb* and fruit-eating birds *Plant Ecology*, n. 157: p. 69-75.
- Givnish, T.J. (2002). Ecological constraints on the evolution of plasticity in plants. *Evolutionary Ecology* n. 16: p. 213-242.

- Gosper, C.R.; Stansbury, C.D.; Vivian-Smith, G. (2005). Seed dispersal of fleshy-fruited invasive plants by birds: contributing factors and management options. *Diversity and Distributions*, (Diversity Distrib.). n. 11: p. 549-558
- Grime, J.P. (1979) *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester. 222p.
- Herrera CM. (1981). Fruit variation and competition for dispersers in natural populations of *Smilax aspera*. *Oikos*, n. 36: p. 51-58.
- Herrera, C. M. (1992). Interspecific variation in fruit shape: allometry, phylogeny, and adaptation to dispersal agents. *Ecology*, n. 73: p. 1832-1841.
- Izhaki I. (2002b). Emodin – a secondary metabolite with multiple ecological functions in higher plants. *New Phytologist*. n. 155: p. 205-217.
- Jeffrey, B.M.; Michael, C.G. and Yoshino, A. M. (1998). Variation in allozymes and stomatal size in pinyon (*Pinus edulis*, Pinaceae), associated with soil moisture, *American Journal of Botany*, n. 85(9): p. 1262-1265.
- Johnson, R. A.; Willson, M.F.; Thopson, J.N. Bertin, R. (1985). Nutritional values of wild fruits and consumption by migrant frugivorous birds *Ecology*, n. 66(3): p. 819-827.
- Karmacharya, S. B.; Singh, K. P. (1992). Production and nutrient dynamics of reproductive components of teak trees in the dry tropics *Tree Physiology*, n. 11: p. 357-368
- Lamb, E.G.; Mallik, A.U. (2003). Plant species traits across a riparian-zone/forest ecotone. *Journal of Vegetation Science*, n. 14: p. 853-858.
- Leitão, A.C.; Silva, O.A. (2004). Variação sazonal de macronutrientes em uma espécie arbórea de cerrado, na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, estado de São Paulo, Brasil. *Rodriguésia*, n. 55 (84): p. 127-136.
- Lessen, J.P.M., Kleunen, M.V., Fischer, M., Kroon, H.: (2004). Local adaptation of the clonal plant *Ranunculus reptans* to flooding along a small-scale gradient. *Journal of Ecology*. n. 92: p. 696-706.
- Li, F.; Zhang, A.; Duan, S.; Kang, L. (2005). Patterns of reproductive allocation in *Artemisia halodendron* inhabiting two contrasting habitats. *Acta Oecologica*, n. 28. p. 57-64
- Martin L. Cipollini; Douglas J. Levey Secondary Metabolites of Fleshy Vertebrate-Dispersed Fruits: Adaptive Hypotheses and Implications for Seed Dispersal. *The American Naturalist*, v. 150, n. 3: p. 346-372.
- Martinez del Rio C.; Restrepo C. (1993). Ecological and behavioral consequences of digestion in frugivorous animals. *Vegetatio* 107/108: p. 205-216.
- Mazer, S. J.; Wheelwright, N. T. (1993). Fruit size and shape: allometry at different taxonomic levels in bird-dispersed plants. *Evolutionary Ecology*, n. 7: p.556-575.
- Mendes, J. A. (1996). Distribuição espacial, fenologia e compartimentação de três espécies de *Qualea* (Vochysiaceae) na Reserva Biológica de Mogi-Guaçu - SP. Rio Claro, Instituto de Biociências, UNESP, 201 p. Tese de Doutorado.

- Müller, I.; Schmid, B.; Weiner, J. (2000). The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, v. 3/2: p. 115-127
- Murphy ME. (1994). Dietary complementation by wild birds: Considerations for field studies. *Journal of Biosciences*, n. 19: p. 355-368.
- Naiman, R. J.; Décamps, (1997). H. The ecology of interfaces: Riparian Zones. *Annual Review Ecology Systematic*, n. 28: p. 621-58.
- Obeso J.R.; Herrera, C.M. (1994). Inter- and intraspecific variation in fruit traits in co-occurring vertebrate-dispersed plants. *International Journal of Plant Sciences*, n. 155: p. 382-387.
- Ouborg, N. J.; R. Van-Treuren. (1995). Variation in fitnessrelated characters among small and large populations of *Salvia pratensis*. *Journal of Ecology*, n. 83: p. 369-380.
- Parciak, W. (2002). Environmental variation in seed number, size, and dispersal of fleshy-fruited plant. *Ecology*, 83(3), p. 780-793
- Parciak, W. (2002b). Seed size, number and habitat of a fleshyfruited plant: consequences for seedling establishment. *Ecology*, n.83: p. 794-808.
- Pizo, M.A. (2002) The seed dispersers and fruit syndromes of Myrtaceae in the Brazilian Atlantic Forest. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. p. 129-144. CAB International, Wallingford.
- Robbins C.T. (1993). *Wildlife feeding and nutrition*, 2nd edn. San Diego, CA, USA: Academic Press.
- Sadras, V. O.; Bange, M. P.; Milroy, S. P. (1997). Reproductive Allocation of Cotton in Response to Plant and Environmental Factors. *Annals of Botany*, n. 80: p. 75-81.
- Sallabanks, R. S. (1993). Hierarchical mechanisms of fruit selection by an avian frugivore. *Ecology*, n. 74: p.1326-1336.
- Schmid, B.; Weiner, J. (1993) Plastic relationships between reproductive and vegetative mass in *Solidago altissima*. *Evolution*, n. 47: p. 61-74.
- Silva, I.A.; Silva, D.M.; Carvalho, G.H.; Batalha, M. A Reproductive phenology of Brazilian savannas and riparian forests: environmental and phylogenetic issues. *Annals of Forest Science*.
- Snow, D. W. (1981). Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica*, Kansas, v. 13, n.1: p. 1-14.
- Souza, H. M. (1980). Plantas para alimentação de aves. *Boletim da ADEMA*, São Paulo, n. 13, não paginado.
- Sun, S. et al. (2006). The leaf size-twig size spectrum of temperate woody species along an altitudinal gradient: an invariant allometric scaling relationship. *Annals of Botany*. n. 97: p. 97-107.
- Von de Kamer, S.B.; Van Ginkel, L. (1952). Rapid determination of crude fiber in cereals. *Cereal Chemistry*, Saint Paul, v. 19, n. 4, p. 239-251.
- Waterman, P.G.; Mole, S. (1994). *Analysis of phenolic plant metabolites*. Blackwell Scientific Publications, London. 272p.

- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T. et al. (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review Ecology Systematic*. n. 33: p. 125-159.
- Wheelwright, N. T. (1993). Fruit size in a tropical tree species: variation, preference by birds, and heritability. *Vegetatio*, n. 107: p. 163-174.
- Wolfe, L. M. and Denton, W. (2001). Morphological constraints of fruit size in *Linaria canadensis*. *International Journal of Plant Science*. n. 162: p. 1313-1316.

Capítulo V

CAPÍTULO V: ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS DE SEMENTES E PLÂNTULAS DE *BYRSONIMA INTERMEDIA* A. JUSS. (MALPIGHIACEAE) PARA FLORESTAS RIPÁRIAS DO RIO DOCE, MG, BRASIL

Allan de Freitas Magalhães^{a,*}, Dulcinéia de Carvalho^b, Jessé Marques da Silva Júnior^b

^a Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), CP486, Belo Horizonte - MG, Brasil,

^b Departamento de Ciências Florestais, Universidade Federal de Lavras (UFLA), CP3037, Lavras - MG, Brasil

* Contatos. Tel.:+055313829-1431; fax:+055313829-1411.

E-mail: allanfmbh@yahoo.com.br.

RESUMO

Conhecer quais as estruturas que auxiliam na distribuição e no funcionamento ecofisiológico de espécies vegetais, em áreas ripárias, é relevante para um melhor entendimento dos seus mecanismos adaptativos. Neste sentido, o presente trabalho visou conhecer as estruturas propagativas, diásporo e sementes, de *Byrsonima intermedia* A. Juss. associando-as aos mecanismos específicos de crescimento inicial. A espécie ocorre na Bacia Hidrográfica do Rio Doce, especificamente na Estação Ambiental de Peti - PETI (-19°53'34,1" lat.-43°21'52,6" long.), Unidade de Conservação. Foram coletados frutos de 12-15 árvores/microambiente, sendo que cada microambiente foi definido em função da luminosidade e da água que adentra a vegetação. Após a coleta, as estruturas propagativas foram preparadas para determinar os seguintes parâmetros ecofisiológicos: umidade inicial de sementes, do diásporo e do fruto; determinar a curva de embebição e teste de viabilidade na concentração de 0,036%, 0,075% e 0,1% de tetrazólio. Após a realização destes testes, o material foi incubado em temperatura a 25°C e luz constante para caracterizar a germinação. A umidade inicial dos frutos de *B. intermedia* alterou de acordo com os seus compartimentos (semente, diásporo e fruto). Estudos de embebição de água mostraram que diásporos e sementes possuem comportamentos distintos, ou seja, maior instabilidade foi detectada nas sementes. O período total de duração até a primeira emissão da radícula foi de nove dias. Foi observado que plântulas desenvolveram preferencialmente em ambientes inundados. A duração do crescimento do embrião até o estágio de plântula foi de aproximadamente 21 dias. De acordo com o teste de viabilidade, os resultados mostraram que as sementes mais próximas do corpo d'água apresentaram maior taxa de sementes viáveis comparadas àquelas provenientes de áreas mais distantes.

