

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GENÉTICA E MELHORAMENTO

JÉSSICA PRISCILLA PEREIRA

Divergência funcional em características reprodutivas, morfológicas e fisiológicas de *Mabea fistulifera* ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica

ALEGRE – ES

2015

JÉSSICA PRISCILLA PEREIRA

Divergência funcional em características reprodutivas, morfológicas e fisiológicas de *Mabea fistulifera* ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Espírito Santo, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, para obtenção do título de Mestre em Genética e Melhoramento, área de concentração.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Cezar Cavatte

Co-orientador (a): Prof. Dr^a. Tatiana Tavares Carrijo

Co-orientador: Prof. Dr. Fábio Demolinari de Miranda

ALEGRE - ES

2015

JÉSSICA PRISCILLA PEREIRA

Divergência funcional em características reprodutivas, morfológicas e fisiológicas de *Mabea fistulifera* ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Espírito Santo, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, para obtenção do título de Mestre em Genética e Melhoramento, área de concentração Biotecnologia.

Aprovada em 09 de outubro de 2015.

COMISSÃO EXAMINADORA

Prof. Dr. Paulo Cezar Cavatte
Universidade Federal do Espírito Santo
Orientador

Prof. Dr^a. Tatiana Tavares Carrijo
Universidade Federal do Espírito Santo
Co-orientadora

Prof. Dr. Leandro Pin Dalvi
Universidade Federal do Espírito Santo

Dr. Rafael Fonsêca Zanotti
Universidade Federal do Espírito Santo

Aos meu pais, Vicente e Graça.
Ao meu avô João Cardoso (*in memoriam*).

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Acima de tudo a Deus, por ter me guiado e protegido nesta jornada cheia de obstáculos, tornando este sonho em realidade.

Aos meus pais, Vicente e Graça pelo amor e carinho, e que apesar da distância, sempre se fizeram presentes e dispostos a lutarem juntos pelos meus sonhos. Amo vocês!

Aos meus padrinhos Claudivan e Aparecida, pelo apoio incondicional e pelos conselhos sempre valiosos.

Ao meu irmão Allyson, pelas palavras de conforto, conselhos e pela companhia principalmente nos momentos mais críticos, e que mesmo com a distância sempre se fez muito presente.

A todos os meus tios (as) e primos (as) da família Cardoso, que sempre se fizeram presente em fotos, áudios e vídeos, e que nunca me deixaram esquecida mesmo com 349km de distância. Amo vocês!

Ao Prof. Dr. Paulo Cezar Cavatte, que além de orientador sempre foi um amigo e muitas vezes um conselheiro. Sempre ajudando no crescimento profissional, acadêmico e pessoal. Minha eterna admiração!

A minha amiga e “irmã” Priscila Bittencout pelos vários conselhos, apoio nos vários momentos críticos nessa jornada, pelos congressos e viagens (La Argentina! rs) sempre ao meu lado nesta conquista.

Ao Roger Damasceno por todo amor, carinho, apoio e preocupação. E principalmente pelas incontáveis horas escutando sobre Mabea, semente, fotossíntese, fotoassimilados... Desculpa! Mas eu tinha que ‘desabafar’ com alguém (rsrs)!!

Aos amigos (as) do grupo de Ecofisiologia principalmente meus “irmãos forever” Vinicius Moreira, Priscilla e Geovana pela força e auxílio durante os campos e análises.

Aos meus amigos Alegrenses, em especial Bruna Fernandes, Carolina Bernardes, Darcy Rebonato, Iasmini Nicoli, Jaqueline Pêgo, Lucas Mesquita, Paula Henrique, Paula Mauri, Renata Carvalho, Thays Lazarino, Vinicius Taquetti e Zé Dias que estiveram ao

meu lado durante os momentos de sufoco, saudade, alegrias, ROCK's... Alegre não seria tão Alegre sem vocês!

A todos os professores que tive durante a caminhada, em especial a Flávia Junqueira e Cléber Ribeiro pelos ensinamentos transmitidos ao longo de todos os anos de estudos.

Ao Rafael Zanotti, e aos Professores Leandro Pin e Tatiana Carrijo por terem aceitado participar da banca e pelas importantes contribuições.

A UFES e ao Programa de Pós-Graduação em Genética em Melhoramento pela oportunidade de estudo.

A FAPES, pela concessão de bolsa mestrado.

Esta Dissertação é de todos aqueles que tornaram possível sua concretização.

Meu muito obrigado a todos!

*“De um lado a poesia, o verbo, a saudade
do outro a luta, a força e a coragem ‘pra’ chegar no fim
e o fim é belo incerto, depende de como você vê
o novo, o credo, a fé que você deposita em você e só”*

“Anjo mais velho” - OTM

BIOGRAFIA

JÉSSICA PRISCILLA PEREIRA, nascida em Coronel Fabriciano – MG, em 8 de maio de 1991. Filha de Vicente de Paula Pereira e Maria das Graças Cardoso Pereira. Iniciou os estudos em 1995 no ensino infantil Brilho de Criança, em 1997 ingressou o ensino fundamental na Escola Municipal Raimunda Coura de Barcellus, e terminando o ensino médio na Escola Estadual Joaquim Gomes da Silveira Neto em 2008. Em fevereiro de 2009, iniciou a graduação em Ciências Biológicas pelo Centro Universitário do Leste de Minas Gerais- UNILESTE. Graduando-se em Licenciatura em dezembro de 2011, e Bacharelado em dezembro de 2012. Em agosto de 2013, ingressou no Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal do Espírito Santo (CCA-UFES).

RESUMO

Este trabalho objetivou estudar o desempenho ecofisiológico de matrizes de *Mabea fistulifera* em resposta as variações das condições ambientais e disponibilidade de recursos que ocorrem ao longo de um gradiente de altitude de 535 m (399 a 934 m). O estudo foi realizado em áreas de regeneração florestal de Floresta Atlântica, caracterizada pela fitofisionomia Floresta Estacional Semidecidual, na região do Caparaó-ES. A identificação e marcação das 29 matrizes ocorreu em outubro de 2013, juntamente com a coleta de material vegetal. As análises morfofisiológicas foram realizadas em março de 2014, após o período de máximo crescimento vegetativo. No final do período reprodutivo, frutos foram coletados para a determinação de características biométricas e desempenho germinativo. As matrizes apresentaram em média 5 frutos por cacho e frutos com massa seca de 1,7 g. As sementes apresentaram volume médio de 227,8 mm³ e massa seca de 83,3 mg. Com relação à partição de biomassa seca dos frutos, cerca de 85% estava particionada para o pericarpo e 15% particionada para as sementes. A germinação variou de 2 a 92%, enquanto que o índice de velocidade de germinação de 0,34 a 2,19. As características biométricas de frutos e sementes não foram associadas diretamente com a altitude de estabelecimento das matrizes. O desempenho germinativo (germinação e vigor) esteve estreitamente relacionado a proporção da biomassa seca do fruto particionada para as sementes e apresentou uma relação positiva com a variação da altitude. As características morfofisiológicas foram avaliadas e relacionadas com a altitude, disponibilidade de nutrientes no solo (fósforo disponível e soma de bases) e com fatores intrínsecos de cada planta matriz (índice de exposição da copa e diâmetro do caule). Entre as características avaliadas, a relação entre a área foliar e a área de xilema ativo de ramos (morfológica) e a condutância estomática (fisiológica), foram as que apresentaram maior variabilidade entre as matrizes. Regiões localizadas em maiores altitudes foram associadas com a diminuição da disponibilidade de nutrientes no solo e, matrizes que se estabeleciam nessas regiões, apresentaram maiores valores de área foliar específica e razão de área foliar. Matrizes de *M. fistulifera* apresenta plasticidade fenotípica em características morfofisiológicas em resposta à variação de altitude, associada com alterações na disponibilidade de água e nutrientes.

Palavras-chave: Ecofisiologia; oleaginosa; germinação; fotossíntese

ABSTRAT

This work aimed to study the ecophysiological performance matrices of *Mabea fistulifera* in response to changes in environmental conditions and availability of resources that occur along an elevation gradient of 535 m (399-934 m). The study was conducted in forest regeneration areas of the Atlantic Forest, characterized by vegetation type Forest Semideciduous in Caparaó-ES region. The identification and marking of 29 matrices occurred in October 2013, along with the collection of plant material. The morphological and physiological analyzes were carried out in March 2014, after the period of maximum vegetative growth. At the end of the reproductive period, fruits were collected for the determination of biometric features and germination performance. Matrices showed an average of 5 fruits per bunch and fruit with dry mass of 1.7 g. The seeds an average volume of 227.8 mm³ and dry weight of 83.3 mg. With the dry biomass of fruits partition, approximately 85% was partitioned in the pericarp and 15% partitioned to the seeds. Germination ranged 2-92%, while the germination speed index from 0.34 to 2.19. The fruits of biometrics and seeds were not associated directly with the altitude of establishment of headquarters. The germination performance (germination and vigor) was closely related to the proportion of dry biomass partitioned fruit for seed and showed a positive correlation with the change in altitude. The morphological and physiological characteristics were evaluated and related to altitude, nutrient availability in the soil (available phosphorus and sum of bases) and intrinsic factors of each plant matrix (Cup exposure index and stem diameter). Among the characteristics evaluated, the relationship between leaf area and xylem area active branches (morphology) and stomatal conductance (physiological), showed the highest variability between the arrays. Regions located at higher altitudes were associated with decreased availability of nutrients in the soil, and arrays that were established in these regions had higher specific leaf area values and leaf area ratio. *M. fistulifera* arrays presents phenotypic plasticity in morphological and physiological characteristics in response to changes in altitude, associated with changes in the availability of water and nutrients.

keywords: ecophysiology; oilseed; germination; photosynthesis.

LISTA DE ABREVIATURAS E UNIDADES

| | |
|--------------------|---|
| <i>A</i> | Taxa de assimilação líquida de carbono ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) |
| ACP | Análise de componentes principais |
| AF | Área foliar (cm^2) |
| AFE | Área foliar específica ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) |
| AFT | Área foliar total (cm^2) |
| AF: AX | Área foliar de ramo: área de xilema ativo do ramo ($\text{m}^2 \text{cm}^{-2}$) |
| ALT | Altitude (m) |
| AX | Área de xilema (cm^2) |
| C | Comprimento (cm) |
| C_i | Concentração interna de CO_2 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) |
| $D_{\text{ápice}}$ | Diâmetro do ápice (cm) |
| D_{base} | Diâmetro da base (cm) |
| DC | Diâmetro do caule (cm) |
| DLC | Densidade do lenho caulinar (g cm^{-3}) |
| <i>E</i> | Transpiração ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) |
| EUA | Eficiência instantânea do uso da água ($\mu\text{mol CO}_2 \text{mmol H}_2\text{O}^{-1}$) |
| FME | Fração de massa seca do fruto alocada em pericarpo (g g^{-1}) |
| FMS | Fração de massa seca do fruto alocada em semente (g g^{-1}) |
| GER | Germinação (%) |
| g_s | Condutância estomática ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) |
| IVG | Índice de velocidade de germinação |
| MS | Massa seca (mg) |
| MU | Massa úmida (mg) |
| MSC | Massa seca do caule (g) |
| MSEr | Massa seca do pericarpo por repetição (mg) |
| MSF | Massa seca do fruto (g) |
| MSFo | Massa seca da folha (g) |
| MSFr | Massa seca do fruto por repetição (g) |
| MSS | Massa seca de semente (mg) |
| MSSe | Massa seca do segmento (g) |
| MSSr | Massa seca de semente por repetição (mg) |
| NFC | Número de frutos por cacho |

| | |
|------|---|
| NFR | Número de frutos por repetição |
| NSR | Número de sementes por repetição |
| P | Fósforo (mg dm^{-3}) |
| PC 1 | Componente principal 1 (%) |
| PC 2 | Componente principal 2 (%) |
| RAF | Razão da área foliar (cm^2g^{-1}) |
| SB | Soma de bases (cmolc dm^{-3}) |
| V | Volume (cm^3) |
| VOL | Volume da semente (mm^3) |

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

- Figura 1.** Cachos e frutos de *Mabea fistulifera*. A linha tracejada vermelha indica a região onde foi realizado o corte durante a coleta..... 31
- Figura 2.** Número de frutos por cacho (NFC) de 29 matrizes de *M. fistulifera* localizadas em fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual, ao longo de um gradiente de altitude na Região do Caparaó-ES. Médias seguidas por mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott, a 1% de probabilidade.....35
- Figura 3.** Massa seca do fruto (MSF) de 29 matrizes de *M. fistulifera* localizadas em fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual, ao longo de um gradiente de altitude na Região do Caparaó-ES. Médias seguidas por mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott, a 1% de probabilidade..... 36
- Figura 4.** Massa seca de semente (MSS)[a] e volume de semente (VOL)[b] de 29 matrizes de *M. fistulifera* localizadas em fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual, ao longo de um gradiente de altitude na Região do Caparaó-ES. Médias seguidas por mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott, a 1% de probabilidade..... 38
- Figura 5.** Partição de massa seca de frutos de 19 matrizes de *M. fistulifera* localizadas em fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual, ao longo de um gradiente de altitude na Região do Caparaó-ES. Os dados estão apresentados em porcentagem (%). [FME (massa seca alocada em epimesocarpo); FMS (Massa seca alocada em semente)]..... 39
- Figura 6.** Germinação (GER)[a] e Índice de velocidade de germinação (IVG)[b] de 29 matrizes de *M. fistulifera* localizadas ao longo de um gradiente de altitude de Floresta Estacional Semidecidual na Região do Caparaó-ES. Médias seguidas por mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott, a 1% de probabilidade.....41
- Figura 7.** Análise de componente principal, para matrizes de *M. fistulifera* ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica. Os códigos numéricos correspondem às 29 matrizes avaliadas. [Número de frutos por cacho (NFC); Fração de massa da semente (FMS); Massa seca da semente (MSS); Germinação (GER); Índice de Velocidade de Germinação (IVG)].....43
- Figura 8.** Agrupamento método ligação completa de 29 matrizes de *M. fistulifera* ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica. Considerando 50% da distância

Euclidiana detectamos a existência de 5 grupos. Os códigos numéricos correspondem às 29 matrizes avaliadas.....44

Figura 9. Relação entre a Componente principal 1, componente principal 2, número de frutos por cacho, massa seca da semente, massa seca do fruto, fração de biomassa alocada em semente, germinação e Índice de velocidade de germinação com a altitude de matrizes de *M. Fistulifera* localizadas ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica. *r*: Correlação de Pearson; *P*= significância do teste..... 47

CAPÍTULO 2

Figura 1. Ordenação de análise de componente principal, para matrizes de *M. fistulifera* ao longo de um gradiente de altitude, baseada em 6 características. Razão de área foliar (RAF); Área foliar específica (AFE); Área foliar por área de xilema (AF:AX); Densidade do lenho caulinar (DLC); Condutância estomática (g_s); Eficiência do uso de água (WUE). Os códigos numéricos correspondem às 29 matrizes avaliadas.....69

Figura 2. Agrupamento ligação completa realizado com os indivíduos de *Mabea fistulifera* localizados ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica. segundo o teste de Pilar, houve a formação de 3 grupos, com linha de corte à 5,2 (distância euclidiana) para significância de $P>10\%$. Os códigos numéricos correspondem às 29 matrizes avaliadas.....70

Figura 3. Relação da concentração de fósforo (P) e Soma de bases (SB) em um gradiente de altitude na Floresta Atlântica. *r*: Correlação de Pearson; *P*= significância do teste.....72

Figura 4. Relação entre Razão de área foliar (RAF), Área foliar específica (AFE), Densidade do lenho caulinar (DLC), Condutância estomática (g_s) e Eficiência do uso de água (WUE) com fósforo e Soma de bases de matrizes de *M. Fistulifera* localizadas ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica. *r*: Correlação de Pearson; *P*= significância do teste..... 74

Figura 5. Relação entre Razão de área foliar (RAF), Área foliar específica (AFE), Densidade do lenho caulinar (DLC), Condutância estomática (g_s) e Eficiência do uso de água (WUE) com altitude, Índice de exposição da copa e diâmetro do caule de matrizes de *M. Fistulifera* localizadas ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica. *r*: Correlação de Pearson; *P*= significância do teste.....75

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

Tabela 1. Coordenadas geográficas (latitude e longitude) e a altitude de 29 matrizes de *M. fistulifera* localizadas em áreas de regeneração florestal da Floresta Atlântica na região do Caparaó-ES.....33

Tabela 2. Estatística descritiva e resumo da ANOVA e do teste de agrupamento de Scott-Knott em características biométricas e germinativas de *M. fistulifera*. NFC: Número de frutos por cacho; MSF: Massa seca do fruto (g); MSS: Massa seca de semente (mg); FME: Fração de massa do fruto particionada para pericarpo ($g\ g^{-1}$); FMS: Fração de massa do fruto particionada para semente ($g\ g^{-1}$); VOL: Volume de semente (mm^3); GER: Germinação (%); IVG: Índice de velocidade de germinação; CV: coeficiente de variação (%); NG: Número de grupos formados de acordo do com o teste Scott-Knott; *F*: valor do teste *F*; *R*²: Porcentagem da variação total explicada pelo modelo (soma de quadrado do tratamento/soma de quadrado total); Máximo: Valor máximo encontrado entre as matrizes; Mínimo: Valor mínimo encontrado entre as matrizes.....35

Tabela 3. Auto-valores de características biométricas e germinativas de *M. fistulifera* utilizadas nas análises de componentes principais ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica. Estão apresentados os dois primeiros eixos e em negrito as características com maior poder explicativo em cada eixo.....42

Tabela 4. Correlação entre as características biométricas e desempenho fisiológico de sementes de *M. fistulifera* ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica. Foram calculados entre as variáveis avaliadas, altitude e os dois eixos ACP..... 45

CAPÍTULO 2

Tabela 1. Caracterização das 29 matrizes de *Mabea fistulifera* localizadas em áreas de regeneração florestal da Floresta Atlântica na região do Caparaó-ES. 64

Tabela 2. Variação de atributos morfológicos e fisiológicos de *M. fistulifera* em um gradiente de altitude na Floresta Atlântica. [Razão de área foliar (RAF; $cm^2\ g^{-1}$); Área foliar específica (AFE; $cm^2\ g^{-1}$); Área foliar por área de xilema (AF:Ax; $m^2\ cm^{-2}$); Densidade do lenho caulinar (DLC; $g\ cm^{-3}$); Taxa de assimilação líquida do carbono (*A*;

$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); Condutância estomática (g_s ; $\text{mmol}^{-2} \text{s}^{-1}$); Transpiração (E ; $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
Eficiência do uso de água (EUA; $\mu\text{mol CO}_2 \text{mmol H}_2\text{O}^{-1}$)]..... 66

Tabela 3. Auto-valores de cada atributo utilizado nas análises de componentes principais em *M. fistulifera* ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica. Estão apresentados os dois primeiros eixos e em negrito os atributos com maior poder explicativo em cada eixo. [Razão de área foliar (RAF); Área foliar específica (AFE); Área foliar por área de xilema (AF:AX); Densidade do lenho caulinar (DLC); Condutância estomática (g_s); Eficiência do uso de água (EUA)]..... 68

Tabela 4. Correlação entre as características morfológicas e fisiológicas de *M. fistulifera*. Foram calculados entre as variáveis avaliadas e os dois eixos PCA. Coeficientes de correlação de Pearson significâncias $P < 0,05$ (Negrito). [Razão de área foliar (RAF); Área foliar específica (AFE); Área foliar por área de xilema (AF:AX); Densidade do lenho caulinar (DLC); Assimilação líquida de carbono (A); Condutância estomática (g_s); Transpiração (E); Eficiência do uso de água (WUE); PC1: Componente principal 1; PC2: Componente Principal 2]..... 71

SUMÁRIO

| | |
|-----------------------|----|
| INTRODUÇÃO GERAL..... | 18 |
| REFERÊNCIAS..... | 22 |

CAPÍTULO 1

Biometria e desempenho fisiológico de sementes de *Mabea fistulifera* ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica

| | |
|---|----|
| RESUMO | 26 |
| INTRODUÇÃO..... | 27 |
| MATERIAL E MÉTODOS..... | 30 |
| RESULTADOS E DISCUSSÃO | 34 |
| Biometria de frutos e sementes | 34 |
| Desempenho germinativo..... | 40 |
| Relação entre características no espaço multivariado da ACP e análise de agrupamento das matrizes | 42 |
| Relação linear entre as características | 45 |
| Influência da altitude sobre a biometria de frutos, sementes e desempenho germinativo..... | 46 |
| CONCLUSÃO..... | 49 |
| REFERÊNCIAS | 50 |

CAPÍTULO 2

Divergência funcional em características morfológicas e fisiológicas de *Mabea fistulifera* ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica

| | |
|--|----|
| RESUMO | 55 |
| INTRODUÇÃO..... | 56 |
| MATERIAL E MÉTODOS..... | 60 |
| Caracterização das áreas de estudo e do material vegetal | 60 |
| Características morfológicas | 61 |

| | |
|---|----|
| Características fisiológicas | 62 |
| Análises estatísticas..... | 63 |
| RESULTADOS E DISCUSSÃO | 65 |
| Parâmetro morfológicos | 65 |
| Parâmetros fisiológicos | 67 |
| ACP e Agrupamento | 68 |
| Influência da altitude sobre as variáveis | 72 |
| CONCLUSÃO..... | 76 |
| REFERÊNCIAS | 77 |
| CONCLUSÃO GERAL | 83 |

INTRODUÇÃO GERAL

Considerando as projeções climáticas adotadas pelo IPCC (2007) e tomando como referência o ano de 1990, estima-se que a temperatura média global deva aumentar, nos próximos 100 anos, entre 1,4°C (cenário otimista) a 5,8°C (cenário pessimista). Medições das condições climáticas globais revelaram que a última década (2000-2009) apresentou as maiores temperaturas, onde, 2009 foi o ano mais quente desde 1970, com o aumento médio de 0,95°C (Arndt et al., 2010). Especificamente, destaca-se que regiões tropicais poderão ser ainda mais impactadas, podendo a temperatura média aumentar em torno de 2 a 6°C até o final deste século (Magrin et. al., 2007).

Temperaturas mais altas, associadas com maior duração da estação seca, poderão aumentar a frequência de estiagens sazonais rigorosas, afetando a integridade ambiental dos biomas brasileiros, em particular os predominantemente florestais, como a Mata Atlântica (Marengo et al., 2009). Neste contexto, a biodiversidade poderá ser afetada na medida em que as espécies responderem aos novos regimes climáticos. Um estudo, realizado com 38 espécies arbóreas típicas da Mata Atlântica, considerando o cenário otimista, constatou que haverá redução de 30% da área hoje ocupada pela Mata Atlântica. Para o cenário mais pessimista, esta redução poderá atingir 65% (Colombo & Joly, 2010).

Mudanças climáticas poderão afetar não só o limite de biomas, mas também a distribuição das espécies (Marques & Joly, 2000; Aleixo et al., 2010). Principalmente a distribuição das espécies arbóreas da Mata Atlântica, que estão diretamente correlacionadas com as características climáticas, como a temperatura e a precipitação (Torres et al., 1997). Apesar da sua importância, o conhecimento dos impactos das mudanças climáticas sobre a biodiversidade é ainda muito limitado (Grelle et al., 2009) ou praticamente inexistentes (Vale et al., 2009). Assim, há muitas incertezas sobre como espécies arbóreas e os ecossistemas vão responder aqueles impactos. Destaca-se que a Mata Atlântica é classificada como um dos três *hotspots* de biodiversidade mais vulneráveis às mudanças climáticas (Béllard et al., 2014).

As espécies poderão deslocar-se de seus habitats, colonizarem outras áreas, reduzirem ou aumentarem suas áreas de ocorrência, ou até mesmo, se extinguirem devido a diversos fatores bióticos e abióticos (Scarano & Ceotto, 2015). Dentre eles, destacam-se as interações intra e interespecíficas (relações de simbiose, polinização,

dispersão e predação) (fatores bióticos), além de fatores edáficos (composição química e a estrutura do solo) e os climáticos (água, luz e temperatura) (abióticos) (Béllard et al., 2014).

O fator climático condiciona a evolução e adaptação da biodiversidade. Entretanto, a rapidez em que as mudanças relacionadas com o aquecimento global estão ocorrendo, dificultam os processos evolutivos e adaptativos (Siqueira, 2010). O aumento de temperatura tem provocado impactos principalmente na biodiversidade dos trópicos, devido à pouca variação térmica existente em algumas regiões, e isso acarreta na diminuição da capacidade adaptativa (Laurance, 2009; Gottfried et al., 2012).

Com o aquecimento da Terra, espera-se que várias espécies migrem para maiores latitudes e/ou altitudes em busca de temperaturas mais próximas da sua condição natural (Malhi & Phillips, 2004). Gradientes de altitude apresentam naturalmente diferentes sítios de temperatura, ocorrendo a diminuição média de 0,55°C a cada 100 m (Ozenda & Bormann, 1991). A intensidade e a qualidade da radiação solar, também podem ser afetadas pela variação da altitude. Entretanto, o efeito da altitude é mais relevante sobre a temperatura do que para a radiação solar. O uso de gradientes de altitude nos trópicos é, portanto, uma ferramenta poderosa para a compreensão da influência da temperatura sobre a biodiversidade em ecossistemas tropicais (Malhi et al., 2010).

Dentre os fatores que contribuem para o aquecimento da Terra, acredita-se que o aumento da concentração atmosférica de dióxido de carbono (CO₂), devido, em parte, à utilização crescente de combustíveis fósseis (Pettersson & Harvey, 2010), seja o principal (Escobar et al., 2009). A partir dessa problemática, têm-se buscado novas fontes de energia que sejam renováveis e ambientalmente limpas. Dentre elas encontram-se os biocombustíveis gerados a partir dos mais variados tipos de matéria-prima, como a cana-de-açúcar, plantas oleaginosas, gorduras animais, e outras fontes de matéria orgânica (Nass et al., 2007), incluindo as promissoras pesquisas com microalgas biocombustíveis (Greenwell et al., 2010). Como exemplos de biocombustíveis têm-se o bioetanol, biometanol, biogás e o biodiesel.

A utilização do biodiesel em substituição ao óleo diesel mineral, leva a redução na emissão de CO₂, e de gases e partículas que são diretamente nocivas ao meio ambiente e à saúde humana. No Brasil, a matéria-prima para produção de óleo encontra-se fortemente concentrada na cultura de soja, além de outras oleaginosas tradicionais, que contribuem com a produção em menor escala, como: mamona, algodão, girassol, canola e amendoim (Nass et al., 2007). Entretanto, existem diversas espécies oleaginosas

disponíveis para serem usadas na produção de biodiesel e outras tantas que estão sendo estudadas como fontes potenciais de matéria-prima (Pompelli et al., 2011). Dentre as espécies nativas da flora brasileira com potencial para a produção de biodiesel, destaca-se a espécie *Mabea fistulifera* Mart. Pertencente à família Euforbiaceae, essa espécie possui sementes que apresentam em torno de 40% de óleo (Pereira, 2007; Neta et al., 2012).

A espécie *M. fistulifera*, popularmente conhecida como “canudo-de-pito”, é uma árvore nativa do Cerrado brasileiro e de sua transição para Floresta Estacional Semidecidual. Sua ocorrência se dá na região sudeste, principalmente nos estados do Rio de Janeiro, São Paulo e Minas Gerais. É uma planta arbórea, característica de vegetação secundária e terrenos arenosos com alta disponibilidade de radiação. Normalmente apresenta padrão de distribuição agregada em bordas de mata e em locais com impacto antrópico acentuado. É uma árvore com altura variando de 6 a 15 metros com o tronco de até 30 cm de diâmetro (Coqueiro et al., 2007).

É uma espécie monóica, auto incompatível (Vieira et al., 1996), com floração ocorrendo normalmente de fevereiro a junho, atingindo o pico entre abril e maio, período que corresponde ao início da estação de seca (Lorenzi, 2014). Assim, por produzir grande quantidade de pólen e néctar, exerce grande atração sobre muitas espécies de animais (Vieira et al., 1996; Olmos & Boulhosa, 2000), como macacos, morcegos, gambás, aves e insetos (Daud et al., 2004). A maturação de seus frutos normalmente ocorre a partir de setembro, prolongando-se até outubro. Seus frutos são do tipo tricoca, subgloboso, levemente tri-sulcado, com pericarpo trincado e sementes de oblongas a obovoides (Vieira et al., 1996), caracterizados por sua deiscência explosiva (Lorenzi, 2014).

Destaca-se que as espécies nativas poderão, em parte, substituir as espécies exóticas na oferta de matéria-prima para a produção de biodiesel, no entanto, necessitam ser domesticadas. O desconhecimento de aspectos ecofisiológicos das espécies nativas impede que as mesmas sejam usadas mais intensivamente (Sarmiento & Villela, 2010). Assim, os estudos dos aspectos ecológicos e fisiológicos das espécies devem-se iniciar com a unidade de produção básica das árvores que é a semente. As características de frutos e sementes, como morfologia e a composição química podem ser avaliados para o conhecimento da divergência genética entre os diferentes indivíduos de uma mesma população (Kageyama et al., 2003). Em populações naturais de plantas de regiões tropicais, nota-se que grande parte da variabilidade genética é preservada dentro das

populações (Kageyama et al., 2003; Gois, 2014), assim como verificada para a espécie *M. fistulifera* (Goulart et al., 2005).

A variabilidade em características morfofisiológicas entre populações pode ser resultado da pressão ambiental e de fatores genéticos. Estudos de divergência em características reprodutivas, morfológicas e fisiológicas podem indicar as diferentes estratégias adotadas por uma dada espécie, buscando a sobrevivência e o sucesso reprodutivo. Assim, este trabalho avaliou características biométricas de frutos/sementes e o desempenho germinativo (**Capítulo 1**), assim como às características funcionais integradoras relacionadas com balanço de carbono e uso da água (**Capítulo 2**) da espécie *M. fistulifera*, com o objetivo de avaliar o desempenho ecofisiológico de matrizes de *M. fistulifera* em resposta as variações das condições e disponibilidade de recursos, que ocorrem ao longo de um gradiente de altitude.

REFERÊNCIAS

- ALEIXO, A; ALBERNAZ, A. L; GRELE, C. E. V. et al. Climate Change and Biodiversity of Brazilian Biomes: Past, Present, and Future. **Natureza & Conservação** 8 (2):194-196, 2010.
- ARNDT, D. S; BARINGER, M. O. & JOHNSON, M. R. State of the climate in 2009. **Bulletin of the American Meteorological Society**, 91: S1-S224, 2010.
- BELLARD, C; LECLERC, C; LEROY, B. et al. Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. **Global Ecology and Biogeography**, 23 (12): 1376-1386, 2014.
- COLOMBO, A. F. & JOLY, C. A. Brazilian Atlantic Forest lato sensu: the most ancient Brazilian forest, and a biodiversity hotspot, is highly threatened by climate change. **Brazilian Journal of Biology**, 70 (3): 697-708, 2010.
- COQUEIRO, A; SARRAGIOTTO, M. H; ZOCOLER, M. A. et al. Flavanone glycosides from *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae). **Biochemical systematics and ecology**, 35 (10): 717-719, 2007.
- DAUD, R. D. & FERES, R. J. F. O valor de *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae), planta nativa do Brasil, como reservatório para o predador *Euseius citrifolius* Denmark & Muma (Acari, Phytoseiidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, 21 (3): 453-458, 2004
- ESCOBAR, J. C; LORA, E. S; VENTURINI, O. J. et al. Biofuels: Environment, technology and food security. **Renewable and Sustainable Energy Reviews**, 13: 1275-1287, 2009.
- GOIS, I. B; FERREIRA, R. A; SILVA-MANN, R. et al. Genetic diversity among individuals of *Spondias lutea* L. originating from Sergipe low San Francisco area using RAPD markers. **Revista Árvore**, 38 (2): 261-270, 2014.
- GOTTFRIED, M; PAULI, H; FUTSCHIK, A. et al. Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. **Nature Climate Change**, 2: 111–115, 2012.
- GOULART, M. F; RIBEIRO, S. P & LOVATO, M. B. Genetic, Morphological and Spatial Characterization of two Populations of *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae),

in Different Successional Stages. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, 48 (2): 275-284, 2005.

GREENWELL, H. C; LAURENS, L. M. L; SHIELDS, R. J. et al. Placing microalgae on the biofuels priority list: a review of the technological challenges. **Journal of the Royal Society Interface**, 7 (46): 703-726, 2010.

GRELLE, C. E. V; LORINI, M. L & PINTO, M. P. Reserve Selection Based on Vegetation in the Brazilian Atlantic Forest. **Brazilian Journal for Nature Conservation**, 8 (1): 46-53, 2010.

IPCC. Quarto Relatório, Grupo de Trabalho I. Plants at high altitude exhibit higher component of alternative respiration. **Journal of Plant Physiology**, 164: 31-38, 2007.

KAGEYAMA, P; GANDARA, F. B. & OLIVEIRA R. E. Biodiversidade e restauração da floresta tropical. *In*: P. Y. KAGEYAMA, R. E. OLIVEIRA, L. F. D. MORAES, V. L. ENGEL E F. B. GANDARA. **Restauração Ecológica de Ecossistemas Naturais**. Botucatu, SP.

LAURANCE, W. **Mudanças climáticas e seus efeitos sobre a biodiversidade mundial**. Conferência no VI Congresso Brasileiro de Unidades de Conservação, Curitiba, PR. 2009.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. 6.ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 1: 384p., 2014.

MAGRIN, G; GAY GARCÍA, D; CRUZ CHOQUE, J. C. et. al. Latin America. Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. *In*: **Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**, PARRY, M. L; CANZIANI, O.F; PALUTIKOF, J.P; LINDEN, P. J. V. D. AND HANSON, C. E. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 2007.

MALHI, Y. & PHILLIPS, O. L. Tropical forests and global atmospheric charge: a synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal society of London*. **Mathematical, Physical and Engineering Sciences**, 359: 549-555, 2004.

- MALHI, Y; SILMAN, M; SALINAS, N. et al. Introduction: Elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research, **Global Change Biology**, 16 (12): 3171-3175, 2010.
- MARENGO, J. A; JONES, R; ALVES, L. et al. Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS regional climate modeling system. **International Journal of Climatology**, 29: 2241–2255, 2009.
- MARQUES, M. C. M & JOLY, C. A. Estrutura e dinâmica de uma população de *Calophyllum brasiliense* Camb. em floresta higrófila do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, 23 (1): 107-112, 2000.
- NASS, L. L; PEREIRA, P. A. A & ELLIS, D. Biofuels in Brazil: an overview. **Crop Science**, 47: 2228-2237, 2007.
- NETA, J. J. da S; SILVA, C. J; TEIXEIRA, R. R. et al. Synthesis of polyols from *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae) oil. **Journal of the Brazilian Chemical Society**, 23 (7): 1232-1238, 2012.
- OZENDA, P. & BORMANN, F. H. Mögliche ökologische Auswirkungen von Klimaveränderungen in den Alpen. CIPRA-Internationale Alpenschutzkommission, **Kleine Schriften**, 1991
- OLMOS, F. & BOULHOSA, R. L. P. A meeting of opportunists: birds and other visitors to *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) inflorescences. **Ararajuba**, 8 (2): 93-98, 2000.
- PEREIRA, F. E. de A. **Biodiesel produzido a partir do óleo de sementes de *Mabea fistulifera* Mart.** 2007. p. 87. Dissertação - Universidade Federal de Viçosa, 2007.
- PETTERSSON, K. & S. HARVEY. CO₂ emission balances for different black liquor gasification biorefinery concepts for production of electricity or second-generation liquid biofuels. **Energy**, 35: 1101-1106, 2010.
- POMPELLI, M. F; JARMA, A. J; OLIVEIRA, M. T. et al. Crise energética mundial e o papel do Brasil na problemática de biocombustíveis. **Agronomia Colombiana**, 29: 231-240, 2011.