PALAVRA-CHAVE: diásporo; embebição, germinação, tetrazólio, viabilidade, microambiente ripário

ABSTRACT

The knowledge about structures that assist in the distribution and ecophysiological functioning of vegetal species in riparian areas is fundamental for understanding their adaptive mechanisms. In this sense, this work aimed to know the propagative structures (diaspore and seeds) of *Byrsonima intermedia* A. Juss. the specific mechanisms linking growth and early development. The area of occurrence of the studied species is distributed in the Rio Doce watershed, specifically the Estação Ambiental Peti - PETI (-19°53 '34 "lat – 43°21 '52, 6" long.) Conservation Unit. Fruits were collected from 12-15 trees / microhabitat. The material was sent to the Laboratório de Sementes Florestais of UFLA for processing, then the propagative structures were prepared to determine the ecophysiological following parameters: initial humidity content of seeds, fruit and diaspore, rate of absorption and viability test at a concentration of 0.0036%, 0.075% and 0.1% tetrazolium. After doing these tests the material was incubated at 25°C and constant light to determine the stage of growth and development of seedlings. The initial humidity of the fruits of *B. intermedia* changed according to its internal compartment. Studies have shown that soaking water diaspores and seeds have different behaviors, i.e., the greatest instability was detected in seeds. The total period of time until the first radicle protrusion was nine days. It was observed that seedlings developed preferentially in flooded environments. The duration of growth and seedling development was approximately 21 days. According to the feasibility test, the results showed that the seeds of MMA are more viable compared to those present in the MME.

KEYWORDS: diaspore, imbibition, germination, tetrazolium, viability, riparian microenvironment

1. Introdução

O estudo da ecologia de espécies vegetais é um importante mecanismo de compreensão do funcionamento de ecossistemas entre eles os ripários. Estas áreas são formadas por comunidades vegetais cujas espécies que as compõem são dotadas de diversas características ecológicas particulares que podem diferenciar-se totalmente umas das outras. As áreas ripárias são constituídas de uma diversidade de habitats que define a preferência de algumas espécies. O comportamento ecológico das plantas é classificado em função de quatro grupos funcionais que são as espécies vegetais invasoras, as tolerantes, as resistentes e as intolerantes (Naiman e Décamps 1997). As espécies são constituídas de características morfológicas e fisiológicas que favorecem a sua coexistência nestas áreas. Por exemplo, espécies que permanecem inundadas por um longo período, normalmente reduzem as perdas respiratórias (Voeselek et al. 2004) e, ao mesmo tempo aumentam a taxa fotossintética para elevar a aeração de seus tecidos (He et al. 1999), alterando a morfologia de seus estômatos. Estas alterações também podem ocorrer no nível de tecidos e órgãos, como em plantas aquáticas e plantas que desenvolvem grandes estruturas de raízes para compensar a atividade respiratória. Existem vários trabalhos relatando estas alterações morfológicas em função do ambiente no qual as plantas ocorrem (Pozo et al., 2002; Gacia-verdugo et al. 2010; Brancalion et al. 2011). Conhecer estas estruturas, bem como o seu funcionamento ecofisiológico, é de relevante para a compreensão dos seus mecanismos adaptativos. Nestes ambientes, as plantas desenvolvem estruturas propagativas que auxiliam na sua dispersão e estabelecimento. Normalmente, elas possuem uma morfologia muito específica, denominada diásporos, o que facilita seu transporte pela água, vento e/ou por animais frugívoros. Se é dispersão zoocórica, após digeridas são depositadas em outros locais, sem comprometer a viabilidade (Johansson et al., 1996). A dispersão de sementes tem um papel importante no fluxo gênico e na estruturação genética temporal e espacial dentro e entre as populações de plantas (Willson 1992, Hamrick et al. 1993, Ouborg et al. 1999, Jordano e Godoy 2002). Além disso, propicia a manutenção da diversidade, com implicações para a sucessão, regeneração e conservação da comunidade vegetal (Willson 1992, Naiman e Decamps, 1997; Wenny 2000, Wang e Smith 2002; Leyer e Pross, 2009).

Espécies vegetais pertencentes ao gênero *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. são caracterizadas por possuírem alta plasticidade fenotípica, o que acarreta a sua ampla ocorrência nas diversas composições florística da América do Sul. No Brasil são muitas e variadas espécies, sendo, em sua maioria de porte arbustivo ou arbóreo. O gênero não é exclusivo de floresta, sendo, alguns deles nas áreas serranas do sudeste brasileiro, nos Cerrados do Mato Grosso e Goiás e no litoral do norte e do nordeste do país (Anderson, 1977). Suas características ecológicas são importantes, pois suas flores coloridas possuem glândulas de óleo na base, atraindo diversas espécies de fauna, em especial à entomofauna (Sigrist e Sazima, 2004). Existem poucos estudos que relatam a ecologia de *Byrsonima intermedia* A. Juss. em áreas ripárias e não foram encontrados trabalhos que caracterizam a morfologia de sementes e de plântulas. A espécie tem ampla ocorrência em ambientes xéricos e áreas úmidas, como as florestas ripárias. Também podem ocorrer em solos com afloramentos rochosos e áreas inundáveis (SMA, 2011). As árvores podem atingir de 4 a 6 metros de altura e os estudos sobre a sua biologia reprodutiva enfocam o comportamento e ação das abelhas na polinização (Oliveira et al, 2007; Vilas-Boas, 2009; Mamede, 2010).

Considerando a alta degradação de áreas ripárias, principalmente em Minas Gerais, e a importância de restaurar estas áreas, estudos abordando a morfologia e a ecofisiologia dos mecanismos de dispersão de plantas podem elucidar as estratégias de crescimento, desenvolvimento e sobrevivência (Rodrigues e Nave 2000; Darosci e Paulilo, 2011). O estudo da morfologia de plantas associado aos aspectos ecofisiológicos das estruturas propagativas, frutos e sementes, é importante para o entendimento da ecologia da espécie. Portanto, o enfoque deste estudo foi descrever a sua ecologia, a partir dos estágios iniciais de crescimento e relacionar o papel do diásporo e das sementes aos ambientes ripários.

2. Material e Métodos

2.1. Caracterização da área

A espécie estudada está distribuída na Bacia Hidrográfica do Rio Doce, mais especificamente na Estação Ambiental de Peti - PETI (-19°53'34,1" lat.-43°21'52,6" long.), Unidades de Conservação (Fig. 1). Em cada local dois microambientes foram definidos em função da faixa onde a luminosidade e o nível d'água adentra a vegetação (0-4m), sendo este último em apenas um período do ano (Mallik et al., 2001). Assim, no microambiente margem da vegetação ripária (MMA) os indivíduos arbóreos estabelecidos estão em ambientes expostos aos ciclos de inundação e seca do solo, à alternância na deposição de sedimentos alóctones. No microambiente meio (MME), os indivíduos se localizam onde não há exposição do solo ao regime de inundação e as suas copas estão submetidas à luz indireta do dossel superior.

2.2. Coleta e caracterização das estruturas propagativas

A coleta dos frutos foi realizada diretamente na copa das árvores entre os meses de abril e maio de 2011. De cada matriz foram coletados aproximadamente 300 frutos, sendo no mínimo 12 matrizes para cada microambiente, conforme recomendado por Davide e Silva (2008). Posteriormente o material foi embalado, identificado e armazenado em temperatura ambiente no Laboratório de Sementes Florestais da UFLA.

Inicialmente o teste de umidade para determinar o conteúdo hídrico em cada parte que compõem a estrutura propagativa, consistiu na separação de frutos, diásporos e sementes. As sementes foram retiradas com auxílio de uma morsa para evitar a maceração do material. Para cada estrutura propagativa, a amostragem constituiu na extração de 40 unidades amostrais (4 repetição com 10 sementes cada). Após a separação das partes o material foi pesado e seco em estufa 105 ± 2 °C durante 24 horas aproximadamente (Embrapa, 1999).

Para determinar a curva de embebição das estruturas propagativas, o material foi avaliado separadamente, ou seja, nas sementes e nos diásporos. Foram analisadas 50 sementes e 50 diásporos (material despulpado) para ambos os microambientes. As sementes e os diásporos foram colocados para embebição em solução contendo água destilada e, a pesagem do material foi em um intervalo gradativo de tempo até o início da germinação. Para os diásporos este intervalo foi até o aparecimento da semente ao romper a estrutura. O material foi incubado em BOD com fotoperíodo de 12hs com ausência e presença de luz e temperatura a 25°C.

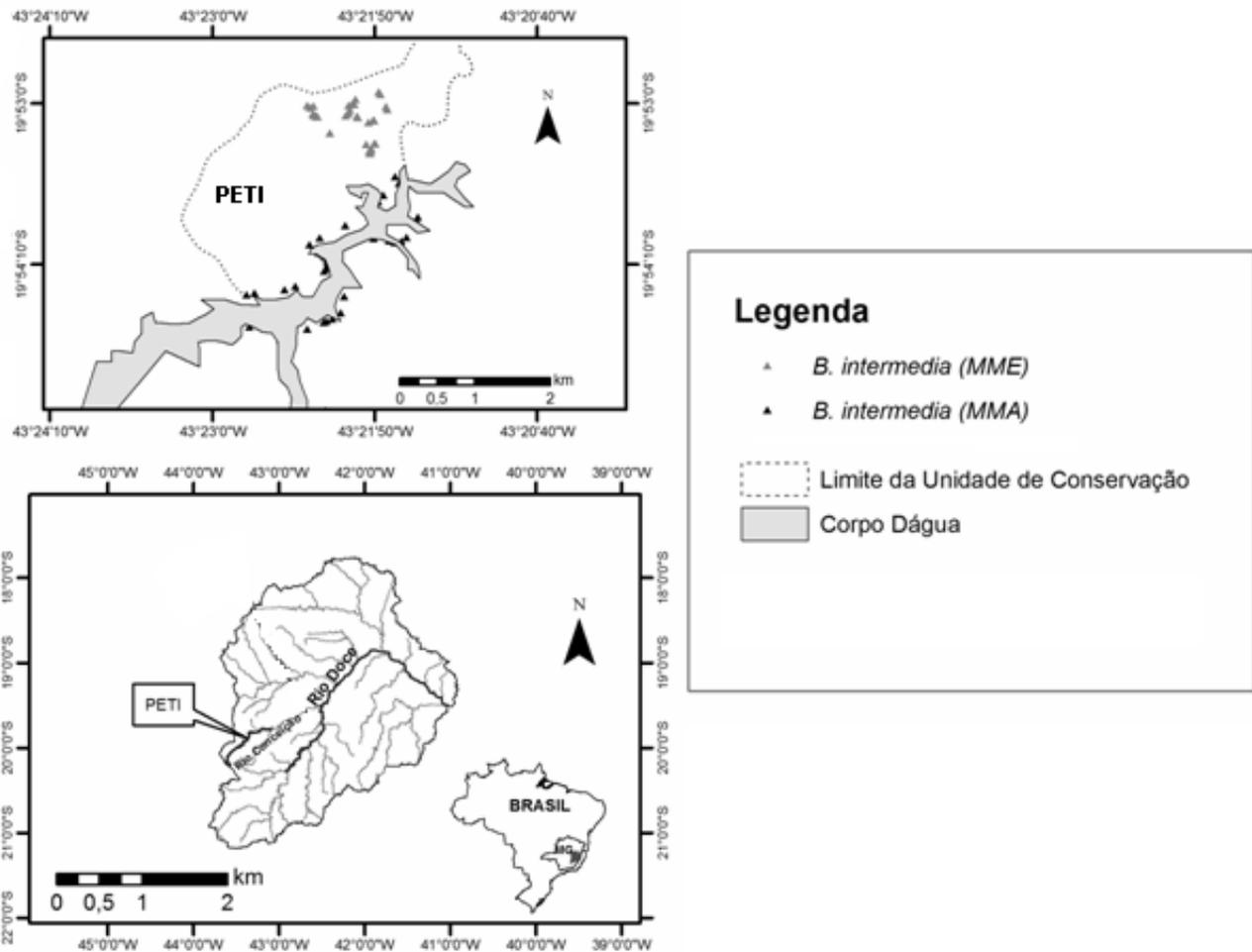


Fig. 1. Localização das Unidades de Conservação (PERD e PETI) com a distribuição dos indivíduos de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. nos microambientes próximos (MMA) e distantes do corpo d'água (MME) na Bacia do Rio Doce, MG.

2.3. Caracterização da viabilidade de sementes

O teste de tetrazólio foi realizado nas sementes após uma amostragem aleatória para cada microambiente, totalizando 50 sementes/microambiente. Primeiramente o material foi previamente incubado em água destilada durante 24 horas. Posteriormente, as sementes foram imersas em solução tetrazólio durante 4 horas à 40°C, nas concentrações de 0,036%, 0,075% e 0,1%. O grau de viabilidade do material foi definido em escores, onde considerou-se a semente morta (ausência de coloração no tecido – nota 0), semente deteriorada (coloração vermelho escuro – nota 1), semente parcialmente viáveis (coloração parcialmente róseo – nota 1,5) e sementes viáveis (tecido totalmente róseo – nota 2).

2.4. Caracterização do crescimento inicial da espécie

O registro sobre o crescimento do embrião de *Byrsonima intermedia* A. Juss. foi realizado para definir o tempo requerido para a formação de uma plântula normal. Para isto, 200 sementes foram colocadas para germinar em ambiente constante de luz e a 25°C, durante 30 dias. As fotografias foram realizadas no Laboratório de Fitopatologia da UFLA utilizando Microscópio óptico com máquina fotográfica acoplada. Após o estágio final de desenvolvimento das plântulas, alguns indivíduos foram selecionados e avaliados

individualmente quanto a sua morfometria. Os seguintes parâmetros foram avaliados: comprimento total, comprimento e diâmetro do cotilédono, do epicótilo e da radícula. Os valores médios da morfometria das plântulas foram obtidos somando-se as medidas de cada repetição e dividindo-se pelo número de plântulas mensuradas, com resultados expressos em centímetros e milímetros, conforme descrito por Nakagawa (1999).

2.5. Análises dos dados

As análises estatísticas dos dados foram realizadas em todas as fases do trabalho conforme a necessidade de interação das informações sobre o comportamento da espécie durante os estágios iniciais de formação e maturação da semente. Foram realizadas curvas de regressão para o grau de embebição de sementes e diásporos em função do tempo. Para cada variável morfométrica de plântulas foram determinados os valores médios (md) e o desvio-padrão (Sx), segundo Ferreira (2005). Os gráficos das observações de sementes viáveis foram realizados no programa STATISTICA®.

3. Resultados

A umidade inicial dos frutos de *B. intermedia* não variou significativamente em função dos microambientes. Entretanto, houve uma alteração de acordo com o seu compartimento interno, sendo que os maiores valores de umidade para as sementes não ultrapassaram 10%, a polpa do fruto contribuiu com um valor aproximado de 130% e o diásporo apresentou valores medianos (30-50%) (Fig. 2).

A taxa de embebição de água mostrou que diásporos e sementes possuem comportamentos distintos (Fig. 3). Para ambas as estruturas, sua fase inicial (Fase 1) de absorção de água, com duração de oito horas, houve um ganho de 60% da capacidade total. Esta fase também foi caracterizada pelo rompimento da semente pela estrutura do diásporo.

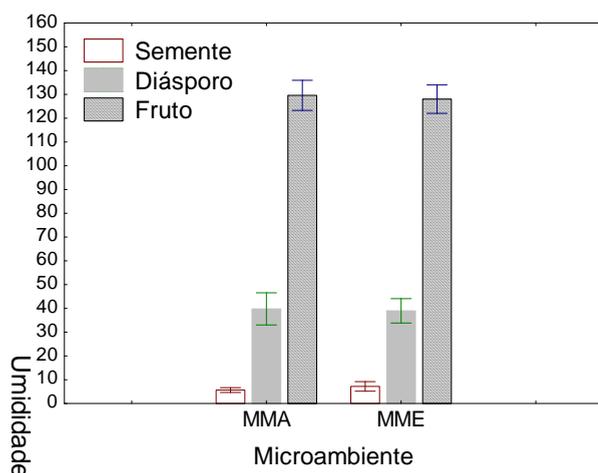


Fig. 2. Teor de umidade em estruturas reprodutivas (semente, diásporo e fruto) de *Byrsonima intermedia* A. Juss.

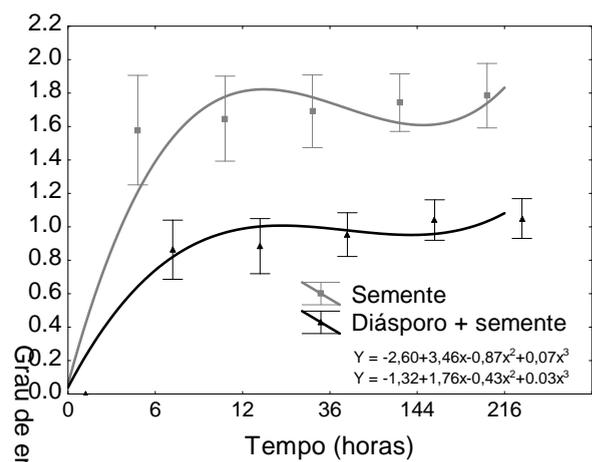


Fig. 3. Curva de embebição da semente e do diásporo de *Byrsonima intermedia* A. Juss.