SARMENTO, M. B. & VILLELA, F. A. Sementes de espécies florestais nativas do Sul do Brasil. **Informativo ABRATES**, 20: 39-44, 2010.

SCARANO, F. R. & CEOTTO, P. Brazilian Atlantic forest: impact, vulnerability, and adaptation to climate change. **Biodiversity and Conservation**, 24 (9): 2319-2331, 2015.

SIQUERA, J. C. Impactos das mudanças climáticas na biodiversidade. **Pesquisas Botânicas**, 61: 325-329, 2010.

TORRES, R. B; MARTINS, F. R. & KINOSHITA, L. S. Climate, soil and tree flora relationships in forests in the state of São Paulo, southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, 20: 41-49, 1997.

VALE, M. M; ALVES, M. A. S. & LORINI, M. L. Mudanças Climáticas: Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade brasileira. **Oecologia Brasiliensis**, 13 (3): 518-535, 2009.

VIEIRA, M. F. & CARVALHO-OKANO, R. M. et al. Pollination biology of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) in southeastern Brazil. **Biotropica**, 28 (1): 61-68, 1996.

CAPÍTULO 1

Biometria e desempenho fisiológico de sementes de *Mabea fistulifera* ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica

RESUMO

A altitude exerce influência direta sobre os fatores abióticos, por isso, é um dos principais fatores determinantes no desempenho ecofisiológico de uma planta. Alguns autores defendem que espécies com sementes relativamente grandes e com alto conteúdo energético como é o caso da *Mabea fistulifera*, o aumento da altitude levará a produção de sementes menores e, portanto, com menor qualidade fisiológica. Então, este trabalho teve como objetivo avaliar a biometria e o desempenho fisiológico de sementes de *M. fistulifera* ao longo de um gradiente de altitude de 535 m. Para isso, avaliou-se de 29 matrizes quanto ao número de frutos por cacho, massa seca do fruto, massa seca da semente, fração de massa seca alocada em pericarpo, fração de massa seca alocada em semente, volume da semente, germinação e índice de velocidade de germinação. As médias das matrizes foram agrupadas pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade, foram realizados ainda o teste de agrupamento pelo método ligação completa, análise de componentes principais e ainda a correlação linear de Pearson. Os resultados então, mostraram que o aumento da altitude não teve interferência no tamanho dos frutos e sementes, e nem na quantidade de frutos produzidos. O alto IVG associado ao aumento de altitude, ocorreu devido a capacidade de enchimento das sementes, que são afetados por fatores intrínsecos da planta mãe em relação a produção e disponibilidade de fotoassimilados.

Palavras-chaves: Ecofisiologia, espécies nativas, vigor, oleaginosas.

INTRODUÇÃO

Mabea fistulifera Mart. (Euphorbiaceae) é uma espécie com produção de sementes oleaginosas, é uma planta arbórea, monoica e lactescente e mede de 4 a 8 m de altura (Lorenzi, 2014). Floresce durante o período de baixa disponibilidade hídrica e, conseqüentemente, de escassez de alimentos para a fauna. Por produzir pólen e néctar em abundância, muitos animais dependem dessa espécie como fonte alternativa de alimento (Viera et al., 1996). A maturação fisiológica das sementes ocorre normalmente de setembro a outubro, produzindo grande quantidade de frutos. Os frutos são globosos, capsulares do tipo tricoca, com deiscência explosiva, sendo uma semente por coca e, portanto, três sementes por fruto.

As sementes são oblongas a obovóides com carúncula situada no hilo (Lorenzi, 2014) e possuem teor de óleo de aproximadamente 40% (Pereira, 2007; Neta et al., 2012). Por ser uma espécie adaptada a solos arenosos com baixa fertilidade e alta acidez, é muito utilizada em projetos de recuperação de áreas degradadas (Daud & Feres, 2004), além disso, apresenta potencial para produção de celulose (Gomide et al., 1975) e biodiesel (Pereira, 2007; Neta et al., 2012). Normalmente é encontrada agregada em bordas de mata e locais com grande impacto antrópico, ocorrendo em todos os estados da região sudeste do Brasil, sendo amplamente encontradas no Cerrado e na Floresta Atlântica (Lorenzi, 2014).

Dentre os fatores que influenciam na distribuição de espécies arbóreas na Floresta Atlântica destaca-se o relevo, sendo a altitude um dos principais atributos (Silva et al., 2007). A altitude é um dos fatores determinantes no desempenho ecofisiológico de uma planta, por exercer influência direta sobre fatores abióticos (Joët et al., 2010). Regiões de elevada altitude são consideradas mais homogêneas, com maior possibilidade de ocorrência de estresses por apresentarem, principalmente, diminuição da disponibilidade hídrica e temperatura (Zhu et al., 2010). Além disso, a presença constante de neblina, comum em regiões de altitudes elevadas, diminui significativamente a quantidade de radiação solar, fundamental para o processo fotossintético, o que conseqüentemente, limitará a produção de fotoassimilados (Graham et al., 2005; Long et al., 2006).

A qualidade fisiológica de uma semente está diretamente associada com a capacidade germinativa e vigor (Sundaresan, 2005). Em muitas espécies florestais, o tamanho da semente é considerado um indicativo de sua qualidade fisiológica (Santos et

al., 2009). Entretanto, a alta variabilidade genética devido ao estágio relativamente selvagem e sem domesticação, aliado à alogamia tem sido apontado como a principal causa da grande variação na qualidade fisiológica de sementes de espécies florestais nativas do Brasil (Santos et al., 2009). Além disso, as condições ambientais que as plantas matrizes estavam submetidas durante o período de crescimento reprodutivo associada a alta variabilidade genética, são as principais causas da variação intraespecífica no tamanho da semente (Matilla, 2005).

O tamanho de uma semente é associado com a quantidade de reservas disponível, fundamental para o sucesso reprodutivo, durante o estabelecimento de plântulas (Coomes & Grub, 2003). Em geral, espécies que possuem sementes pequenas apresentam a produção de um número maior de sementes, que serão mais facilmente dispersas, entretanto, com uma menor qualidade fisiológica (Cornelisse, 1999). Diferentemente, sementes maiores receberão uma maior quantidade de fotoassimilados durante o seu desenvolvimento, possuindo embrião bem formado e com maior quantidade de substâncias de reserva sendo, conseqüentemente, as mais vigorosas (Oliveira et al., 2005). Além disso, a maior quantidade de reservas aumentará a probabilidade de sucesso reprodutivo, pois permitirá a sobrevivência do embrião durante um maior período de dormência, caso a semente esteja sob condições que não favoreçam a germinação e o estabelecimento de plântulas (Malavasi & Malavasi, 2001; Oliveira et al., 2005).

O efeito da altitude sobre o tamanho da semente (massa seca), têm sido estudado, mas os resultados são conflitantes. Em sua maioria interespecífico e não revelam um padrão consistente (Qi et al., 2014). Duas hipóteses são postuladas na literatura: Hipótese de tolerância a estresses e Hipótese de restrições energéticas. A hipótese de tolerância e estresse, preconiza que com o aumento da altitude haverá aumento do tamanho da semente, dado que, sementes maiores apresentam vantagens durante o estabelecimento de mudas em condições estressantes (Boulli et al., 2001; Pluess et al., 2005). A hipótese de restrições energéticas, postula que com o aumento da altitude o processo fotossintético será intensamente limitado, diminuindo a disponibilidade de fotoassimilados para suprir o crescimento das sementes, havendo assim, a produção de sementes menores (Bu et al., 2007).

A relação direta entre a massa seca de semente com a altitude poderá ser influenciada por fatores que poderão covariar juntamente com a variação de altitude (Gou et al., 2010). Fatores intrínsecos a planta matriz, que afetam diretamente a massa

seca das sementes, como por exemplo o tamanho e o número de sementes por fruto (Bolmgren & Cowan, 2008), poderão ser influenciados pela variação de altitude confundindo o efeito direto da altitude sobre a massa seca de sementes. Destaca-se ainda que as hipóteses que relacionam o efeito da altitude com o tamanho de sementes não consideram a qualidade fisiológica das sementes formadas e foram estabelecidas considerando principalmente o comportamento de espécies herbáceas e/ou provenientes de ecossistemas temperados. Até o momento, poucos trabalhos relacionaram o efeito da variação de altitude sobre o tamanho e a qualidade fisiológica de semente de espécies arbóreas nativas de florestas tropicais.

Acredita-se que ao longo do gradiente de altitude as variações nas condições ambientais e na disponibilidade de recursos influencie a produção de fotoassimilados, assim, regiões com ganho de altitudes serão mais limitantes. Então, por possuírem sementes com alto conteúdo energético e, portanto, alta demanda para a formação de suas sementes, matrizes de *M. fistulifera* apresentarão sementes menores e, conseqüentemente, com menor qualidade fisiológica quando localizadas em altitudes mais elevadas. Por isso, este trabalho, objetivou avaliar a biometria e a qualidade fisiológica de sementes de *M. fistulifera* ao longo de um gradiente de altitude. Assim, foram avaliadas 29 matrizes de *M. fistulifera* localizadas em fragmentos de Floresta Atlântica (Floresta Estacional Semidecidual) ao longo de um gradiente de altitude de 535 m.

MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi realizado em áreas de regeneração florestal da Mata Atlântica na região do Caparaó-ES em um gradiente de 535m com vegetação caracterizada pela fitofisionomia Floresta Estacional Semidecidual nos municípios de Alegre, Guaçuí e Iúna. Segundo a classificação de Köppen (1918), o clima da região é do tipo Cwb, caracterizado pelo inverno seco e verão moderadamente quente e chuvoso. De maneira geral, a topografia da região possui relevo bastante acidentado, intercalada por reduzidas áreas planas.

A identificação e marcação das matrizes de *M. fistulifera* ocorreu em outubro de 2013, juntamente com a coleta de material vegetal. Inicialmente, as matrizes de *M. fistulifera* (29) foram caracterizadas pela localização (latitude e longitude) e altitude (**Tabela 1**). As coordenadas geográficas (latitude e longitude) e a altitude foram determinadas com GPS (Etrex, GARMIN®, Olathe, USA). As análises biométricas foram realizadas no Laboratório de Botânica/CCA-UFES e o desempenho germinativo foi conduzido no Laboratório de Sementes/CCA-UFES.

Para avaliação das características biométricas, em cada matriz os cachos contendo os frutos (**Figura 1**) foram coletados ao longo de toda copa com auxílio de um podão e, posteriormente, separados em quatro lotes (repetições) e imediatamente transportados para o Laboratório de Botânica.

O número de frutos por cacho (NFC) foi determinado em cinco cachos por repetição escolhidos aleatoriamente durante a coleta. Para deiscência dos frutos, os cachos foram acondicionados em sacolas de papel e secos à sombra. Após a deiscência dos frutos, os pericarpos e as sementes foram separados por repetição e secos em estufa de circulação forçada à 72°C até a massa constante. Posteriormente, a massa seca de cada material vegetal foi determinada em balança analítica (0,0001 g). Após a obtenção da massa seca dos pericarpos (MSEr), massa seca das sementes (MSSr) e do número de frutos (NFR=NFC*5) e sementes (NFS=NFR*3) por repetição determinou-se a massa seca do fruto [$MSF=(MSEr+MSSr)/NFR$], massa seca de uma semente (MSS=MSSr/NSR), fração da massa seca do fruto particionada para os pericarpos [$FME=MSEr/(MSEr+MSSr)$] e a fração da massa seca do fruto particionada para as sementes [$FMS=MSSr/(MSEr+MSSr)$].



Figura 1. Cachos e frutos de *Mabea fistulifera*. A linha tracejada vermelha indica a região onde foi realizado o corte durante a coleta

Para determinação do volume da semente (VOL) determinou-se o comprimento (medido da base ao ápice, incluindo a carúncula), a largura e a espessura (medidas na linha mediana da semente) das sementes com auxílio de um paquímetro digital. Posteriormente foi calculado o índice de volume, multiplicando os valores de comprimento, largura e espessura.

A determinação da germinação (GER) e do índice de velocidade de germinação (IVG) foram feitas em sementes obtidas após a deiscência dos lotes de frutos à sombra. A GER foi determinada em quatro repetições de 25 sementes, dispostas em placas de Petri utilizando com substrato papel “germitest”. O substrato foi umedecido com água destilada na quantidade equivalente a três vezes a massa seca do papel. Após a semeadura, todos os substratos foram mantidos em câmaras de germinação tipo BOD com temperatura de 30°C em luz constante. As avaliações foram feitas diariamente até o encerramento do teste ao 14º dia, quando todas as sementes já haviam germinado, ou quando as remanescentes apresentavam-se deterioradas. Os resultados de GER foram expressos em percentagem de plântulas com raiz bem desenvolvida.

O IVG foi determinado concomitante com o teste de GER, computando-se diariamente, no mesmo horário o número de sementes que apresentaram protrusão da raiz primária com raiz bem desenvolvida. O IVG foi calculado pelo somatório do

número de sementes germinadas a cada dia, dividindo pelo número de dias transcorridos entre a semeadura e a germinação, de acordo com a fórmula de Maguire (1962).

Para descrever o comportamento e a variação que estava ocorrendo em cada uma das características avaliadas, foi calculado a média e o coeficiente de variação. Posteriormente, a normalidade dos dados foi avaliada pelo teste de Shapiro-Wilk. Quando o teste F detectou diferenças significativas, as médias foram agrupadas pelo teste Scott-Knott à 5% de probabilidade, realizado através do pacote estatístico SISVAR. Para estudar a relação entre as características biométricas e germinativas, além do padrão de distribuição das matrizes, os dados foram padronizados pelo método de dispersão ‘*standardize*’ e, posteriormente, foi realizada a análise de componentes principais (ACP). Para verificar o agrupamento de matrizes, foi realizada a análise de agrupamento pelo método de ligação completa a partir da distância euclidiana. O efeito da altitude sobre o tamanho e qualidade fisiológica da semente foi estudado através da técnica de correlação linear de Pearson. Todas as análises foram feitas utilizando o *software R version 3.1.2*, utilizando os pacotes “*pgirmess*”, “*vegan*” e “*corregran*”.

Tabela 1. Coordenadas geográficas (latitude e longitude) e a altitude de 29 matrizes de *M. fistulifera* localizadas em áreas de regeneração florestal da Floresta Atlântica.

| Matrizes | Latitude (S) | Longitude (W) | Altitude (m) | Município |
|-----------------|-------------------------|--------------------------|-------------------------|------------------|
| 1 | 20° 45,2' | 41° 33,5' | 399 | Alegre |
| 2 | 20° 45,4' | 41° 33,5' | 513 | Alegre |
| 3 | 20° 45,7' | 41° 33,5' | 543 | Alegre |
| 4 | 20° 45,7' | 41° 33,5' | 549 | Alegre |
| 5 | 20° 45,7' | 41° 33,6' | 559 | Alegre |
| 6 | 20° 45,7' | 41° 33,6' | 560 | Alegre |
| 7 | 20° 45,6' | 41° 33,9' | 627 | Alegre |
| 8 | 20° 53,3' | 41° 42,5' | 632 | Rosal |
| 9 | 20° 45,1' | 41° 34,7' | 636 | Alegre |
| 10 | 20° 45,5' | 41° 35,0' | 641 | Alegre |
| 11 | 20° 53,3' | 41° 42,6' | 651 | Rosal |
| 12 | 20° 53,3' | 41° 42,6' | 657 | Rosal |
| 13 | 20° 53,2' | 41° 42,6' | 657 | Rosal |
| 14 | 20° 53,3' | 41° 42,6' | 659 | Rosal |
| 15 | 20° 53,3' | 41° 42,6' | 659 | Rosal |
| 16 | 20° 46,2' | 41° 36,2' | 660 | Alegre |
| 17 | 20° 53,3' | 41° 42,7' | 660 | Rosal |
| 18 | 20° 22,8' | 41° 29,8' | 854 | Iúna |
| 19 | 20° 22,8' | 41° 29,8' | 856 | Iúna |
| 20 | 20° 22,8' | 41° 29,8' | 856 | Iúna |
| 21 | 20° 22,8' | 41° 29,8' | 859 | Iúna |
| 22 | 20° 22,8' | 41° 29,8' | 862 | Iúna |
| 23 | 20° 22,8' | 41° 29,8' | 870 | Iúna |
| 24 | 20° 22,8' | 41° 29,8' | 890 | Iúna |
| 25 | 20° 22,8' | 41° 29,7' | 901 | Iúna |
| 26 | 20° 22,7' | 41° 29,8' | 902 | Iúna |
| 27 | 20° 22,8' | 41° 29,8' | 915 | Iúna |
| 28 | 20° 22,8' | 41° 29,8' | 924 | Iúna |
| 29 | 20° 22,8' | 41° 29,7' | 934 | Iúna |

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Biometria de frutos e sementes

Os cachos de *M. fistulifera* apresentaram em média 5,2 frutos. Entretanto, houve diferença no NFC entre as matrizes, e formação de quatro grupos através do teste de agrupamento de médias de Scott-Knott (**Tabela 2**). Analisando os grupos formados, o grupo “a” corresponde aos indivíduos que possuíam no mínimo 6,0 frutos por cacho (matrizes 1, 2, 3, 12, 14, 15 e 27), enquanto que as matrizes que possuíam NFC inferior a 4,0 (matrizes 8, 11, 13, 17, 25 e 26), correspondem ao grupo “d” (**Figura 2**). Por se tratar de uma planta auto incompatível, o sucesso na polinização é condicionado à existência de plantas geneticamente diferentes na mesma área. Assim, diferenças genéticas podem explicar a diferença no NFC encontrada entre matrizes. O NFC também pode ser influenciado pela idade e tamanho da planta, pelo número de flores e pela disponibilidade de fotoassimilados (Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes, 2000). Quando ocorre a diminuição da atividade da fonte (taxa fotossintética líquida) e, conseqüentemente, limitação na disponibilidade de fotoassimilados, aumenta-se o índice de abortos de frutos como já demonstrado por Barni et al., 2003 em estudos com melões.