A segunda fase (Fase 2), com intervalo de duração entre (8 - 144 horas), constitui o período mais longo e instável, a semente apresentou maior instabilidade na curva comparada às estruturas de diásporo (Fig. 3). Na última fase (Fase 03), com duração de aproximadamente 144 horas, iniciou-se a germinação,

sendo o período total de 216 horas. Nesta fase, o diásporo apresentou estrutura celulósica frágil e as sementes iniciaram o rompimento das camadas internas do diásporo.

Uma observação importante sobre a ecologia desta espécie foi sua ocorrência nos microambientes ripários, ou seja, no MME este número foi raro, e a ocorrência dos indivíduos se restringiu as áreas mais úmidas dentro da vegetação. Enquanto no MMA este número de plântulas foi maior, em especial nas áreas inundadas (Fig. 4). As plântulas apresentaram todas as estruturas: folha cotiledonar, epicótilo, hipocótilo, colar, raiz primária e secundária. As raízes se encontravam parcialmente fixadas nos sedimentos e, as folhas se aproximavam da superfície da água (Fig. 04).



Fig. 4. Plântula de *Byrsonima intermedia* A. Juss. em ambiente natural inundado

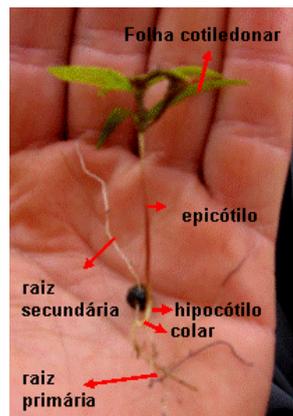


Fig. 5. Detalhe geral de uma plântula completa de *B. intermedia* A. Juss.

As plântulas de *B. intermedia* apresentaram folhas cotiledonares compridas ($17,64 \pm 2,65$ mm) e espessas, com largura de $3,24 \pm 0,46$ mm. O epicótilo é desenvolvido (comprimento= $16,22 \pm 4,19$ mm; largura= $0,90 \pm 0,19$ mm) com radícula relativamente variável e longa ($9,70 \pm 6,34$ mm) e pouco espessa ($0,68 \pm 0,08$ mm).

A estrutura propagativa denominada diásporo possui superfície rugosa e alta resistência mecânica (Fig. 6a). O diásporo é dividido por três cavidades e normalmente o número de sementes presentes no compartimento varia entre uma a três unidades (Fig. 6b). O tecido da semente apresentou coloração branca e alta fragilidade. O seu formato é enovelado e constituído por três partes tais como, cotilédone, hipocótilo e radícula (Fig. 6c). A semente é envolvida por um tecido frágil de coloração marrom, denominado pirênio (Fig. 6d). Após nove dias de incubação, a plântula iniciou seu estágio de crescimento. A fase inicial se caracterizou pelo rompimento do pirênio pela raiz primária e pelo crescimento do epicótilo (Fig. 6e). Após o rompimento do pirênio iniciou-se o estiramento das folhas cotiledonares e a pigmentação de seus tecidos, normalmente com duração máxima de três dias (Fig. 6f). Após 15 dias a plântula iniciou o prolongamento das folhas cotiledonares (Fig. 6g). A penúltima fase foi caracterizada pelo enrijecimento dos cotilédones e do epicótilo (Fig. 6h). No último estágio iniciou-se o prolongamento da radícula e a formação do segundo par de folhas (Fig. 6i). O período total de crescimento teve duração média total de 21 dias.

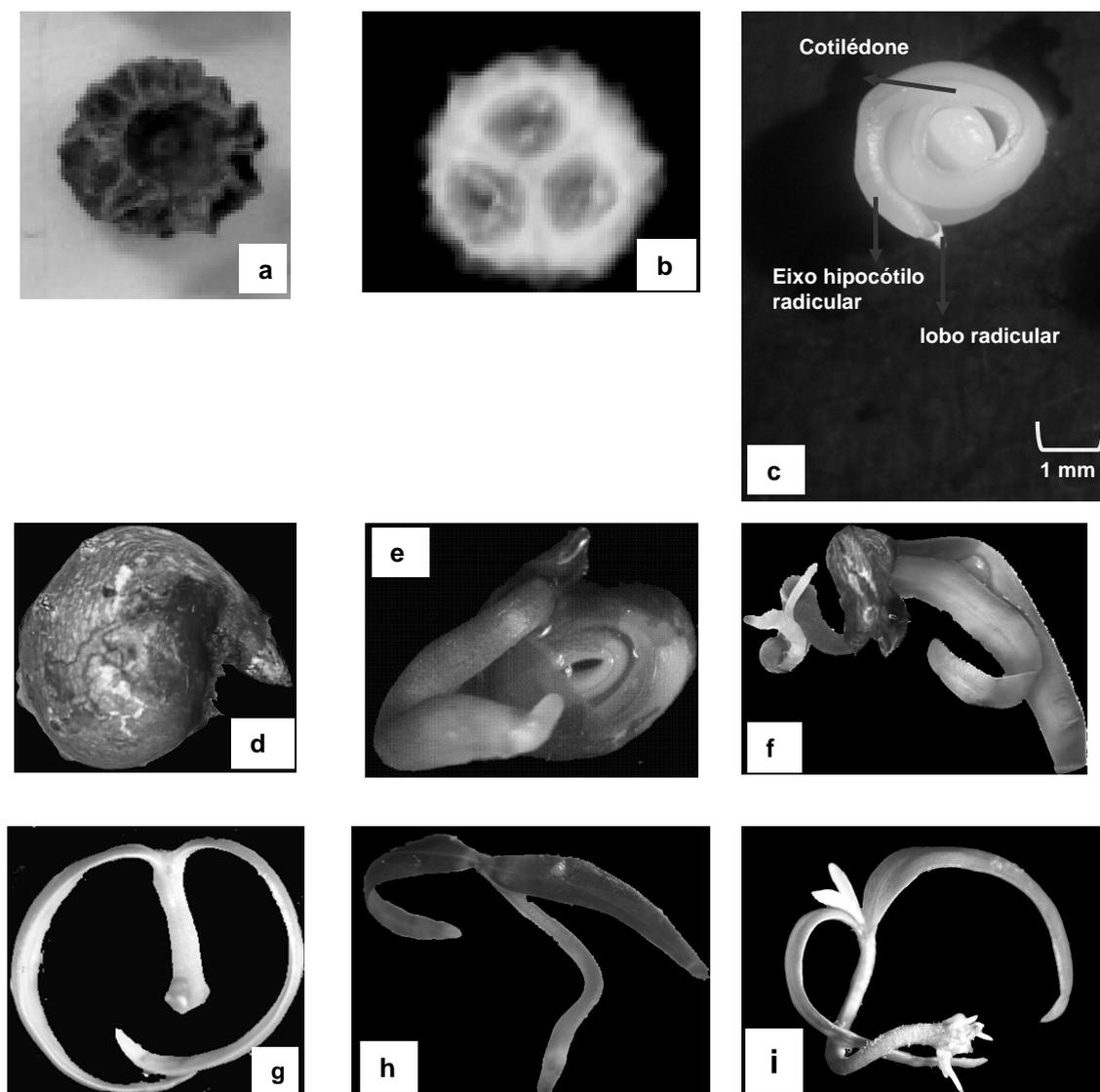


Fig. 6. Diásporo, semente e desenvolvimento da plântula de *Byrsonima intermedia* A. Juss. – a. aspecto geral de diásporo; b. estrutura interna de diásporo por imagem de raios X; c. semente com cotilédone, hipocótilo radicular e lobo radicular; d. semente intacta envolvida com pirênio; e. rompimento do pirênio e alongamento do epicótilo; f. alongamento da folha cotiledonar, g. crescimento da folha cotiledonar e do epicótilo; h. desenvolvimento do lobo radicular e da plântula; i. aparecimento do segundo par de folhas e desenvolvimento da radícula.

Os estudos de viabilidade de *B. intermedia* mostraram que de acordo com as concentrações de tetrazólio, nas sementes apresentaram comportamentos fisiológicos distintos em função dos microambientes (Fig. 7,8 e 9). Na concentração de 0,036% do sal, a viabilidade das sementes foi similar entre os microambientes. Os maiores índices de sementes viáveis foram encontrados no MMA com 44% do total, enquanto no MME este valor foi de 38% aproximadamente (Fig. 7). Sementes mortas foram encontradas somente no MME, com valor médio de 4%. Na concentração 0,075% do sal, pôde-se verificar que a viabilidade das sementes no MMA foi maior comparada as sementes oriundas do MME (Fig. 8). Valores superiores de sementes viáveis foram mantidos (44%) enquanto no MME foi detectada uma queda de 20% (Fig. 8). O índice de semente mortas no MME aumentou para 52% do lote total. Na maior concentração de sal (0,1%), comprovou-se a maior viabilidade por parte dos indivíduos arbóreos que ocorrem no MMA (Fig.

9). Apesar da diminuição no índice de sementes viáveis no MMA (30%), o valor ainda manteve-se superior comparado ao número de sementes viáveis no MME (16%).

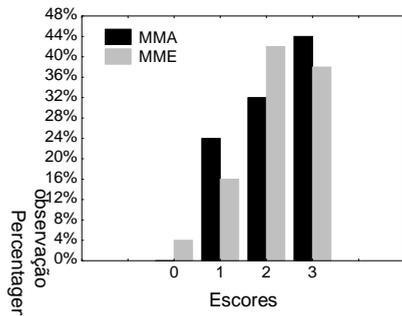


Fig. 7. Percentagem de sementes em escores à 0,036%

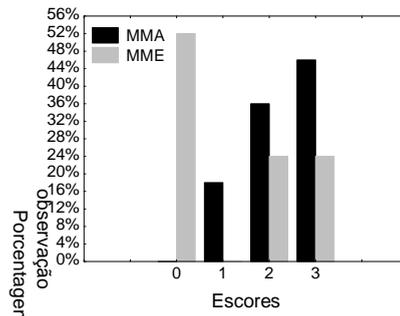


Fig. 8. Percentagem de sementes em escores à 0,075%

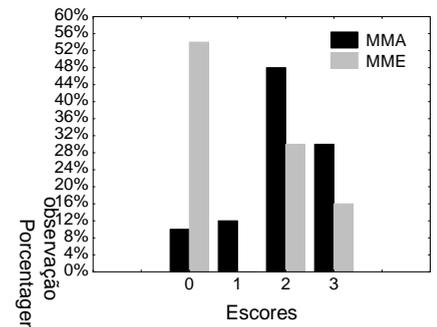


Fig. 9. Percentagem de sementes em escores à 0,1%

4. Discussão

O conteúdo de água no ponto de maturidade fisiológica está entre os principais critérios para o entendimento da ecologia de espécie vegetais (Davide et al., 2001). Neste aspecto, os teores de água determinado para os diferentes compartimentos da estrutura propagativa em *B. intermedia* mostraram que as sementes possuem conteúdo hídrico muito inferior comparado aos demais compartimentos (diásporo e polpa do fruto). Os diferentes graus de hidratação entre as partes da estrutura propagativas podem ser atribuídos às diferenças na composição química, à morfologia das partes e às variações na permeabilidade dos tecidos (Marcos Filho, 2005). Segundo Marcos Filho (2005) o teor de água de um óvulo recém fecundado é de, no mínimo, 80%. Este valor vai diminuindo à medida que a semente se desenvolve (Marcos Filho, 2005). Esse decréscimo do grau de umidade prossegue até que as sementes atinjam o ponto de equilíbrio com a umidade relativa do ar, mas em geral depende das características da espécie (Marcos Filho, 2005). Araújo et al (2009) estudando *B. verbascifolia* (L.) DC. nos Tabuleiros Costeiros detectaram 7,32% de umidade inicial nas sementes. Estes autores também concluíram que estas sementes perdiam a viabilidade 24 horas após sua coleta sugerindo um comportamento recalcitrante. Outra característica observada em *B. intermedia* foi a alta umidade da drupa dos frutos, o que possivelmente está associado ao potencial da espécie ser atrativa de insetos e microorganismos que justifica sua dispersão por zoocoria. Para alguns autores, as espécies que compõem o gênero *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. geralmente possuem dispersão ornitocórica (Garcia-Nunes et al., 2001) e mirmecórica. (Farji e Silva, 1995). Consequentemente, pela atuação destes organismos nas camadas superficiais o crescimento e desenvolvimento do embrião é facilitada.

Após a maturidade de sementes, a captação de água é imprescindível para o reinício de suas atividades metabólicas (Marcos Filho, 2005). Neste sentido, a primeira fase de embebição de *B. intermedia* é caracterizada pela rápida transferência de água do substrato para a semente, devido à diferença acentuada entre os potenciais hídricos. Nesta fase surgem os primeiros sinais da reativação do metabolismo, com aumento acentuado da atividade respiratória e liberação de energia para a germinação, a ativação de enzimas e síntese de proteínas (Marcos Filho, 2005). Na Fase 2, a velocidade de hidratação e intensidade de

respiração das sementes da espécie estudada diminuíram drasticamente. Esta fase, caracterizada por atividades constituintes do processo bioquímico, é necessária para a síntese de enzimas, de DNA e de mRNA, exauridos na Fase 1. O início da Fase 3 é concretizado pela retomada de crescimento do embrião, identificado pela protusão da raiz primária (Marcos Filho, 2005).

O sucesso de uma espécie vegetal depende, em especial nos estágios iniciais de formação, da sua biologia reprodutiva e também dos mecanismos envolvidos na dispersão para favorecer o seu estabelecimento, sobrevivência e perpetuação (Laboriau, 1973). Normalmente isto depende do porte do indivíduo, da morfologia de seus frutos e sementes (Stefanello, 2010). Neste sentido, os diásporos de *B. intermedia* possuem densidade superior à densidade da água e, não conseguem ser transportados pela água. Além disso, no segundo estágio de crescimento, a semente da espécie desenvolve um epicótilo alongado, permitindo sua fixação, juntamente com o crescimento da radícula, em sedimentos próximos do corpo d'água. Aliada às características descritas acima, o período total de germinação de 21 dias, permite a classificação de *B. intermedia* como planta de ambiente ripário. Portanto, a sua rapidez de germinação e conformação são apropriadas para a espécie se estabelecer em ambientes inundados (Rodrigues e Shepherd 2000). Stella e Battles (2010) estudando várias espécies vegetais em áreas ripárias observaram que as plântulas que alocam biomassa nas raízes e possuem rápido crescimento radicular obtiveram maior resistência à sazonalidade hídrica e se estabeleceram mais facilmente. Araújo et al. (2004) observou a importância do banco de plântulas na manutenção de ecossistemas vegetais ripários comparado à efetividade das chuvas e do banco de sementes. Desta maneira, estas unidades funcionais exercem seu importante papel na disseminação da espécie em ambientes ripários.

O estudo da viabilidade de semente de florestas tropicais em condições naturais pode assegurar os processos de regeneração natural. A sua eficiência nos programas de revegetação depende da disponibilidade de sementes, dos agentes de dispersão e das condições do ambiente (Davide et al., 2000). Neste sentido, a viabilidade de sementes em *B. intermedia* foi destacada em ambientes próximo ao corpo d'água comparado àquelas de ambientes com ausência de inundação. Segundo Marcos Filho (2005), as condições ambientais durante as diversas etapas de desenvolvimento das sementes podem exercer influência direta sobre a sua qualidade quando mais maduras. Muenscher (1936) avaliando sementes em condições naturais observaram que a sua viabilidade foi em função do excesso de luminosidade. Entre as características mais importantes para a formação de sementes, provavelmente a disponibilidade hídrica no solo pode favorecer a formação de sementes não-defeituosas (Marcos Filho, 2005).

Portanto, maiores informações sobre as estratégias ecofisiológicas de plantas que ocorrem em microambientes ripários inundados devem ser levantados para um melhor entendimento sobre o seu manejo e conservação.

5. Agradecimentos

Os autores agradecem a FAPEMIG pelo suporte financeiro. Ao Prof. Dr. José Márcio Rocha Faria e a toda equipe do Laboratório de Sementes Florestais da UFLA.

6. Referências

- Anderson, W.R. (1977). Byrsonimoideae, a new subfamily of the Malpighiaceae. *Leandra*, n. 7: p. 5-18.
- Araújo, R.R.; Santos, E.D.; Lemos, E.E.P.; Alves, R.E. (2009). Caracterização biométrica de frutos e sementes de genótipos de murici (*Byrsonima verbascifolia* (L.) Rich.) do tabuleiro costeiro de Alagoas. *Caatinga*, v.22, n.3: p.224-228.
- Brancalion, P.H.S.; Novembre, A.D.L.C.; Rodrigues, R.R.. Seed development, yield and quality of two palm species growing in different tropical forest types in SE Brazil: implications for ecological restoration. *Seed Science & Technology*, n. 39: p. 412-424.
- Costa, A.M.; Gobbi, E.L.; Demuner, V.G.; Hebling, S.A. (2006). O efeito da inundação do solo sobre o crescimento inicial de *Schizolobium parahyba* (Vell.) S.F. Blake, guapuruvu. Disponível em <www.naturezaonline.com.br/natureza/conteudo/pdf/08_Greg%25C3%25B3rioTAetal_9198.pdf>. Acesso em: 26 jul. 2010.
- Darosci, A.A.; Paulilo, M.T.S. (2011). Ecophysiological aspects of the seed and seedling of *Raulinoa echinata* (Rutaceae), a species endemic to the riparian forests of Itajaí valley, SC, Brazil. *Rodriguésia*, n. 62(2): p. 273-281.
- Davide, A.C.; Carvalho, L.R.; Tonetti, O.A.O. (2001). Levantamento do grau de umidade de sementes de espécies florestais após beneficiamento. *Informativo Abrates*, Curitiba, v.11: p.285-287.
- Davide, A.C.; Ferreira, R.A.; Faria, J.M.R.; Botelho, S.A. Restauração de matas ciliares. *Informe Agropecuário*, Belo Horizonte, v.21, n.207: p. 65-74.
- Davide, A.C.; Silva, E.A.A. (2008). *Produção de sementes e mudas de espécies florestais*. Lavras: Ed. UFLA. 175p.
- Farji-Brenner, A.; Silva, J. F. (1995). Leaf-cutting ants and forest groves in tropical savanna: facilitated succession? *Journal of Tropical Ecology*, n. 11: p. 651-669.
- Ferreira, D. F. (2005). *Estatística básica*. Lavras: UFLA. 760p.
- Garcia-Nunes, C.; Azocar, A.; Silva, J. F. (2001). Seed production and soil seed bank in three evergreen woody species from a neotropical savanna. *Journal of Tropical Ecology*. n. 17: p.563-576.
- García-Verdugo, C.; Mendez, M.; Velazquez-Rosas, N.; Balaguer, L. (2010). Contrasting patterns of morphological and physiological differentiation across insular environments: phenotypic variation and heritability of light-related traits in *Olea europaea*. *Oecologia*, n. 164: p. 647-655.
- Hamrick, J. L., Murawski, D. A.; Nason, J. D. (1993). The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of tropical tree populations. *Vegetatio*, n. 107/108: p. 281-297.
- He, C.-J., Finlayson, S.A., Drew, M.C., Jordan, W.R., Morgan, P.W. (1996). *Plant Physiology*. n. 112: p. 1679-1685
- Johansson M, Nilsson C, Nilsson E. (1996). Do rivers function as corridors for plant dispersal? *Journal Vegetatio Science*. n. 7: p. 593-598.
- Labouriau, M.L.S. (1973). A semente de *Magonia pubescens* St. Hil. - Morfologia e germinação. *Academia Brasileira de Ciências*, n. 45: p. 501-537.