Tabela 2. Estatística descritiva e resumo da ANOVA e do teste de agrupamento de Scott-Knott em características biométricas e germinativas de *M. fistulifera*. NFC: Número de frutos por cacho; MSF: Massa seca do fruto (g); MSS: Massa seca de semente (mg); FME: Fração de massa do fruto particionada para pericarpos ($g\ g^{-1}$); FMS: Fração de massa do fruto particionada para semente ($g\ g^{-1}$); VOL: Volume de semente (mm^3); GER: Germinação (%); IVG: Índice de velocidade de germinação; CV: coeficiente de variação (%); NG: Número de grupos formados de acordo do com o teste Scott-Knott; *F*: valor do teste *F*; *R*²: Porcentagem da variação total explicada pelo modelo (soma de quadrado do tratamento/soma de quadrado total); Máximo: Valor máximo encontrado entre as matrizes; Mínimo: Valor mínimo encontrado entre as matrizes.

| | NFC | MSF | MSS | FME | FMS | VOL | GER | IVG |
|-----------------------------|--------|--------|-------|-------|-------|-------|--------|-------|
| Média | 5,2 | 1,7 | 83,3 | 0,85 | 0,15 | 227,8 | 57 | 1,28 |
| CV | 12,0 | 8,7 | 16,6 | 1,9 | 10,5 | 12,6 | 16,8 | 16,0 |
| Mínimo | 3,2 | 1,3 | 61,7 | 0,81 | 0,12 | 166,9 | 6 | 0,16 |
| Máximo | 7,5 | 2,5 | 115,4 | 0,88 | 0,19 | 307,9 | 92 | 2,20 |
| NG | 4 | 5 | 2 | 2 | 2 | 3 | 5 | 4 |
| <i>F</i> | 10,69* | 11,70* | 3,54* | 4,80* | 4,80* | 5,92* | 10,55* | 8,30* |
| <i>R</i>² | 77,5 | 79,0 | 53,3 | 60,7 | 60,7 | 65,6 | 77,2 | 72,7 |

* Diferença significativa entre as matrizes (Teste *F*, $P \leq 0,001$).

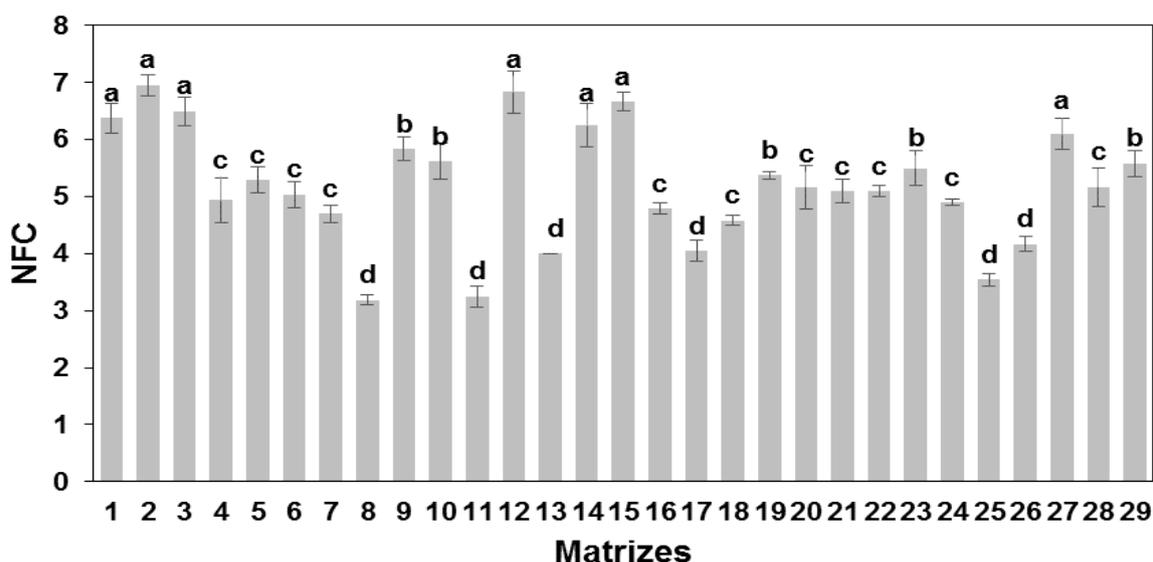


Figura 2. Número de frutos por cacho (NFC) de 29 matrizes de *M. fistulifera* localizadas em fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual, ao longo de um gradiente de altitude na Região do Caparaó-ES. Médias seguidas por mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott, a 1% de probabilidade.

Frutos de *M. fistulifera* apresentaram em média 1,7 g, entretanto, houve diferença entre as matrizes e formação de cinco grupos através do teste de agrupamento de médias de Scott-Knott (**Tabela 2**). O grupo “a” apresentou apenas 1 indivíduo com massa de fruto de 2,5 g (matriz 7). Já o grupo “b” eram de indivíduos com frutos com no mínimo de 1,9 g (matrizes 5, 11, 20 e 26). Enquanto as matrizes que apresentavam valor máximo de 1,3 g (matrizes 9, 10 e 13) correspondiam ao grupo “e” (**Figura 3**). Assim como o NFC, a MSF também tem como principal fonte de variação disponibilidade de fotoassimilados da planta matriz (Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes, 2000).

Quando a oferta por fotoassimilados é insuficiente para suprir o crescimento potencial de todos os órgãos, uma competição se estabelece e a partição dos fotoassimilados dependerá da força de dreno de cada órgão (Bertin & Heuvelink, 1993). A proporção de fotoassimilados que poderá ser mobilizada para suprir a formação dos frutos é limitada, já que as plantas necessitam destinar uma quantidade mínima para os demais órgãos, a fim de manter o crescimento vegetativo e a capacidade produtiva no ano seguinte (Peil & Gálvez, 2005). Assim, a partição de biomassa entre os diferentes órgãos da planta, poderá afetar a produção total e o peso individual de frutos (Peil & Gálvez, 2002).

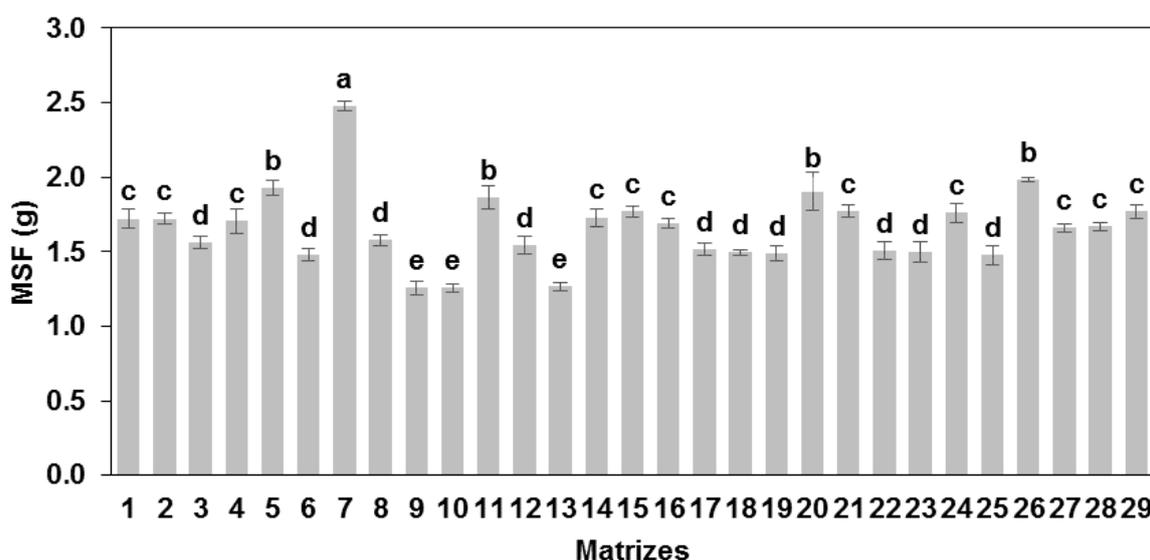


Figura 3. Massa seca do fruto (MSF) de 29 matrizes de *M. fistulifera* localizadas em fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual, ao longo de um gradiente de altitude na Região do Caparaó-ES. Médias seguidas por mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott, a 1% de probabilidade.

A MSS foi em média 83,3 mg (**Tabela 2**), através do teste de agrupamento de médias de Scott-Knott houve a formação de apenas dois grupos, onde o grupo “a” teve o valor mínimo de 97,7 mg (matrizes 1, 7, 15, 20, 21 e 26) e o grupo “b” com valor máximo de 89,2 mg (**Figura 4a**). Estudos realizados com espécies nativas descrevem que o tamanho da semente apresenta pequena variação intraespecífica (Schaal, 1980; Wolfe, 1995). Entretanto, maiores variações podem ser encontradas dentro de uma mesma planta (Winn, 1991; Wolfe, 1995). Essa variação a nível de indivíduos, poderá estar associada a um conjunto de fatores filogenéticos (história de vida e evolutiva) e intrínsecos (respostas fisiológicas) (Qi et al., 2014). Dentre os fatores intrínsecos à planta matriz, a disponibilidade de fotoassimilados para suprir a formação das sementes, poderá limitar significativamente a MSS (Bolmgren & Eriksson, 2010). Assim como ocorreu para a MSS, considerado o VOL, também verifica-se a formação de três grupos. O grupo “a” apresentou valor mínimo de 251 mm³ (matrizes 5, 7, 10, 11, 21 e 26) e o grupo “c” valor máximo de 199,6 mm³ (matrizes 1, 4, 13, 16, 17, 25 e 28) (**Figura 4b**). Destaca-se que a variação do tamanho da semente pode ocorrer entre populações, entre frutos de uma mesma planta ou mesmo dentro de um mesmo fruto (Lehtilä & Ehrlén, 2005).

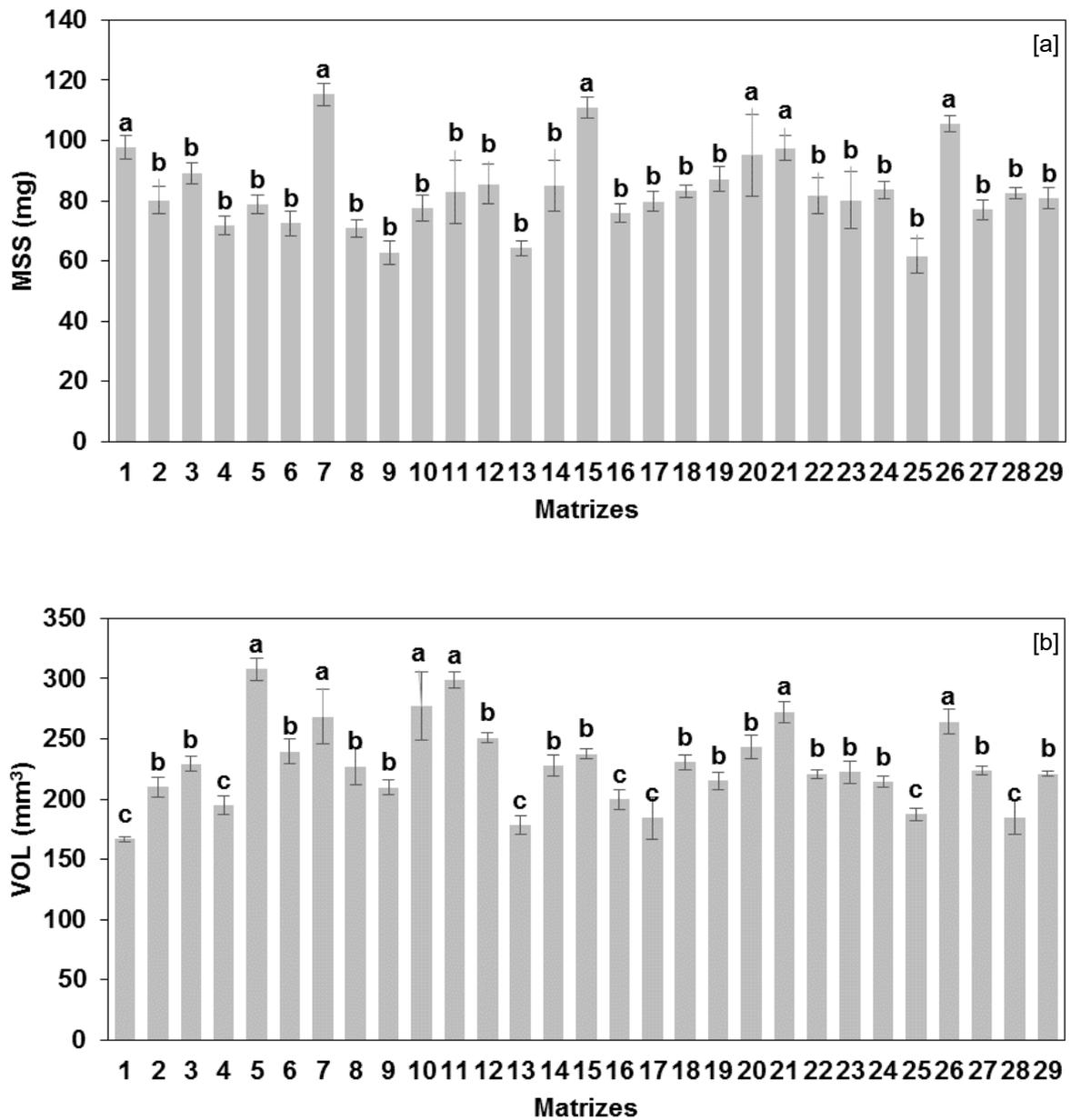


Figura 4. Massa seca de semente (MSS)[a] e volume de semente (VOL)[b] de 29 matrizes de *M. fistulifera* localizadas em fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual, ao longo de um gradiente de altitude na Região do Caparaó-ES. Médias seguidas por mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott, a 1% de probabilidade.

Ao fracionar a MSF, cerca de 85% representava FME, e 15% a FMS. Através do teste de agrupamento de média Scott-Knott, houve formação de dois grupos, para as duas variáveis (**Figura 5**). O coeficiente de variação foi baixo (1,87%) para FME, enquanto para a FMS o coeficiente foi alto (10,52%) (Resende, 2006). Isso indica que a alocação de massa seca em pericarpos é uma característica que sofre pouca influência da variação ambiental. Sendo um fator condicionado as características genéticas pré-determinadas. Entretanto, altos valores de coeficiente de variação para FMS indica que essa característica é altamente influenciada principalmente pelas variações ambientais que reflete nas características intrínseca da planta. A fase de enchimento das sementes, assim como a fase de florescimento são as mais sensíveis que podem ser afetadas pela disponibilidade de recursos como água, e a capacidade fotossintética para produção de fotoassimilados (Santos et al., 1998; Wu et al., 2011).

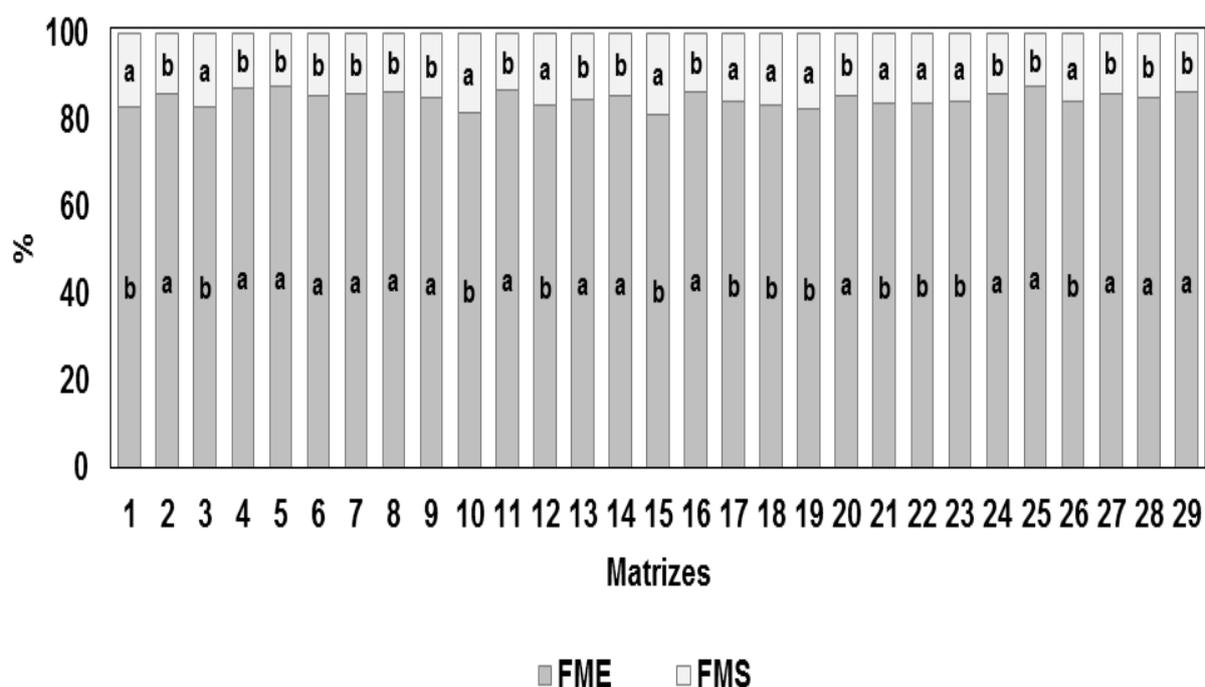


Figura 5. Partição de massa seca de frutos de 29 matrizes de *M. fistulifera* localizadas em fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual, ao longo de um gradiente de altitude na Região do Caparaó-ES. Os dados estão apresentados em porcentagem (%). [FME (massa seca alocada em pericarpos); FMS (Massa seca alocada em semente)]

Desempenho germinativo

A GER média foi de 57%, apresentando grande variação entre as matrizes (CV=16,8%) com valores variando de 2 a 92%. Houve diferença entre as matrizes e formação de 5 grupos através do teste de agrupamento de médias de Scott-Knott (**Tabela 2**). O grupo “a” foi formado por indivíduos que possuíam GER média de 81% (matrizes 13, 15, 18, 19 e 26). Já os demais indivíduos tiveram GER abaixo de 52% e foram agrupados nos grupos “e” (matriz 5), “d” (matriz 11) e “c” (matrizes 1, 3, 6, 7, 9, 10, 16, 17, 20 e 25) (**Figura 6a**). O valor médio de IVG foi de 1,28, onde através do teste de Scott-Knott houve a formação de 4 grupos (**Tabela 2**). O grupo “a” apresentou valores mínimo de 1,53 (matrizes 8, 12, 13, 14, 15, 18, 19, 22, 24, 26 e 28), e os demais grupos apresentaram valores abaixo de 1,26 (**Figura 6b**).