- Leyer, I. (2006). Dispersal, diversity and distribution patterns in pioneer vegetation: The role of river – floodplain connectivity. *Journal of Vegetation Science*, n. 17, p. 407-416.
- Leyer, I.; Pross, S. (2009). Do seed and germination traits determine plant distribution patterns in riparian landscapes? *Basic and Applied Ecology*, n. 10. p. 113-121
- Mallik, A.U., Lamb, E.G.; Rasid, H. (2001). Vegetation zonation among the microhabitats of an artificial river channel: Analysis and application of below-ground species trait patterns. *Ecological Engineering*, n. 18: p. 135-146.
- Mamede, M.C.H. (2010). *Byrsonima* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB008827>>. Acesso em: 12 Jul. 2011.
- Marcos Filho, J. (2005). *Fisiologia de sementes de plantas cultivadas*. Piracicaba: Fealq, 495p.
- Naiman, R. J.; Décamps, (1997). H. The ecology of interfaces: Riparian Zones. *Annual Review Ecology Systematic*, n. 28: p. 621-58.
- Nakagawa, J. Testes de vigor baseado no desempenho das plântulas: In: Krzyzanowski, F.C.; Vieira, R.D.; França Neto, J.B. (1999). *Vigor de sementes: conceitos e testes*. Londrina: Abrates, 218p.
- Oliveira, M.I.B.; Polido, C.A.; Costa, L.C.; Fava, W.S. (2007). Sistema reprodutivo e polinização de *Byrsonima intermedia* A. Juss. (Malpighiaceae) em Mato Grosso do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências*, Porto Alegre, v. 5, n. 1: p. 756-758.
- Ouborg, N. J.,; R. Van-Treuren. (1995). Variation in fitness-related characters among small and large populations of *Salvia pratensis*. *Journal of Ecology*, n. 83: p. 369-380.
- Pozo, A. D.; Ovalle, C.; Aronson, J.; Avendaño, J. (2002). Ecotypic differentiation in *Medicago polymorpha* L. along an environmental gradient in central Chile. I. Phenology, biomass production and reproductive patterns. *Plant Ecology*, n. 159: p. 119-130.
- Rodrigues, R.R.; Nave, A. G. (2000). Heterogeneidade florística das matas ciliares. In: Rodrigues, R.R.; Leitão-Filho, H.F. (eds.). *Matas ciliares: conservação e recuperação*. Edusp/Fapesp, São Paulo. p. 45-72.
- Rodrigues, R.R.; Shepherd, G.J. (2000). Fatores condicionantes da vegetação ciliar. In: Rodrigues, R.R.; Leitão-Filho, H.F. (eds.). *Matas ciliares: conservação e recuperação*. Edusp/Fapesp, São Paulo. p. 101-108.
- Sigrist, M.R.; Sazima, M. (2004). Pollination and reproductive biology of twelve species of neotropical Malpighiaceae: Stigma morphology and its implications for the breeding systems. *Annals of Botany*, n. 94: p. 33-41.
- Stefanello, D.; Ivanauskas, N.M.; Martins, S.V.; Silva, S.; Kunz, S.H. (2010). Síndromes de dispersão de diásporos das espécies de trechos de vegetação ciliar do rio das Pacas, Querência – MT. *Acta Amazonica*. v. 40(1) 2010: p. 141-150
- Stella, J.C.; Battles, J.J. (2010). How do riparian woody seedlings survive seasonal drought? *Oecologia*, n. 164: p.579-590.
- Turner, M.G., Baker, W.L., Peterson, C.J.; Peet, R.K. (1998) Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems*, n. 1, p. 511-523.

- Vilas Boas, J.C. (2009). Fenologia e biologia reprodutiva de *Byrsonima intermedia* A. Juss. e *B. pachyphylla* Griseb (Malpighiaceae): Recursos-chave em remanescente de cerrado, Mato Grosso do Sul, Brasil. Dissertação de mestrado: UFMS, 43p.
- Voesenek, L.A.C.J., Rijnders, J.H.G.M., Peeters, A.J.M., Van de Steeg, H.M.V., De Kroon, H. (2004). Plant hormones regulate fast shoot elongation under water: from genes to communities. *Ecology* 85: p. 16-27.
- Wang, B. C.; T. B. Smith. (2002). Closing the seed dispersal loop. *Trends Ecology Evolution*. n.17: p. 379-385.
- Wenny, D.G. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs*, n. 70: p. 471-474.
- Wilson, E.O. (1992). *The Diversity of Life*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 424p.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A heterogeneidade ambiental de microambientes ripários é de suma importância quando se considera a localização de indivíduos arbóreos em função das suas margens, pois, esta heterogeneidade é capaz de influenciar o seu comportamento ecológico consequentemente interferir sobre os fluxos de organismos, fonte de propágulos e distribuição de populações nestas áreas. De acordo com os estudos realizados nestas populações de plantas procurou-se avaliar as respostas ecológicas de estruturas reprodutivas e de diversidade genética de subpopulações naturais ocorrendo em microambientes distintos nas áreas ripárias. Foram discutidas as respostas ecológicas das populações de plantas e elaborados argumentos alternativos para explicar o padrão de distinção das subpopulações nas referidas áreas ripárias. Em suma, nas subpopulações de *Byrsonima intermedia* e *Byrsonima verbascifolia* foram detectadas aspectos distintos de morfologia e esforço reprodutivo, elevada heterogeneidade genotípica e ausência de endogamia com os indivíduos estudados. Nas condições ambientais de ocorrência das subpopulações em função da fertilidade do solo, a maior produção de propágulos em solos menos férteis sugere uma estratégia de sobrevivência para a perpetuação das espécies nestes locais. Os resultados são relevantes, pois este comportamento de plantas poderá refletir sobre maiores critérios da seleção de indivíduos arbóreos com fins de coleta de propágulos como jardim de porta sementes e consequentemente um reflexo sobre a manutenção da biodiversidade destas populações. Ressalta-se que atualmente estão sendo implementados programas de coleta de propágulos com fins de conservação de espécies vegetais para a recomposição de matas ciliares e estas informações discutidas aqui podem agregar valor ao seu rendimento.

Outro estudo investigado foi a resposta morfoanatômica nestas mesmas subpopulações de plantas, que poderia justificar a coexistência da espécie nos distintos microambientes. Em uma escala espacial de pequena equidistância, 100-200 metros aproximadamente, de indivíduos arbóreos evidenciaram a relevância da sua conservação, onde os parâmetros morfoanatômicos mostraram significativamente distintos, em especial na espessura de tecidos parênquimáticos e morfometria estomática das folhas dos indivíduos. Estes parâmetros anatômicos podem ser definidores sobre a distribuição e estabelecimento inicial de plântulas nestes microambientes. Assim a conservação destes indivíduos *in situ* como banco de germoplasma, como exemplo, podem ser definidores sobre o sucesso de indivíduos quando suas progêneses forem utilizadas em programas de revegetação e inseridos em ambientes que correspondem ao seu ambientes de origem, como aqueles indivíduos provenientes de condições extremas de fertilidade, água do solo e luminosidade. De acordo com a teoria de efeito ambiental maternal características fenotípicas experimentada pela planta-mãe são transferíveis à progênie, isto pode tornar um processo definidor no que tange ao adequado manejo de implantação em áreas ripárias. Aliado a isto, estudos de alocação de nutrientes realizados em estruturas reprodutivas das mesmas subpopulações revelaram que os indivíduos comportaram diferentemente no acúmulo de compostos orgânicos e macronutrientes, sendo as maiores concentrações nos microambientes mais próximos do corpo d'água. Nesta subpopulação revelou maior teor de fibra bruta e menor concentração de compostos secundários, o que sugerem-se distintos padrão de comportamento e ou relação com

organismos fitófagos e/ou dispersores. Neste aspecto, o manejo sobre a coleta de propágulos em subpopulações de plantas em ambientes ripários pode ser significativo na medida em que possivelmente a atuação destes organismos pode interferir na formação e no vigor dessas fontes de propágulos, conseqüentemente na produção de mudas que serão utilizadas para a recomposição destas áreas. Sobre os estudos de caracterização das estruturas propagativas somadas a presença de plântulas naqueles microambientes onde a água exerce um papel importante no seu desenvolvimento justifica a ocorrência em ambientes inundados.