A heterogeneidade quanto ao padrão de germinação pode ser devida as diferentes fases de maturação dos frutos, pois, alguns indivíduos podem produzir flores e frutos em várias fases de desenvolvimento (Pereira & Mantovani, 2001). O processo germinativo consiste na retomada do crescimento do eixo embrionário, que é iniciado após a embebição, seguida pela mobilização de reservas para formação de novas estruturas celulares. Por isso, tanto o vigor quanto o processo germinativo são influenciados pelo conteúdo de compostos de reserva acumulados durante a formação da semente (Carvalho & Nakagawa, 2000).

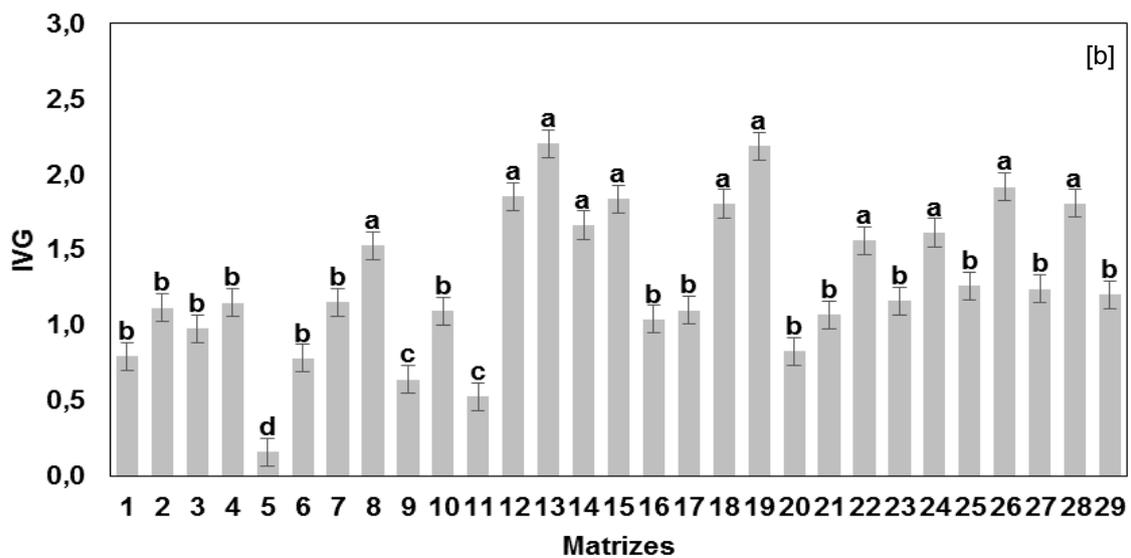
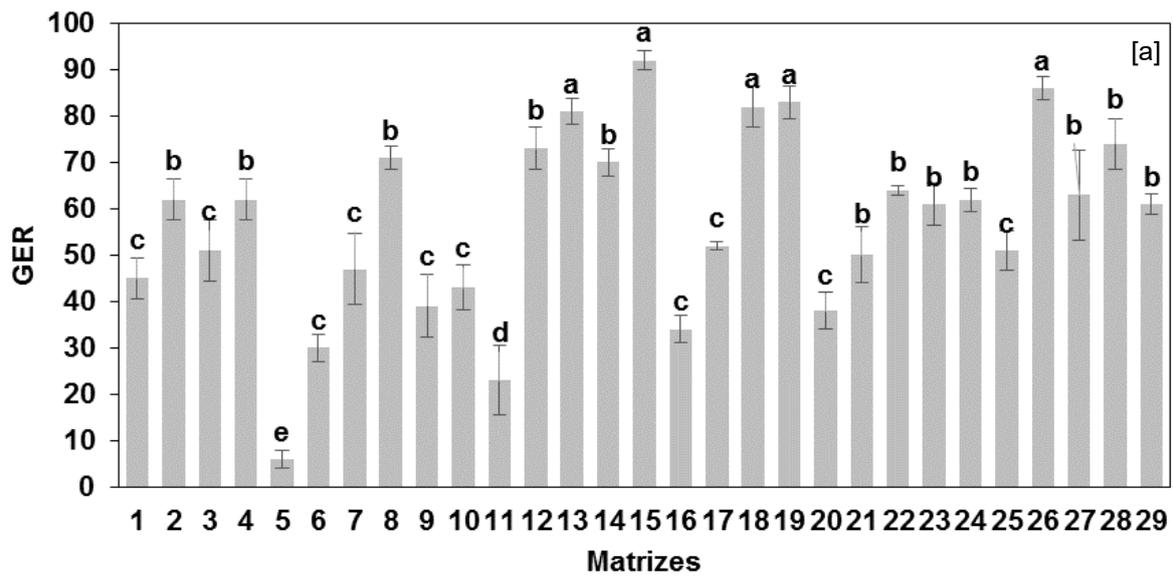


Figura 6. Germinação (GER)[a] e Índice de velocidade de germinação (IVG)[b] de 29 matrizes de *M. fistulifera* localizadas ao longo de um gradiente de altitude de Floresta Estacional Semidecidual na Região do Caparaó-ES. Médias seguidas por mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott, a 1% de probabilidade.

Relação entre características no espaço multivariado da ACP e análise de agrupamento das matrizes

Apenas as variáveis de NFC, MSS, FMS, GER e IVG foram utilizadas para realização do teste de agrupamento e ACP devido as demais características apresentarem dependências. Na ACP o primeiro e segundo eixo explicam 71,46% da variação dos dados, 45,04 e 26,42%, respectivamente. As variáveis que apresentaram maior contribuição no primeiro eixo foram FMS, MSS, GER e IVG. Enquanto que apenas NFC apresentou maior contribuição no segundo eixo (**Tabela 3**). Assim, o deslocamento das espécies em relação a partição de biomassa para semente e germinação no espaço multivariado, ocorreu ao longo do primeiro eixo, enquanto, para o número de frutos o deslocamento ocorreu ao longo do segundo eixo (**Figura 7**). Assim, no espaço multivariado matrizes com maior FMS e MSS estavam associadas com maior GER e IVG.

Tabela 3. Auto-valores de características biométricas e germinativas de *M. fistulifera* utilizadas nas análises de componentes principais ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica. Estão apresentados os dois primeiros eixos e em negrito as características com maior poder explicativo em cada eixo.

| Atributos | PC 1 | PC 2 |
|-----------|---------------|--------------|
| NFC | -0,702 | 1,004 |
| FMS | -1,166 | 0,477 |
| MSS | -0,848 | 0,752 |
| GER | -1,197 | -0,727 |
| IVG | -1,151 | -0,893 |

Número de frutos por cacho (NFC); Fração de massa da semente (FMS); Massa seca da semente (MSS); Germinação (GER); Índice de Velocidade de Germinação (IVG).

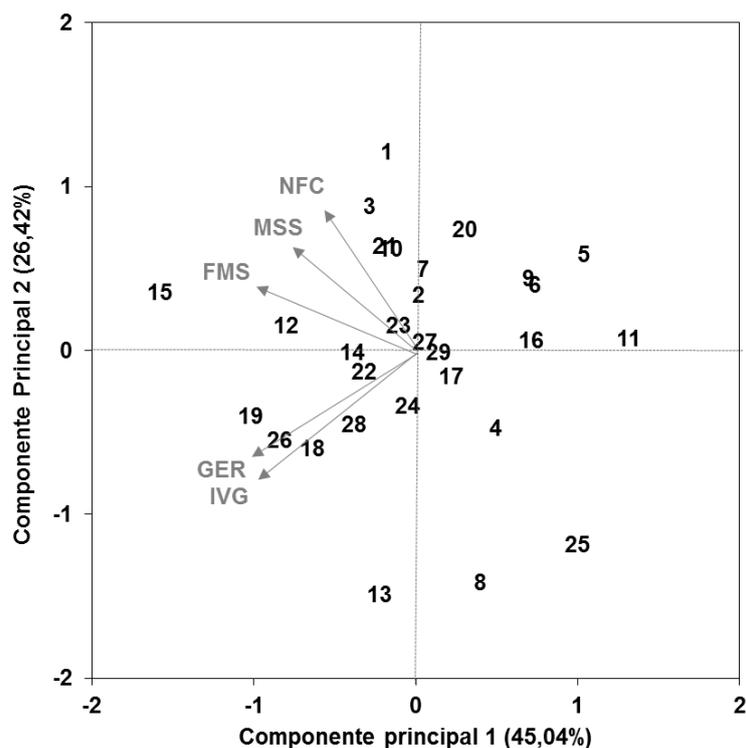


Figura 7. Análise de componente principal, para matrizes de *M. fistulifera* ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica. Os códigos numéricos correspondem às 29 matrizes avaliadas. [Número de frutos por cacho (NFC); Fração de massa da semente (FMS); Massa seca da semente (MSS); Germinação (GER); Índice de Velocidade de Germinação (IVG)].

Através do teste de agrupamento pelo método de ligação completa foram estabelecidos 5 grupos (**Figura 8**). O primeiro grupo (matrizes 15, 18, 19 e 26) correspondem aos indivíduos que tiveram alto investimento em alocação de biomassa em semente, e conseqüentemente alta GER e IVG. O segundo grupo (matrizes 5 e 11), são indivíduos com sementes maiores, mas, não possuem um grande investimento em alocação de biomassa em sementes (baixos valores de MSS) e, conseqüentemente baixa GER. As matrizes 8, 13 e 25, correspondem ao terceiro grupo, que são de indivíduos que tiveram baixa MSF e MSS, porém apresentaram alta GER e IVG. O quarto grupo (matrizes 2, 4, 6, 9, 10, 16, 17, 27, 29) são indivíduos que possuem baixa MSF e MSS e apresentam baixa GER e IVG. Os quatro padrões mostram claramente uma limitação em disponibilidade de fotoassimilados que resultou no déficit na formação de frutos e enchimento das sementes, que interferiram diretamente no processo germinativo. Já o 5º padrão são os indivíduos que de modo geral possuem germinação e IVG média.

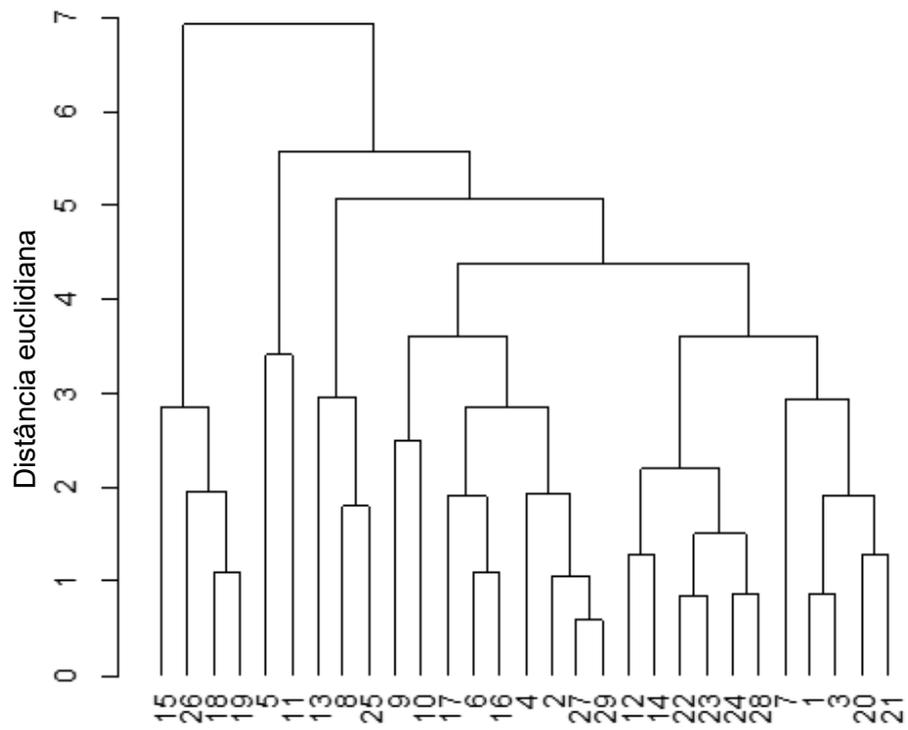


Figura 8. Agrupamento método ligação completa de 29 matrizes de *M. fistulifera* ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica. Considerando 50% da distância Euclidiana detectamos a existência de 5 grupos. Os códigos numéricos correspondem às 29 matrizes avaliadas.

Relação linear entre as características

A análise de correlação entre todas as variáveis (**Tabela 4**) evidenciou uma correlação positiva entre FMS com NFC, MSS e IVG. Correlações positivas indicam que as duas características são beneficiadas ou prejudicadas pelas mesmas causas de variação.

Tabela 4. Correlação entre as características biométricas e desempenho fisiológico de sementes de *M. fistulifera* ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica. Foram calculados entre as variáveis avaliadas, altitude e os dois eixos ACP.

| | NFC | MSF | MSS | FME | FMS | VOL | GER | IVG |
|-----|--------------|-------------|--------------|--------------|--------------|-------------|--------------|--------------|
| MSF | -0,02 | | | | | | | |
| MSS | 0,29 | 0,71 | | | | | | |
| FME | -0,43 | 0,20 | -0,50 | | | | | |
| FMS | 0,41 | -0,34 | 0,42 | -0,94 | | | | |
| VOL | -0,03 | 0,38 | 0,38 | -0,13 | 0,02 | | | |
| UMI | 0,10 | 0,11 | -0,14 | 0,32 | -0,31 | 0,07 | | |
| GER | 0,14 | -0,05 | 0,20 | -0,35 | 0,31 | -0,14 | | |
| IVG | -0,01 | -0,19 | 0,11 | -0,38 | 0,38 | -0,34 | 0,75 | |
| PC1 | -0,46 | 0,02 | 0,77 | -0,76 | -0,55 | 0,07 | -0,78 | -0,75 |
| PC2 | 0,65 | 0,28 | -0,33 | 0,31 | 0,49 | 0,34 | -0,47 | -0,58 |

Coefficientes de correlação de Pearson significâncias $P < 0,05$ (**Negrito**). [NFC: Numero de frutos por cacho; MSF: Massa seca do Fruto; MSS: Massa seca da semente; FME: Fração de massa do epi-mesocarpo; FMS: Fração de massa da semente; VOL: Volume; GER: Germinação; IVG: Índice de Velocidade de Germinação; ALT: Altitude; PC1: Componente principal 1; PC2: Componente principal 2].

Geralmente, a adoção de um maior NFC promove uma redução no teor de MSF pois, muitos drenos limitam o crescimento de frutos (Bertin et al., 2001; Valantin *et al.*, 2006). Entretanto, o aumento do NFC não afetou o crescimento destes, sobretudo em termos de matéria seca, indicando que não houve limitações fotossintéticas permitindo maior número de drenos.

O NFC e MSF possuem uma nítida relação com o padrão de alocação de biomassa (FME e FMS), onde a relação de maior amplitude e negativa com a FME indica a existência de limitação de fotoassimilados para o enchimento da semente. Essa relação pode ocorrer devido as limitações de recursos durante a fase final de enchimento dos grãos, onde a planta já havia investido energia para a produção de frutos grandes, mas, devido a alguma limitação durante a fase final houve decréscimos da fotossíntese e com isso diminuição do período de enchimento, não sendo possível a formação total das sementes (Santos et al., 1998; Aliyev & Mirzoyev, 2010).

Podemos observar ainda que a variação em FMS levou a uma variação na MSS e não no VOL (**Tabela 4**). A falta de relação entre a FMS e VOL, indicam que esse investimento não necessariamente significa sementes maiores, mas sim, bem formadas.

Esperava-se que as características de germinação variassem com o tamanho da semente ou de massa (Khan & Ungar, 2001). Entretanto, para *M. fistulifera* observamos que sementes maiores não tiveram necessariamente as melhores respostas germinativas como também encontrados para as espécies *Clitoria fairchildiana* (Silva & Carvalho, 2006), *Mimosa caesalpinifolia* (Alves et al., 2005) e *Acacia Senega* (Ferreira & Torres, 2000). A relação positiva entre a FMS e IVG demonstram claramente que a alocação de biomassa em semente é uma estratégia de sobrevivência em espécies nativas, por estarem geralmente submetidas em solos com baixa fertilidade. Pois, o objetivo principal dos organismos é garantir que seus descendentes sobrevivam, sendo a garantia das fases iniciais extremamente importantes para o seu sucesso reprodutivo (Ricklefs, 2003). Sementes bem nutridas possuem um embrião bem formado e com maior quantidade de substâncias de reserva para o desenvolvimento sendo, conseqüentemente, as mais vigorosas (Carvalho & Nakagawa, 2000) o que reflete em altos valores de germinação.