Estas informações podem ser úteis nas comparações quantitativas entre espécies com diferentes ou similares histórias de vida, quanto a coancestralidade espacial e comportamento ecológico. Em escala regional, tais informações serão uma referência útil na elaboração de estratégias de amostragem visando outros estudos em microescala nestas áreas ou, mesmo, na mensuração e na comparação dos níveis de diversidade genética, morfológica e anatômica em outras populações do gênero *Byrsonima* e/ou espécie vegetal. Além disso, o estudo da sua biologia reprodutiva serão relevantes para a continuidade dos estudos sobre fluxo gênico da espécie na paisagem, principalmente considerando-se que já existe uma série destes estudos realizados em outras espécies do gênero. O aspecto funcional da heterogeneidade ambiental de microambientes ripários refere-se a resposta ecológica peculiar de cada espécie a sua localização nestes ambientes, e por isso, novas hipóteses e a investigação em outras espécies com diferentes comportamentos deverão fazer parte da continuidade dos estudos. Estudos baseados em métodos diretos para estimar e determinar padrões distintos de comportamento são necessários para o entendimento do sucesso de suas progênie quando distribuídas nos diferentes microambientes ripários. Assim, maiores estudos deverão, basicamente, responder as seguintes perguntas: Em áreas ripárias, a heterogeneidade ambiental dos seus microambientes podem refletir significativamente sobre o efeito maternal nas subpopulações de indivíduos arbóreos? A distância em macroescala das subpopulações podem refletir na distância genética? As diferentes características morfoanatômica encontradas em subpopulações de espécies arbóreas em áreas ripárias podem ser herdáveis à progênie? A concentração de compostos orgânicos e macronutrientes em frutos de *Byrsonima* podem interferir na qualidade de mudas da progênie? Existe uma relação entre concentração de fibras e de polifenóis com as estratégias de dispersão para o gênero estudado? A distinta viabilidade de semente das subpopulações de *Byrsonima* provenientes de microambientes ripários poderá refletir significativamente na qualidade da progênie? Outras espécies apresentam o mesmo comportamento ecológico encontrado para o gênero *Byrsonima*? Através das informações sobre os diferentes grupos de espécies poderá direcionar ao conhecimento mais aprofundado sobre a ecologia desta vegetação e com isto promover um adequado manejo desta vegetação, em que a escala espacial são fatores relevante a ser considerado.

ANEXOS

Anexo 01. Planilha de dados referente ao regime de inundação do PETI e PERD referentes aos três anos de avaliação.

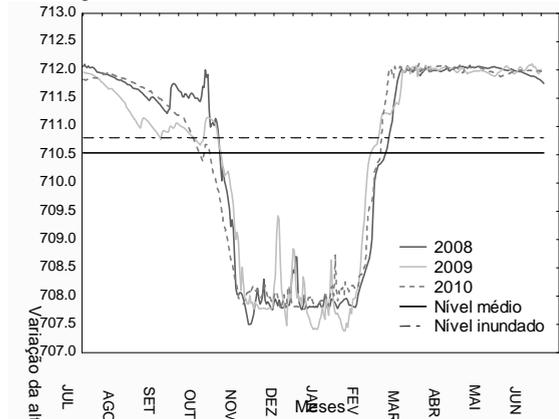


Figura 1. Regime hidrológico do reservatório hidrelétrico de PETI

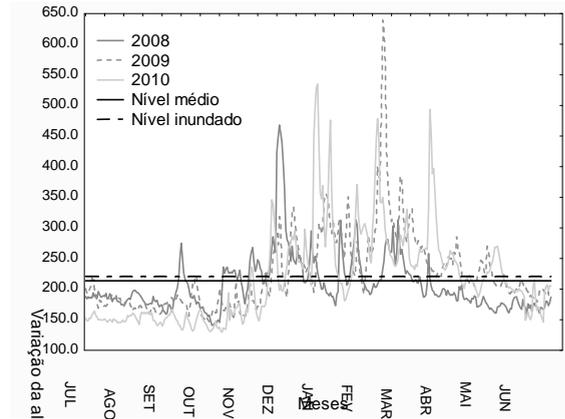


Figura 2. Regime hidrológico de lago natural do PERD

Anexos 02. Planilha de dados referente aos sistemas enzimáticos adotados para caracterização genética das subpopulações de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth.

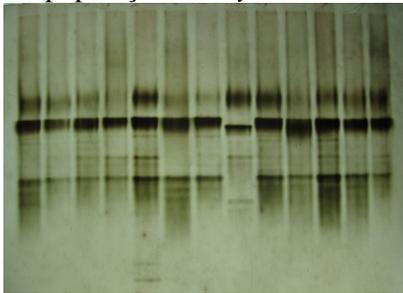


Figura 3. Revelação do sistema enzimático α -EST com amostras de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth..

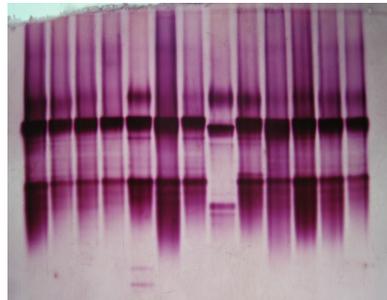


Figura 4. Revelação do sistema enzimático β -EST com amostras de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth..

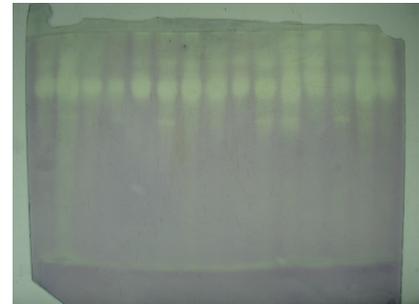


Figura 5. Revelação do sistema enzimático ADH com amostras de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth..

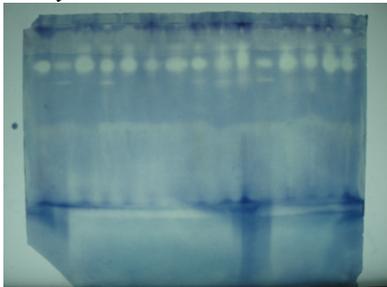


Figura 6. Revelação do sistema enzimático GLDH com amostras de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth..



Figura 7. Revelação do sistema enzimático GLDH com amostras de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth..

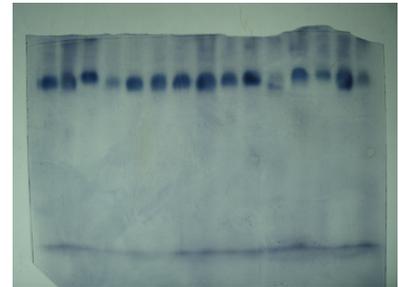


Figura 8. Revelação do sistema enzimático MDH com amostras de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth..



Figura 9. Revelação do sistema enzimático Peroxidase com amostras de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth..

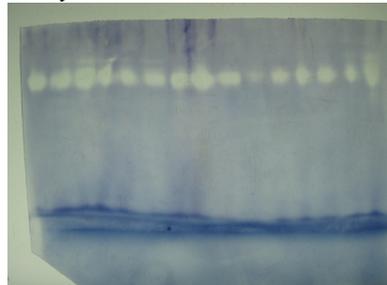


Figura 10. Revelação do sistema enzimático SDH com amostras de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth..

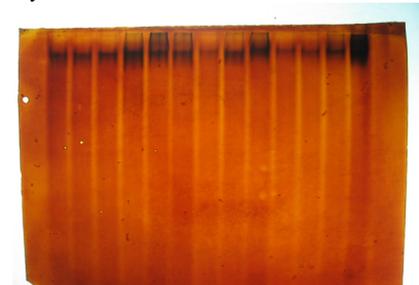


Figura 11. Revelação do sistema enzimático ACP com amostras de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth..

Anexo 03. Planilha de dados referente aos cortes anatômicos realizados em folhas de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth.