Influência da altitude sobre a biometria de frutos, sementes e desempenho germinativo

Ao testarmos o efeito da altitude em relação aos principais parâmetros avaliados (NFC, MSF, MSS, FMS, GER e IVG), através da correlação de Pearson e regressão linear, podemos observar uma correlação significativa positiva entre o IVG e altitude (**Figura 9**).

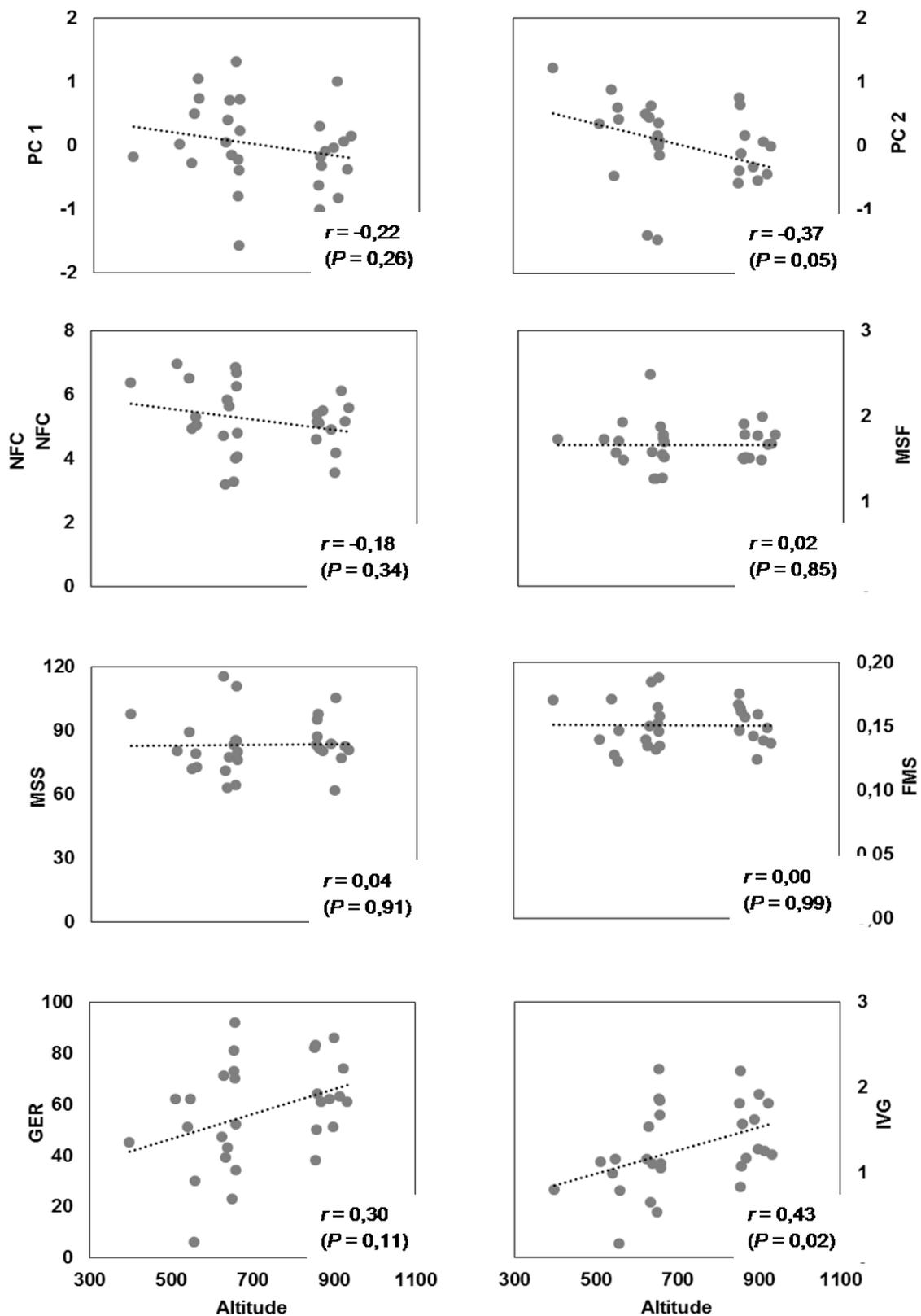


Figura 9. Relação entre componente principal 1 (PC1), componente principal 2 (PC2), número de frutos por cacho (NFC), massa seca da semente (MSS), massa seca do fruto (MSF), fração de biomassa alocada em semente (FMS), germinação (GER) e Índice de velocidade de germinação (IVG) com a altitude de matrizes de *M. Fistulifera* localizadas ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica. *r*: Correlação de Pearson; *P*= significância do teste.

Os parâmetros ligados ao tamanho de semente e germinação não estão diretamente relacionados como a altitude, assim como também foi encontrado para as espécies *Lychnophora ericoides* (Lopes, 2008) e *Silene ciliata* (Benavides et al., 2007). Apenas o IVG apresentou uma relação positiva com o aumento da altitude, e devido a FMS está diretamente relacionada com o IVG (**Tabela 4**), então, sugere-se que com o aumento da altitude e intensificação das condições limitantes as plantas invistam toda energia disponível na formação da semente (Moles et al., 2005). No entanto, esse investimento se deve a outros fatores intrínsecos da planta ligados ao processo fotossintético e disponibilidade de fotoassimilados.

CONCLUSÃO

O aumento de altitude não apresentou nenhuma relação com o número de frutos e tamanho da semente em *M. fistulifera*. Também não foi detectada a relação entre o número de frutos e massa seca da semente.

No entanto, para os parâmetros germinativos, a altitude interferiu diretamente no vigor (IVG). Porém, o aumento do vigor é dependente da alocação de biomassa em sementes, pois, sementes bem formadas irão garantir o desenvolvimento do embrião e formação de tecido de reserva para o desenvolvimento das plântulas. Entretanto, em relação a alocação de biomassa, esse comportamento não possui nenhuma relação direta com a altitude, mas deve-se à fatores intrínsecos (fisiológicos) da planta em resposta as condições nas quais estão submetidas.

REFERÊNCIAS

- ALIYEV, J. A. & MIRZOYEV, R. S. Photosynthesis and productivity of soybean (*Glycine max* (L.) Merrill]. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, 65 (5-6): 60-70, 2010.
- ALVES, E. U; BRUNO, R. L. A; OLIVEIRA, A. P. et al. Influência do tamanho e da procedência de sementes de *Mimosa caesalpinifolia* Benth. sobre a germinação e vigor. **Revista Árvore**, 29 (6): 877-885, 2005.
- BARNI, V; BARNI, N. A. & SILVEIRA, J. R. P. Meloeiro em estufa: duas hastes é o melhor sistema de condução. **Ciência Rural**, 33: 1039-1043, 2003.
- BENAVIDES, L. G; ESCUDERO, A. & IRIONDO, J. M. What shapes the altitudinal range of a high mountain Mediterranean plant? Recruitment probabilities from ovule to seedling stage. **Ecography**, 31: 731-740, 2008.
- BERTIN, N; GAUTIER, H. & ROCHE, C. Number of cells in tomato fruits depending on fruit position and source-sink balance during plant development. **Plant Growth Regulation**, 36: 105-112, 2001.
- BOLMGREN, K. & COWAN, P. D. Time-size tradeoffs: a phylogenetic comparative study of flowering time, plant height and seed mass in a north temperate flora. **Oikos**, 117: 424-429, 2008.
- BOLMGREN, K. & ERIKSSON, O. Seed mass and the evolution of fleshy fruits in angiosperms. **Oikos**, 119 (4): 707-718, 2010.
- BOULLI, A; BAAZIZ, M. & M'HIRIT, O. Polymorphism of natural populations of *Pinus halepensis* Mill. in Morocco as revealed by morphological characters. **Euphytica**, 119: 309-316, 2001.
- BU, H; CHEN, X; XU, X. et al. Seed mass and germination in an alpine meadow on the eastern Tsinghai-Tibet plateau. **Plant Ecology**, 191: 127-149, 2007.
- CARVALHO, N. M. & NAKAGAWA, J. **Sementes: ciência, tecnologia e produção**. 4ed. Jaboticabal: FUNEP, 2000, 588p.

- COOMES, D. A. & GRUBB, P. J. Colonization, tolerance, competition and seed - size variation within functional groups. **Trends in Ecology and Evolution**, 18: 283-291, 2003.
- CORNELISSEN, J. H. C. A triangular relationship between leaf size and seed size among woody species: allometry, ontogeny, ecology and taxonomy. **Oecologia**, 118: 248-255, 1999.
- DAUD, R. D. & FERES, R. J. F. O valor de *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae), planta nativa do Brasil, como reservatório para o predador *Euseius citrifolius* Denmark & Muma (Acari, Phytoseiidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, 21 (3): 453-458, 2004
- FERREIRA, M. G. R. & TORRES, S. B. Influência do tamanho das sementes na germinação e no vigor de plântulas de *Acacia senegal* (L.) de Willd. **Revista Brasileira de Sementes**, 22 (1): 271-275, 2000.
- GOMIDE, J. L.; VITAL, B. R. & RIBEIRO, A. C. Espécies florestais da zona da mata como fonte de celulose: características químicas. **Revista Ceres**, 22 (119): 74-79, 1975.
- GRAHAM, E. A; MULKEY, S. S; KITAJIMA, K. et al. Cloud cover limits net CO₂ uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. **Proceedings National Academy of Sciences**, 100: 572-576, 2005.
- GUO, H; MAZER, S. J; & DU, G. Geographic variation in seed mass within and among nine species of *Pedicularis* (Orobanchaceae): effects of elevation, plant size and seed number per fruit. *Journal of Ecology*, 98: 1232-1242, 2010.
- JOËT, T; LAFFARGUE, A; DESCROIX, F. et al. Influence of environmental factors, wet processing and their interactions on the biochemical composition of green *Coffea arabica* beans. **Food chemistry**, 118: 693-701, 2010.
- KHAN, M. A. & UNGAR, I. A. Alleviation of salinity stress and the response to temperature in two seed morphs of *Halopyrum mucronatum* (Poaceae). **Australian Journal of Botany**, 49: 777-783, 2001.
- KÖPPEN, W. Klassifikation der klimare nach temperatura, niederschlag und jahreslauf. **Petrmanns Geographische Mitterilunger**, 64:193-203, 1918.

- LEHTILÄ, K. & EHRLÉN, J. Seed size as an indicator of seed quality: a case study of *Primula veris*. **Acta Oecologica**, 28: 207-212, 2005.
- LONG, S. P; ZHU, X. G; NAIDU, S. L. et al. Can improvement in photosynthesis increase crop yields? **Plant, Cell & Environment**, 29 (3): 315-330, 2006.
- LOPES, S. W. Características físicas e fisiológicas de Aquênios de *Lychnophora ericoides* Mart. (Arnica-do-campo) de uma população ocorrente na serra da Bocaína, região do Alto Paranaíba, Minas Gerais. Dissertação - Universidade Federal de Uberlândia. 2008.
- LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. 6.ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 1: 384p., 2014.
- MAGUIRE, J. D. Speed of germination-aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. **Crop Science**, 2 (1): 176-177, 1962.
- MALAVASI, U. C. & MALAVASI, M. M. Influência do tamanho e do peso da semente na germinação e no estabelecimento de espécies de diferentes estágios da sucessão vegetal. **Floresta e Ambiente**, 8 (1): 211-215, 2001.
- MATILLA, A; GALLARDO, M. & PUGA-HERMIDA, M. I. Structural, physiological and molecular aspects of heterogeneity in seeds: a review. **Seed Science Research**, 15: 63-76, 2005.
- MOLES, A. T; ACKERLY, D. D; WEBB, C. O. et al. A brief history of seed size. **Science**, 307: 576-580, 2005.
- NETA, J. J. da S; SILVA, C. J; TEIXEIRA, R. R. et al. Synthesis of polyols from *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae) oil. **Journal of the Brazilian Chemical Society**, 23 (7): 1232-1238, 2012.
- OLIVEIRA, I. V. M; COSTA, R. S; ANDRADE, R. A. et al. Influência do tamanho da semente na emergência das plântulas de longan (*Dimocarpus longan*). **Revista Brasileira de Fruticultura**, 27: 171-172, 2005.
- PEIL, R. M. N & GALVÉZ, J. L. Effect of fruit removal on growth and biomass partitioning in cucumber. **Acta Horticulturae**, 588: 69-74, 2002.

- PEIL, R. M. N. & GALVÉZ, J. L. Reparto de materia seca como factor determinante de la producción de las hortalizas de fruto cultivadas em invernadero. **Revista Brasileira Agrocência**, 11: 05-11, 2005.
- PEREIRA, F. E. de A. **Biodiesel produzido a partir do óleo de sementes de *Mabea fistulifera* Mart.** 2007. p. 87. Dissertação - Universidade Federal de Viçosa, 2007.
- PEREIRA, T. S. & MANTOVANI, W. Maturação e dispersão de *Miconia cinnamomifolia* (DC.) Naud. na Reserva Biológica de Poço das Antas, Município de Silva Jardim, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasílica**, 15 (3): 335-348, 2001.
- PLUES, A. R. Seed weight increases with altitude in the Swiss Alps between related species but not among populations of individual species. **Oecologia**, 144: 55–61, 2005.
- QI, W; GOU, S; CHEN, X. et al. Disentangling ecological, allometric and evolutionary determinants of the relationship between seed mass and elevation: insights from multiple analyses of 1355 angiosperm species on the eastern Tibetan Plateau. **Oikos**, 123: 23-32, 2014.
- RESENDE, M. D. V. **Matemática e estatística na análise de experimentos e no melhoramento genético.** Colombo: Embrapa Florestas, 2007. 359p.
- RICKLEFS, R. E. **A economia da natureza.** 5. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2003. 503p.
- ROJAS-ARÉCHIGA, M. & VÁSQUEZ-YANES, C. Cactus seed germination: a review. **Journal of Arid Environments**, 44: 85-104, 2000
- SANTOS, F. S. Biometric and physiological quality of *Tabebuia chrysotricha* (Mart. ex A. DC.) Standl. seeds from different mother trees. **Scientia Forestalis**, 37 (82): 163-173, 2009.
- SANTOS, R. F. & CARLESSO, R. Déficit hídrico e os processos morfológico e fisiológico das plantas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, 2 (3): 287-294, 1998.
- SCHAAL, B. A. Reproductive capacity and seed size in *Lupinus texensis*. **American Journal of Botany**, 67: 703–709, 1980.

- SILVA, B. M. S. & CARVALHO, N. M. Efeitos do estresse hídrico sobre o desempenho germinativo da semente de faveira (*Clitoria fairchildiana* R.A. Howard. – Fabaceae) de diferentes tamanhos. **Revista Brasileira de Sementes**, 30(1) 55-65, 2008.
- SILVA, R. C; PEREIRA, J. M; ARAÚJO, Q. R. et al. Alterações nas propriedades químicas e físicas de um chernossolo com diferentes coberturas vegetais. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, 31: 101-107, 2007.
- SUNDARESAN. V. Control of seed in plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, 102: 1787-1788, 2005.
- VALANTIN, M; VAISSIERE, B. E; GARY, C. & ROBIN, P. Source-sink balance affects reproductive development and fruit quality in cantaloupe melon. **Journal of Horticultural Science & Biotechnology**, 81: 105-117, 2006.
- VIEIRA, M. F. & CARVALHO-OKANO, R. M. et al. Pollination biology of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) in southeastern Brazil. **Biotropica**, 28 (1): 61-68, 1996.
- WINN, A. Proximate and ultimate sources of within-individual variation in seed mass in *Prunella vulgaris* (Lamiaceae). **American Journal of Botany**, 78: 838-844, 1991.
- WOLFE, L. M. The genetics and ecology of seed size variation in a biennial plant, *Hydrophyllum appendiculatum* (Hydrophyllaceae). **Oecologia**, 101: 343-352, 1995.
- WU, Y; HUANG, M. & WARRINGTON, D. N. Growth and transpiration of maize and winter wheat in response to water deficits in pots and plots. **Environmental and Experimental Botany**, 71: 65-71, 2011.
- ZHU, J. T; LI, X. Y; ZHANG, X. M. et al. Ecophysiological adaptation of *Calligonum roborovskii* to decreasing soil water content along an altitudinal gradient in the Kunlun Mountains, Central Asia. **Russian Journal of Plant Physiology**, 57 (6): 826-832, 2010.

CAPÍTULO 2

Divergência funcional em características morfológicas e fisiológicas de *Mabea fistulifera* ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica

RESUMO

Este trabalho teve como objetivo de estudar o desempenho ecofisiológico de matrizes de *M. fistulifera* em resposta as variações das condições e disponibilidade de recursos, que ocorrem ao longo de um gradiente de altitude. Foram avaliados parâmetros morfológicos (Razão de área foliar, Área foliar específica, Densidade do lenho caulinar e Área de folha: área de xilema) e fisiológicos (taxa de assimilação líquida de carbono, condutância estomática, transpiração e Eficiência no uso da água) de 29 matrizes localizadas ao longo de um gradiente de altitude de 535m na Floresta Atlântica. Através dos parâmetros de área foliar específica e razão de área foliar, a folha mostrou ser a característica de maior plasticidade em relação ao aumento de altitude. Em baixas altitudes, foi encontrado uma menor área foliar específica que é uma estratégia que visa minimizar o processo transpiratório já que em baixas altitudes, as plantas estão submetidas a maiores temperaturas. Em altas altitudes, o aumento da área foliar específica pode estar ligado a diminuição da disponibilidade de nutrientes. Pois, esse aumento de área foliar é uma estratégia adotada pelas plantas para aumentar as taxas transpiracionais e maximizar a absorção de nutrientes. Assim, o aumento da densidade do lenho caulinar associado ao ganho de altitudes, seria uma forma de minimizar os riscos de cavitação. Os parâmetros relacionados as trocas gasosas não apresentaram diferenças ao longo do gradiente indicando que as estratégias morfológicas apresentadas pela espécie são capazes de garantir um equilíbrio e suprir as necessidades de maior limitação na qual o indivíduo está submetido.

Palavras-chave: Ecofisiologia, segurança hídrica, fotossíntese, oleaginosas.

INTRODUÇÃO

O sucesso de uma espécie em um determinado ambiente é fortemente dependente de sua capacidade de assimilar carbono, regular o balanço hídrico e obter os nutrientes para o crescimento e reprodução (desempenho ecofisiológico). O estudo de características fenotípicas relacionados com o desempenho ecofisiológico, sob condições ambientais contrastantes, pode elucidar as pressões seletivas que originaram a divergência morfológica e fisiológica nestes sistemas (Hoffmann & Franco, 2008). Uma abordagem cada vez mais frequente, para explicar o desempenho ecofisiológico de espécies arbóreas, tem focado em entender como as características funcionais [qualquer medida a nível de indivíduo que tem efeito direto no seu desempenho em um determinado ambiente (Violle et al., 2007)] das espécies estão relacionadas com a sua aptidão ao longo de gradientes ambientais (McGill et al., 2006).

A folha, por possuir todo aparato fotossintético, é o órgão que mais responde de forma plástica aos fatores bióticos e abióticos (Castro et al., 2005; Chiamolera et al., 2010). Assim, a área foliar específica (AFE; relação entre a área foliar formada por unidade de massa seca foliar), por ser uma característica de fácil determinação e um estimador eficiente do desempenho ecofisiológico, é uma das principais características funcionais, relacionadas com estratégias de utilização de recursos (Wright et al., 2004). Variações na AFE poder ser explicadas por alterações na espessura e/ou densidade do tecido foliar (Wright et al., 2004). Além da AFE, a densidade do lenho caulinar (DLC; relação entre a massa de um segmento caulinar e o seu volume) é outra característica funcional, relacionada com estratégias de utilização de recursos e muito utilizada em estudos ecofisiológicos (Gelder et al., 2006; Preston et al., 2006).

A DLC é uma importante característica associada às propriedades de transporte de água no xilema (Meinzer et al., 2003; Chave et al., 2009). Em um estudo clássico, verificou-se que a DLC foi correlacionada negativamente com a pressão do xilema no qual ocorre perda de 50% da condutividade hidráulica por cavitação (Hacke et al., 2001). Por aumentar a resistência ao fluxo hídrico, alta DLC diminui a eficiência do transporte de água, promovendo valores mais negativos do potencial hídrico foliar (Meinzer et al., 2004), estabelecendo um conflito entre a eficiência no transporte de água e resistência a cavitação (Preston et al., 2006).

Com base nas principais características funcionais (AFE e DLC) duas estratégias ecológicas contrastantes são descritas na literatura: *i*) estratégia de crescimento rápido, com produção de folhas com altos valores de AFE (porém com baixa longevidade) e madeira com baixa DLC; *ii*) estratégia de crescimento lento, com produção de folhas com baixos valores de AFE (porém mais longevas) e madeira com alta DLC (Larcher, 2004; Wright et al., 2004).

A relação negativa entre AFE e longevidade foliar ocorre uma vez que o maior índice de escleromorfia (palavra derivada do radical grego “skleros” que significa literalmente “duro”), apresentado em folhas com maior AFE, estaria associado com a maior quantidade de tecidos estruturais com grande quantidade de esclerênquima (fibras ou escleródes), como mecanismo de defesa contra herbivoria (Reich et al. 2003). A maior longevidade permitirá que a fotossíntese ocorra por um período de tempo maior, amortizando, em termos de carbono, o custo de investimento na construção das folhas (Westoby et al., 2002).

Variações morfológicas e fisiológicas em características foliares podem refletir a condição hídrica e de disponibilidade de radiação que a planta está submetida (Niinemets 2001). Plantas expostas a condições de deficiência hídrica, geralmente apresentam decréscimo na expansão foliar, além de menor abertura do poro estomático (menor condutância estomática; g_s). Como consequência da formação de uma menor área foliar ocorrerá diminuição da transpiração foliar (E), resultando, de modo indireto, na conservação da água no solo. Além disso, folhas menores por possuir menor demanda hídrica e, em função de dissipar mais eficientemente calor sensível, poderão se ajustar mais facilmente as restrições impostas no transporte de água (Niinemets & Fleck, 2002; Villagra & Cavagnaro, 2006).

Plantas que se estabelecem em ambientes com baixa radiação, normalmente apresentam maiores valores de AFE como forma de maximizar a interceptação da radiação ou baixos valores de AFE associados com maiores longevidades foliares (Poorter et al., 2009). Além de alterações na morfologia foliar, a variação da disponibilidade de radiação poderá afetar diretamente características fisiológicas relacionadas com o processo fotossintético (Valladares & Niinemets, 2008). Assim, especificamente sob elevadas altitudes, devido à presença constante de neblina limitar significativamente a disponibilidade de radiação solar, poderá ocorrer alterações no processo fotossintético, além de modificações na morfologia foliar (Graham et al., 2005). Desta forma, sob elevadas altitudes, devido ao baixo crescimento celular,

causado pelas baixas temperaturas (Velázquez-Rosa et al., 2002) e/ou ajustes hidráulicos, como estratégia de minimizar o processo de transpiração (Gotsch et al. 2010), normalmente observa-se menores valores de AFE e área foliar.

Sob elevadas altitudes, as condições ambientais favorecem o aumento da demanda evaporativa do ar e, conseqüentemente, potencializa o processo transpiratório (Körner, 2007). Há um consenso inquestionável de que a abertura estomática exerce papel preponderante na regulação do processo transpiratório (Sperry et al., 2002). Entretanto, em função da influência do grau de abertura dos estômatos sobre os fluxos transpiratórios ser avaliada, normalmente, através de analisadores de gases por infravermelho (IRGA; *infra red gas analyser*) de forma instantânea em pequenas porções de área foliar, relações não significativas são facilmente encontradas.

Características morfofisiológicas que descrevem de forma integrada o fluxo hídrico no sistema solo-planta-atmosfera, poderão refletir melhor o desempenho ecofisiológico do indivíduo em termos de uso da água (Burguess, 2006). A relação entre a área foliar e a área de xilema ativo (AF:AX) (inverso do valor Huber) é um importante parâmetro que agrega tanto característica foliares quanto àquelas relacionadas com o lenho caulinar. Esse parâmetro relaciona a demanda transpiratória relativa potencial e a capacidade de transporte de água, refletindo as potenciais restrições na arquitetura hidráulica em relação à demanda transpiratória (Bucci et al., 2005). Além de representarem o significado funcional associado com o uso da água, parâmetros relacionados com a fluxo hídrico poderão refletir também às taxas de absorção e transporte de nutrientes (Wang et al., 2007).

Na região do Caparaó-ES, a espécie *Mabea fistulifera* é uma planta arbórea, que se estabelece normalmente em altitudes acima de 400 m, em locais com solos arenosos e alta disponibilidade de radiação e, portanto, frequentemente exposta a várias condições ambientais adversas potencialmente capazes de gerar estresses. Contudo, durante o período de baixa disponibilidade de recursos (estação seca - outono/inverno), possui uma alta demanda por fotoassimilados para o crescimento e desenvolvimento de estruturas reprodutivas (Lorenzi, 2014) por produzir uma grande quantidade de pólen e néctar (Vieira et al., 1996; Olmos & Boulhosa, 2000), além de uma grande quantidade de frutos com sementes que possuem em torno de 40% de óleo (Neta et al., 2012; Pereira, 2007).

A hipótese desse trabalho é que, em função do local de ocorrência da espécie e da elevada demanda por fotoassimilados durante o período em que as condições

ambientais são mais limitantes, os indivíduos de *M. fistulifera* apresentarão ajustes morfológicos (por exemplo, aumento da DLC e diminuição de AF:AX) e fisiológicos (por exemplo, diminuição g_s e E), em função da variação nas condições ambientais que ocorrem ao longo de um gradiente de altitude, como forma de maximizar o desempenho ecofisiológico.

MATERIAL E MÉTODOS

Caracterização das áreas de estudo e do material vegetal

O estudo foi realizado em áreas de regeneração florestal da Mata Atlântica caracterizadas pela fitofisionomia Floresta Estacional Semidecidual na região do Caparaó-ES nas cidades de Alegre, Guaçuí e Iúna. A identificação e marcação das matrizes de *M. fistulifera* ocorreu em outubro de 2013 e as coletas de material vegetal e análises fotossintéticas foram realizadas em março de 2014, após o período de máximo crescimento vegetativo (pré-floração). As matrizes (29) de *M. fistulifera* foram caracterizadas pela localização (latitude e longitude), altitude, índice de exposição da copa, diâmetro do caule, concentração de fósforo e soma de bases no solo onde estavam se estabelecendo (**Tabela 1**). As coordenadas geográficas (latitude e longitude) e a altitude foram determinadas com GPS (Etrex, GARMIN®, Olathe, USA).

O índice de exposição da copa foi determinado conforme o método proposto por Clark & Clark (1992), com algumas modificações. Assim, os indivíduos receberam notas de acordo com a incidência da radiação sobre a copa, onde: **Nota 1:** se a copa não estivesse recebendo radiação solar direta; **Nota 2:** se a copa estivesse recebendo radiação solar lateral durante o período da tarde; **Nota 3:** se a copa estivesse recebendo até 90% da radiação solar durante o período da manhã; **Nota 4:** se a copa estivesse recebendo radiação solar horizontal e em mais de 90% da sua porção lateral; **Nota 5:** se a copa estivesse totalmente exposta à radiação solar.

Para a caracterização química do solo, foram retiradas 4 subamostras (0-20 cm de profundidade), de aproximadamente 500 g, sendo uma por quadrante sob a área de projeção da copa. Posteriormente, após as subamostras serem homogeneizadas, foi retirada uma única amostra (500 g) para cada matriz. As análises de fósforo disponível e soma de bases foram realizadas no Laboratório de Solos do CCA-UFES conforme EMBRAPA (1997).

Características morfológicas

A coleta de material vegetal e a determinação das características morfológicas funcionais foi realizada conforme descrito por Pérez-Harguindeguy et al. (2013). Após a coleta, os procedimentos metodológicos para determinação das características funcionais morfológicas foram realizados no Laboratório de Botânica do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal do Espírito Santo/CCA-UFES. As seguintes características foram determinadas nas 29 matrizes identificadas:

Razão de área foliar (RAF; área foliar formada por unidade de biomassa alocada no ramo): Em cada matriz, dois ramos com aproximadamente 50 cm de comprimento e 2 cm de diâmetro, foram coletados com o auxílio de um podão, a partir de segmentos terminais de galhos. A área foliar de todas as folhas dos ramos foi medida através de um integrador de área foliar (LI-3100, LI-COR®, Lincoln, EUA) para a determinação da área foliar total (AFT). Posteriormente, as folhas e os segmentos de caule foram secos separadamente em estufa de circulação forçada à 70°C, até massa constante, para determinação da massa seca de folhas (MSFo) e caule (MSC). A massa seca dos ramos (MSR) foi determinada pela soma da MSF com a MSC e a RAF foi determinada conforme a equação: **RAF = AFT/MSR**

Relação entre a área foliar e a área de xilema ativo de ramos (AF:AX; inverso do valor Huber). Foi determinado nos mesmos ramos utilizados para determinação da RAF, que após reidratados em água contendo azul de metileno (0,5% m/v) por aproximadamente quatro horas, tiveram a área de xilema ativo (AX) determinada com o uso de um paquímetro digital. Para tal, inicialmente, parte da porção do ramo que ficou imersa diretamente na solução foi cortada e descartada. Posteriormente, foi determinado o diâmetro da região do ramo onde foi realizado o corte e o diâmetro da parte central do ramo que não foi corada pela solução de azul de metileno. A AX foi então determinada a partir da subtração das áreas dos círculos calculadas com cada diâmetro. A relação AF:AX foi determinada conforme a equação: **AF:AX = AFT/AX**.

Densidade do lenho caulinar (DLC; relação entre a massa se um segmento caulinar e o seu volume): Foi determinada em dois segmentos de caule de aproximadamente 2 x 10 cm (diâmetro x comprimento), coletados nos mesmos ramos utilizado para determinação da RAF. Inicialmente, com um paquímetro digital foram medidos o comprimento (C; cm) e os diâmetro no ápice ($D_{\text{ápice}}$; cm) e na base (D_{base} ; cm)

do segmento de caule, incluindo a casca. O volume (V ; cm^3) de cada segmento foi determinado através da fórmula: $V = (\pi C/12) * (D_{\text{ápice}}^2 + D_{\text{ápice}} D_{\text{base}} + D_{\text{base}}^2)$, conforme proposto por Markesteijn & Poorter (2009). Posteriormente, os segmentos foram secos estufa de circulação forçada à 70°C , até massa constante, para determinação da massa seca dos segmentos (MSSe). A DLC foi determinada conforme a equação: $\text{DLC} = \text{MSSe}/V$.

Área foliar específica (AFE; área foliar formada por unidade de biomassa alocada na folha): Para determinação da AFE, dez folhas completamente expandidas foram coletadas ao longo de toda a copa. Posteriormente, um disco foliar de área conhecida foi retirado de cada folha, evitando-se a nervura central. A área foliar (AF) foi determinada mediante a multiplicação da área de um disco pelo número de discos coletados. A massa seca (MS) dos discos foi obtida após os mesmos serem secos em estufa de circulação forçada à 70°C , até massa constante. A AFE foi determinada conforme a equação: $\text{AFE} = \text{AF}/\text{MS}$

Características fisiológicas

As trocas gasosas foram determinadas em duas folhas expostas, fisiologicamente maduras e completamente expandidas, localizadas na parte mediana da copa. A taxa de assimilação líquida de CO_2 (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E) e a concentração interna de CO_2 (C_i), foram medidas entre 9:00-11:00 h, em sistema aberto, sob radiação fotossinteticamente ativa constante e saturante de $1000 \mu\text{mol}$ (fótons) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mantendo-se a pressão parcial de CO_2 em aproximadamente 40 Pa, com um analisador de gases no infravermelho (LI 6400XT, LI-COR[®], Lincoln, USA). A eficiência do uso da água (EUA) foi determinada pela equação: $\text{EUA} = A/E$. Durante as medições a temperatura do ar foi mantida em $30 \pm 1,3^\circ\text{C}$ e a umidade relativa em $50 \pm 1,8\%$.

Análises estatísticas

Para descrever o comportamento e a variação que estava ocorrendo em cada uma das características avaliadas, foi calculado a média e o coeficiente de variação. Posteriormente, a normalidade dos dados foi avaliada pelo teste de Shapiro-Wilk. Para estudar a relação entre as características funcionais e o padrão de distribuição das matrizes, os dados foram padronizados pelo método de dispersão ‘*standardize*’ e, posteriormente, foi realizada a análise de componentes principais (ACP). Para verificar o agrupamento de matrizes conforme as suas características funcionais, foi realizada a análise de agrupamento pelo método de ligação completa utilizando-se a matriz de distância euclidiana. O efeito da altitude e de outros fatores (índice de exposição da copa, concentração interna de CO₂ na folha e teor de fósforo e soma de bases no solo) que poderiam estar influenciando no desempenho ecofisiológico das matrizes de *M. fistulifera*, foi estudado através da técnica de correlação linear de Pearson. Todas as análises foram feitas utilizando o *software R version 3.1.2*, utilizando os pacotes “*pgirmess*”, “*vegan*” e “*corregram*”. Para testar a nitidez de grupos, foi realizado o teste de Pilar (1999), utilizando-se o *software Multiv*.

Tabela 1. Caracterização das 29 matrizes de *Mabea fistulifera* localizadas em áreas de regeneração florestal da Floresta Atlântica na região do Caparaó-ES nas cidades de Alegre, Guaçuí e Iúna.

| Matrizes | Latitude (S) | Longitude (W) | Altitude (m) | Índice de exposição da copa | Diâmetro do caule (cm) | Fósforo (mg dm⁻³) | Soma de bases (cmolc dm⁻³) |
|-----------------|---------------------|----------------------|---------------------|------------------------------------|-------------------------------|-------------------------------------|--|
| 1 | 20°45,2' | 41°33,5' | 399 | 4 | 14,84 | 3,30 | 1,73 |
| 2 | 20°45,4' | 41°33,5' | 513 | 3 | 17,64 | 0,55 | 0,08 |
| 3 | 20°45,7' | 41°33,5' | 543 | 3 | 18,73 | 1,35 | 0,80 |
| 4 | 20°45,7' | 41°33,5' | 549 | 3 | 14,97 | 3,42 | 1,68 |
| 5 | 20°45,7' | 41°33,6' | 559 | 2 | 11,88 | 4,53 | 2,04 |
| 6 | 20°45,7' | 41°33,6' | 560 | 2 | 20,57 | 1,16 | 1,13 |
| 7 | 20°45,6' | 41°33,9' | 627 | 3 | 16,15 | 1,51 | 1,83 |
| 8 | 20°53,3' | 41°42,5' | 632 | 5 | 6,02 | 0,82 | 0,25 |
| 9 | 20°45,1' | 41°34,7' | 636 | 3 | 12,83 | 2,19 | 3,13 |
| 10 | 20°45,5' | 41°35,0' | 641 | 2 | 11,02 | 5,37 | 0,78 |
| 11 | 20°53,3' | 41°42,6' | 651 | 3 | 5,92 | 1,05 | 0,99 |
| 12 | 20°53,3' | 41°42,6' | 657 | 3 | 22,23 | 0,82 | 0,15 |
| 13 | 20°53,2' | 41°42,6' | 657 | 3 | 25,67 | 1,16 | 0,56 |
| 14 | 20°53,3' | 41°42,6' | 659 | 3 | 28,47 | 1,12 | 0,19 |
| 15 | 20°53,3' | 41°42,6' | 659 | 3 | 14,52 | 1,28 | 0,19 |
| 16 | 20°46,2' | 41°36,2' | 660 | 4 | 20,10 | 6,02 | 2,17 |
| 17 | 20°53,3' | 41°42,7' | 660 | 3 | 33,54 | 1,28 | 0,18 |
| 18 | 20°22,8' | 41°29,8' | 854 | 2 | 8,03 | 0,67 | 0,27 |
| 19 | 20°22,8' | 41°29,8' | 856 | 2 | 10,03 | 0,82 | 0,57 |
| 20 | 20°22,8' | 41°29,8' | 856 | 3 | 28,18 | 0,89 | 1,22 |
| 21 | 20°22,8' | 41°29,8' | 859 | 2 | 12,80 | 1,66 | 0,34 |
| 22 | 20°22,8' | 41°29,8' | 862 | 2 | 9,71 | 1,43 | 1,15 |
| 23 | 20°22,8' | 41°29,8' | 870 | 2 | 15,10 | 1,12 | 0,87 |
| 24 | 20°22,8' | 41°29,8' | 890 | 3 | 11,94 | 1,28 | 0,44 |
| 25 | 20°22,8' | 41°29,7' | 901 | 3 | 27,93 | 0,78 | 0,87 |
| 26 | 20°22,7' | 41°29,8' | 902 | 4 | 21,02 | 1,32 | 0,60 |
| 27 | 20°22,8' | 41°29,8' | 915 | 3 | 29,43 | 0,67 | 0,23 |
| 28 | 20°22,8' | 41°29,8' | 924 | 4 | 15,29 | 0,74 | 0,38 |
| 29 | 20°22,8' | 41°29,7' | 934 | 3 | 22,07 | 0,67 | 0,43 |

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Parâmetro morfológicos

A AFE variou de 100,33 a 166,67 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ (matrizes 8 e 19, respectivamente) com média de 129,73 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ (**Tabela 2**). Menores valores de AFE, refletem um maior investimento na folha em termos de carbono, indicando maior durabilidade e assim acarreta em maior eficiência no uso da água e nutriente (Brujinzeel & Veneklaas, 1998). Enquanto o aumento da AFE reflete na maximização do ganho de carbono por unidade de massa foliar, principalmente sob condições de baixa luminosidade (Evans & Poorter, 2001). Assim, do ponto de vista fisiológico a AFE é um fator que descreve a alocação da biomassa da folha por unidade de área, refletindo o *trade-off* entre rápida produção de biomassa e eficiente conservação de nutrientes (Poorter & Garnier, 1999).