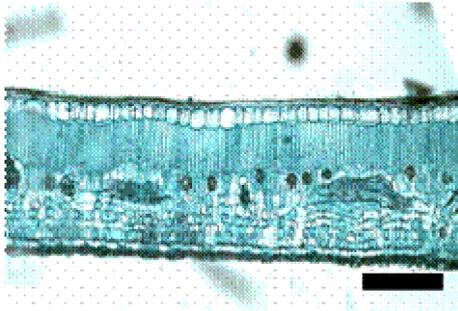


Figura 12. Corte transversal em folhas de *Byrsonima intermedia* A. Juss. Barra = 30µm.

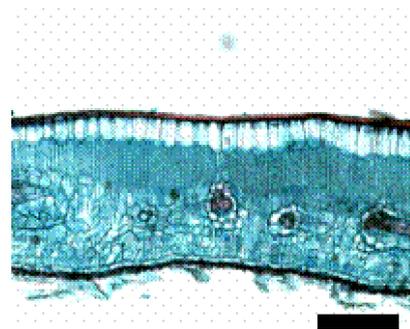


Figura 13. Corte transversal em folhas de *Byrsonima verbascifolia* (L.) DC. Barra = 30µm.

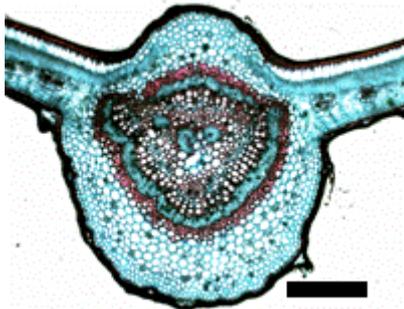


Figura 14. Corte transversal do cilindro central em folhas de *Byrsonima intermedia* A. Juss. Barra = 60µm.



Figura 15. Corte transversal do cilindro central em folhas de *Byrsonima verbascifolia* (L.) DC. Barra = 60µm.

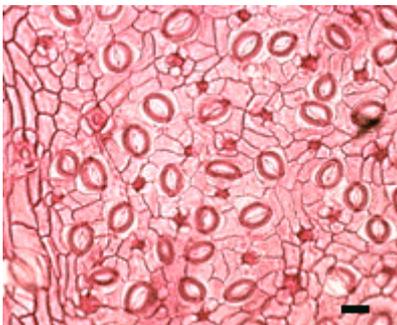


Figura 16. Corte paradérmico em folhas de *Byrsonima intermedia* A. Juss. Barra = 10µm.

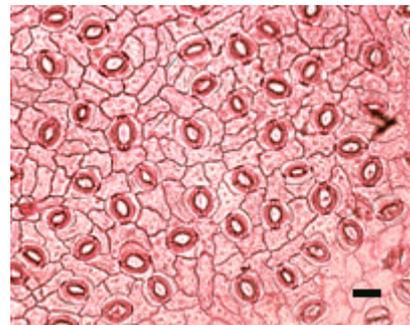


Figura 17. Corte paradérmico em folhas de *Byrsonima verbascifolia* (L.) DC. Barra = 10µm.

Anexo 04. Planilha de dados referente ao perfil de coloração em sementes de *Byrsonima intermedia* A. Juss. após teste de tetrazólio



Figura 18. Padrão de coloração de uma semente morta – Escoes 0. Barra = 1mm



Figura 19. Padrão de coloração de uma semente deteriorada – Escoes 1. Barra = 1mm



Figura 20. Padrão de coloração de uma semente parcialmente deteriorada – Escoes 1,5. Barra = 1mm



Figura 21. Padrão de coloração de uma semente vigorosa – Escoes 2. Barra = 1mm

Anexo 05. Freqüências alélicas e tamanho da amostra (n) em 10 locos aloenzimáticos para duas subpopulações de *B. intermedia*.

Loco	Alelo	População 1	População 2
a EST1	1	0.7333	0.4783
	2	0.2667	0.5217
	N	30	23
a EST2	1	0.4545	0.4630
	2	0.5455	0.5370
	N	22	27
a EST3	1	0.5517	0.4688
	2	0.4483	0.5313
	N	29	32
b EST1	1	0.4828	0.5000
	2	0.5172	0.5000
	N	29	34
b EST2	1	0.6207	0.4706
	2	0.3793	0.5294
	N	29	34
b EST3	1	0.5345	0.5147
	2	0.4655	0.4853
	N	29	34
PO1	1	1.0000	1.0000
	2	0.000	0.000
	N	32	32
PO2	1	0.5000	0.5313
	2	0.5000	0.4688
	N	32	32
PO3	1	0.2656	0.3750
	2	0.7344	0.6250
	N	32	32
GLDH	1	0.4615	0.5161
	2	0.5385	0.4839
	N	26	31
ADH	1	0.8036	0.8333
	2	0.1964	0.1667
	N	28	36
MDH	1	0.6786	0.7083
	2	0.3214	0.2917
	N	28	36
GDH	1	0.2963	0.2826
	2	0.7037	0.7174
	N	27	23
SDH	1	0.4038	0.3077
	2	0.5962	0.6923
	N	26	26

Anexo 06. Estimativas dos coeficientes médios de endogamia dentro das populações (\hat{f}), do conjunto das populações (\hat{F}) e da divergência genética entre populações ($\hat{\theta}_P$) em duas subpopulações de *B. intermedia*.

Loco	\hat{f}	\hat{F}	$\hat{\theta}_P$
a EST1	-0.362027	-0.200532	0.118570
a EST2	-0.673592	-0.684693	-0.006633
a EST3	-0.844551	-0.847715	-0.001715
b EST1	-0.642320	-0.650775	-0.005148
b EST2	-0.557803	-0.542423	0.009873
b EST3	-0.645887	-0.645887	-0.000833
PO1	***	***	***
PO2	-0.490982	-0.50000	-0.006048
PO3	-0.258701	-0.238938	0.015701
GLDH	-0.536317	-0.539807	-0.02272
ADH	-0.205701	-0.217433	-0.009730
MDH	0.426789	-0.436883	-0.007074
GDH	-0.391628	-0.408240	-0.011937
SDH	-0.554622	-0.536741	0.011502
Média	[-0.523400]	[-0.50958]	[0.009069]

[] = intervalo de confiança (nível de probabilidade de 5%); * = significativo ao nível de 5% de probabilidade

Anexo 07. Frequências alélicas e tamanho da amostra (n) em 10 locos aloenzimáticos para duas subpopulações de *B. verbascifolia*.

Loco	Alelo	População 1	População 2
a EST1	1	1.0000	1.0000
	2	0.0000	0.0000
	N	31	26
a EST2	1	0.4194	0.6538
	2	0.5806	0.3462
	N	31	26
a EST3	1	0.5000	0.5385
	2	0.5000	0.4615
	N	31	26
a EST1	1	1.0000	1.0000
	2	0.0000	0.0000
	N	31	26
a EST2	1	0.5435	0.3077
	2	0.4565	0.6923
	N	23	26
b EST1	1	1.0000	1.0000
	2	0.0000	0.0000
	N	31	26
b EST2	1	0.6452	0.6923
	2	0.3548	0.3077
	N	31	26
b EST3	1	1.0000	1.0000
	2	0.0000	0.0000
	N	31	26
b EST4	1	0.4839	0.5000
	2	0.5161	0.5000
	N	31	26
PO1	1	0.6774	0.6731
	2	0.3226	0.3269
	N	31	26
PO2	1	0.4677	0.5385
	2	0.5323	0.4615
	N	31	26
PO3	1	0.4677	0.5385
	2	0.5323	0.4615
	N	31	26
GLDH	1	0.6452	0.5208
	2	0.3548	0.4792
	N	31	26
ADH	1	0.6935	0.5385
	2	0.3065	0.4615
	N	31	26
MDH	1	0.7903	0.6364
	2	0.2097	0.3636
	N	31	22
GDH	1	0.3793	0.4259
	2	0.6207	0.5741
	N	29	27
SDH	1	0.5862	0.4444
	2	0.4138	0.5556
	N	29	27

Anexo 08. Estimativas dos coeficientes médios de endogamia dentro das populações (\hat{f}), do conjunto das populações (\hat{F}) e da divergência genética entre populações ($\hat{\theta}_P$) em duas subpopulações de B. Verbascifolia.

Loco	\hat{f}	\hat{F}	$\hat{\theta}_P$
a EST1	***	***	***
a EST2	-0.484202	-0.479690	0.003040
a EST3	-0.933966	-0.930467	0.001809
a EST4	***	***	***
a EST5	-0.514235	-0.339179	0.115607
b EST1	***	***	***
b EST2	-0.419124	-0.425083	0.004199
b EST3	***	***	***
b EST4	-0.894110	-0.896685	0.001360
PO1	-0.314919	-0.330804	0.012080
PO2	-0.866766	-0.870916	-0.002223
PO3	-0.795410	-0.801646	-0.003473
GLDH	-0.475902	-0.408753	0.045497
ADH	-0.639346	-0.573700	0.040044
MDH	-0.404845	-0.348646	0.040003
GDH	-0.669900	-0.673336	-0.002058
SDH	-0.747447	-0.752485	-0.002883
Média	[-0.637282]	[-0.608918]	[0.017324]

[]= intervalo de confiança (nível de probabilidade de 5%); * = significativo ao nível de 5% de probabilidade