A DLC teve oscilações ao longo de todo gradiente variando entre 0,55 a 1,71 g cm^{-3} (matrizes 7 e 16, respectivamente) com média de 1,07 g cm^{-3} (**Tabela 2**). Com o aumento da DLC a planta também ganha resistência a cavitação [impedimento do fluxo de água, devido a formação de bolhas na coluna d'água (Swenson & Enquist, 2007)]. O fluxo de água do xilema apresenta significado funcional não apenas em relação ao uso de água, mas também em relação às taxas de absorção e transporte de nutrientes em função do aumento do fluxo de massa (Wang et al., 2007)

A AF:AX variou de 0,46 a 1,82 $\text{m}^2 \text{cm}^{-2}$. As matrizes 15 e 19 apresentaram os maiores valores de AF:AX (1,82 e 1,79 $\text{m}^2 \text{cm}^{-2}$, respectivamente) e os indivíduos 20 e 8 apresentaram os menores valores (0,46 e 0,56 $\text{m}^2 \text{cm}^{-2}$, respectivamente) (**Tabela 2**). A AF:AX por ser inverso ao Valor Huber, reflete a capacidade de transporte de água em relação à demanda transpiracional (Bucci et al., 2005). Assim, a associação entre menores AF:AX e AFE como encontrado na matriz 8 indica ajustes hidráulicos associados à minimização do risco de cavitação (Wright et al., 2004; Sellin & Kupper, 2006).

Os valores de RAF tiveram uma variação de 45,10 a 109,61 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ (matrizes 8 e 27, respectivamente) (**Tabela 2**). Este índice fisiológico expressa a área foliar para a fotossíntese, além de ser um componente morfofisiológico da análise de crescimento (Benincasa, 2003), pois, a tendência é a queda da RAF à medida que a planta cresce (Alvarez, 2005).

Tabela 2. Variação de atributos morfológicos e fisiológicos de *M. fistulifera* em um gradiente de altitude na Floresta Atlântica. [Razão de área foliar (RAF; cm² g⁻¹); Área foliar específica (AFE; cm² g⁻¹); Área foliar por área de xilema (AF:Ax; m² cm⁻²); Densidade do lenho caulinar (DLC; g cm⁻³); Taxa de assimilação líquida do carbono (*A*; μmol m⁻² s⁻¹); Condutância estomática (*g_s*; mmol⁻² s⁻¹); Concentração interna de CO₂ (μmol m⁻² s⁻¹) Transpiração (*E*; mmol m⁻² s⁻¹) Eficiência do uso de água (EUA; μmol CO₂ mmol H₂O⁻¹)]

* nível de significância a P<0,05.

| Matrizes | RAF | AFE | AF:AX | DLC | <i>A</i> | <i>g_s</i> | <i>C_i</i> | <i>E</i> | EUA |
|---------------|--------------|---------------|--------------|--------------|--------------|----------------------|----------------------|--------------|--------------|
| 1 | 50,98 | 103,41 | 0,60 | 1,24 | 15,74 | 222,16 | 261,53 | 4,27 | 3,69 |
| 2 | 54,56 | 113,19 | 0,88 | 0,90 | 4,25 | 41,41 | 206,34 | 1,09 | 4,02 |
| 3 | 82,43 | 142,92 | 1,54 | 1,04 | 17,91 | 260,04 | 263,64 | 4,35 | 4,12 |
| 4 | 69,42 | 123,09 | 1,10 | 0,67 | 14,32 | 197,15 | 260,17 | 3,63 | 3,96 |
| 5 | 60,26 | 100,47 | 1,14 | 0,91 | 11,45 | 179,90 | 278,69 | 2,98 | 3,84 |
| 6 | 58,86 | 106,31 | 0,61 | 0,94 | 10,17 | 102,92 | 220,80 | 1,94 | 5,25 |
| 7 | 69,68 | 105,35 | 1,72 | 0,55 | 18,06 | 249,88 | 256,62 | 3,82 | 4,75 |
| 8 | 45,10 | 100,33 | 0,56 | 1,54 | 11,45 | 140,00 | 241,60 | 3,20 | 3,58 |
| 9 | 63,28 | 120,20 | 0,79 | 1,05 | 13,12 | 162,87 | 230,56 | 2,56 | 5,47 |
| 10 | 64,19 | 133,05 | 0,65 | 0,79 | 7,30 | 108,19 | 276,17 | 1,90 | 3,84 |
| 11 | 67,41 | 136,98 | 0,97 | 1,00 | 16,79 | 270,00 | 277,97 | 4,56 | 3,68 |
| 12 | 78,07 | 146,10 | 1,02 | 1,01 | 10,44 | 120,00 | 242,02 | 2,80 | 3,72 |
| 13 | 73,64 | 164,94 | 0,84 | 1,28 | 16,03 | 230,00 | 262,01 | 4,60 | 3,48 |
| 14 | 66,29 | 139,61 | 0,76 | 1,19 | 15,54 | 250,00 | 274,10 | 4,78 | 3,25 |
| 15 | 89,66 | 152,23 | 1,82 | 1,02 | 9,89 | 110,00 | 235,55 | 2,58 | 3,84 |
| 16 | 48,73 | 101,36 | 0,60 | 1,71 | 12,70 | 195,22 | 276,48 | 3,06 | 4,14 |
| 17 | 63,72 | 138,58 | 1,23 | 1,49 | 11,11 | 100,00 | 196,19 | 2,50 | 4,44 |
| 18 | 60,94 | 116,48 | 0,65 | 1,04 | 11,76 | 144,56 | 249,42 | 2,47 | 4,76 |
| 19 | 88,74 | 166,67 | 1,79 | 1,22 | 11,84 | 193,10 | 282,91 | 3,02 | 3,92 |
| 20 | 56,83 | 115,99 | 0,46 | 1,05 | 15,30 | 214,03 | 263,46 | 3,17 | 4,83 |
| 21 | 93,28 | 160,71 | 0,82 | 0,75 | 10,94 | 137,41 | 252,51 | 2,51 | 4,37 |
| 22 | 52,19 | 101,12 | 0,57 | 0,89 | 11,93 | 168,11 | 265,86 | 2,99 | 4,00 |
| 23 | 78,97 | 114,99 | 0,90 | 1,23 | 11,05 | 123,71 | 236,18 | 2,36 | 4,69 |
| 24 | 73,55 | 125,15 | 1,19 | 1,60 | 16,15 | 214,11 | 255,15 | 3,55 | 4,54 |
| 25 | 100,63 | 152,56 | 1,54 | 0,73 | 11,58 | 156,39 | 261,24 | 2,88 | 4,03 |
| 26 | 75,77 | 143,20 | 1,61 | 1,39 | 12,19 | 132,95 | 231,47 | 2,55 | 4,79 |
| 27 | 109,61 | 163,52 | 1,67 | 0,83 | 8,72 | 80,03 | 206,64 | 1,64 | 5,31 |
| 28 | 89,54 | 147,85 | 1,39 | 0,89 | 12,51 | 126,70 | 220,13 | 2,45 | 5,10 |
| 29 | 79,30 | 125,95 | 1,75 | 1,14 | 16,18 | 189,60 | 241,13 | 3,33 | 4,85 |
| Média | 71,23 | 129,73 | 1,07 | 1,07 | 12,64 | 166,22 | 249,19 | 3,02 | 4,28 |
| CV (%) | 22,47 | 16,69 | 41,08 | 26,52 | 25,26 | 35,09 | 9,47 | 30,08 | 13,94 |

Parâmetros fisiológicos

Assim como os parâmetros morfológicos, os fisiológicos, tiveram grande oscilação ao longo de todo gradiente. A Fotossíntese líquida (A) apresentou média de $12,64 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Variando entre $4,25$ e $18,06 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (matrizes 2 e 7, respectivamente) (**Tabela 2**). Ao aumentar a fotossíntese, a respiração e a formação de biomassa são favorecidas levando a um aumento da produtividade de fotoassimilados que serão utilizados principalmente para a formação de sementes. Pode-se notar que, o indivíduo 7 que apresentou maior fotossíntese, também se destacou como o indivíduo com sementes grandes e alta massa de fruto e semente (**Capítulo 1**).

A Transpiração (E) apresentou valor médio de $3,02 \text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Sendo esse valor muito próximo ao encontrado para a espécie *Croton urucarana* que foi $3,6 \text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Ferreira, 2004). A matriz 2 ($1,09 \text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) assim como para a fotossíntese apresentou o menor valor para E . Enquanto a matriz 14 ($4,78 \text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) apresentou a maior taxa de transpiração ($4,78 \text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) (**Tabela 2**).

Para g_s , os valores apresentaram média de $166,22 \text{mmol}^{-2} \text{s}^{-1}$. Com valores variando entre $41,41 \text{mmol}^{-2} \text{s}^{-1}$ e $270,00 \text{mmol}^{-2} \text{s}^{-1}$ (matrizes 2 e 11) (**Tabela 2**). Verificou-se que os resultados para a condutância estomática são similares a um estudo realizado com as espécies lenhosas *Schinus terebinthifolius*, *Tabebuia róseo-alba* e *Colubrina glandulosa* (Ferreira, 2004). Para o indivíduo 2, a redução de A pode ter ocorrido por uma limitação estomática (Dias & Marengo, 2007), pois, altas temperaturas encontradas em baixas altitudes levariam ao aumento de E . Assim, a diminuição da condutância estomática seria uma estratégia de minimizar a perda d'água (Sperry et al., 2002).

A EUA teve seu valor médio de $4,28 \mu\text{mol CO}_2 \text{mmol H}_2\text{O}^{-1}$, variando entre $3,25$ e $5,47 \mu\text{mol CO}_2 \text{mmol H}_2\text{O}^{-1}$ (matrizes 14 e 9, respectivamente) (**Tabela 2**). Assim, para o indivíduo 14, a quantidade de água evapotranspirada para a produção de certa quantidade de matéria seca foi superior que nos demais indivíduos. Enquanto que o indivíduo 9 por ser mais eficiente, produziu mais matéria seca por grama de água transpirada (Baptista et al., 2001).

ACP e Agrupamento

Na análise dos componentes principais, foram retirados os parâmetros de assimilação líquida da fotossíntese (*A*) e transpiração (*E*), por serem variáveis utilizadas para o cálculo de EUA e com isso guardarem dependência. O primeiro e segundo eixo explicaram 64,29%, 42,14% e 21,88%, respectivamente, da variação entre matrizes e atributos (**Tabela 3; Figura 1**). As variáveis que apresentaram maior contribuição no primeiro eixo foram razão de área foliar (RAF), área foliar específica (AFE), área foliar: área de xilema (AF:AX - inverso do valor de Huber (VH)) e densidade do lenho caulinar (DLC). Condutância estomática (g_s) e Eficiência no uso da água (EUA) apresentaram maior contribuição no segundo eixo (**Tabela 3**). O deslocamento das espécies em relação à segurança hidráulica no espaço multivariado, ocorreu ao longo do primeiro eixo enquanto para a eficiência no uso da água o deslocamento ocorreu ao longo do segundo eixo (**Figura 1**).

Tabela 3. Auto-valores de cada atributo utilizado nas análises de componentes principais em *M. fistulifera* ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica. Estão apresentados os dois primeiros eixos e em negrito os atributos com maior poder explicativo em cada eixo. [Razão de área foliar (RAF); Área foliar específica (AFE); Área foliar por área de xilema (AF:AX); Densidade do lenho caulinar (DLC); Condutância estomática (g_s); Eficiência do uso de água (EUA)].

| Atributos | PC 1 | PC 2 |
|-----------|---------------|---------------|
| RAF | 1,419 | 0,110 |
| AFE | 1,200 | 0,503 |
| AF:AX | 1,192 | 0,219 |
| DLC | -0,598 | 0,388 |
| g_s | -0,314 | 1,060 |
| EUA | 0,409 | -1,117 |

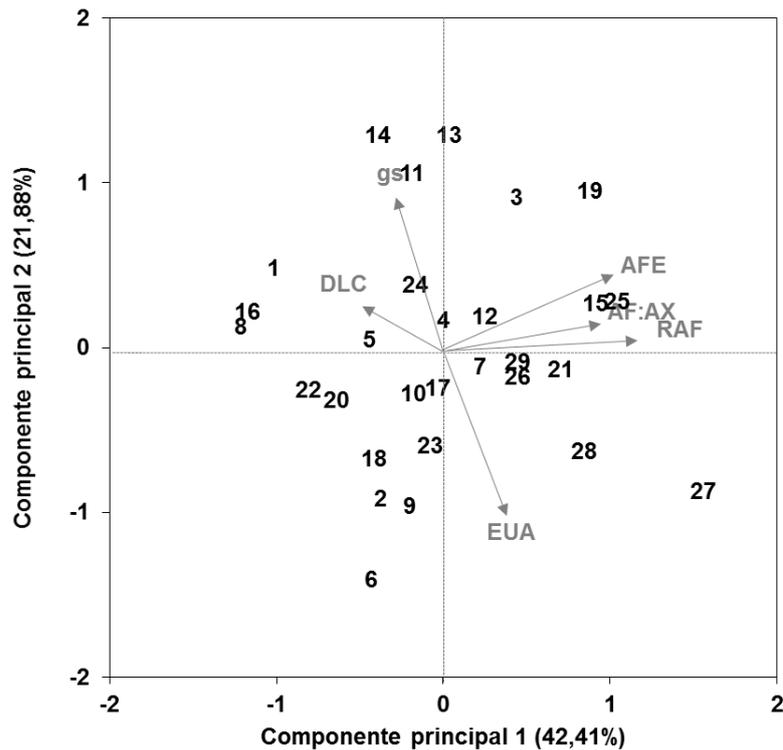


Figura 1. Ordenação de análise de componente principal, para matrizes de *M. fistulifera* ao longo de um gradiente de altitude, baseada em 6 características. Razão de área foliar (RAF); Área foliar específica (AFE); Área foliar por área de xilema (AF:AX); Densidade do lenho caulinar (DLC); Condutância estomática (g_s); Eficiência do uso de água (EUA). Os códigos numéricos correspondem às 29 matrizes avaliadas.

Através do método de ligação completa observamos a formação de 3 grupos (**Figura 2**) de acordo com as estratégias sobrevivência adotadas pelos indivíduos de acordo com a disponibilidade de recursos.

O primeiro grupo (matrizes 27 e 28), são indivíduos de altitude e que apresentam baixa segurança hídrica, mas, são eficientes no uso da água. Eles também possuem alta RAF e AFE, assim, a alocação de recursos em área foliar visa maximizar a absorção da energia luminosa e não suprir a baixa demanda no transporte de água, o que leva a maiores valores de AX:AF (Schoonmaker et al., 2010).

O segundo grupo (matrizes 1, 2, 4, 5, 6, 8, 9, 16, 18, 20, 22, 23) é formado por plantas que são mais expostas, e possuem segurança e eficiência hidráulica. Em sua maioria são indivíduos de menores altitudes, o que já era esperado pois, o aumento de temperatura estimula a xylogenesis, e isto provoca uma maior eficiência hidráulica de

todo o sistema de transportes e maiores taxas de crescimento longitudinal (Gorsuch & Oberbauer, 2002; Danby & Hik, 2007). Além disso, a tendência de menores AFE, reflete maior investimento na folha em termos de carbono, indicam o investimento em folhas com maior durabilidade levando a maior eficiência no uso da água e nutriente (Brujinzeel & Veneklaas, 1998).

Já o terceiro grupo (matrizes 3, 7, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 19, 24, 25, 26, 29), são indivíduos onde há um aumento de g_s com o intuito de aumentar a A , mas, também leva ao aumento de transpiração e isso por sua vez, se reflete na diminuição da EUA. São indivíduos também possuem uma menor segurança hídrica, o que pode aumentar as probabilidades de cavitação (Zhu & Cao, 2009).

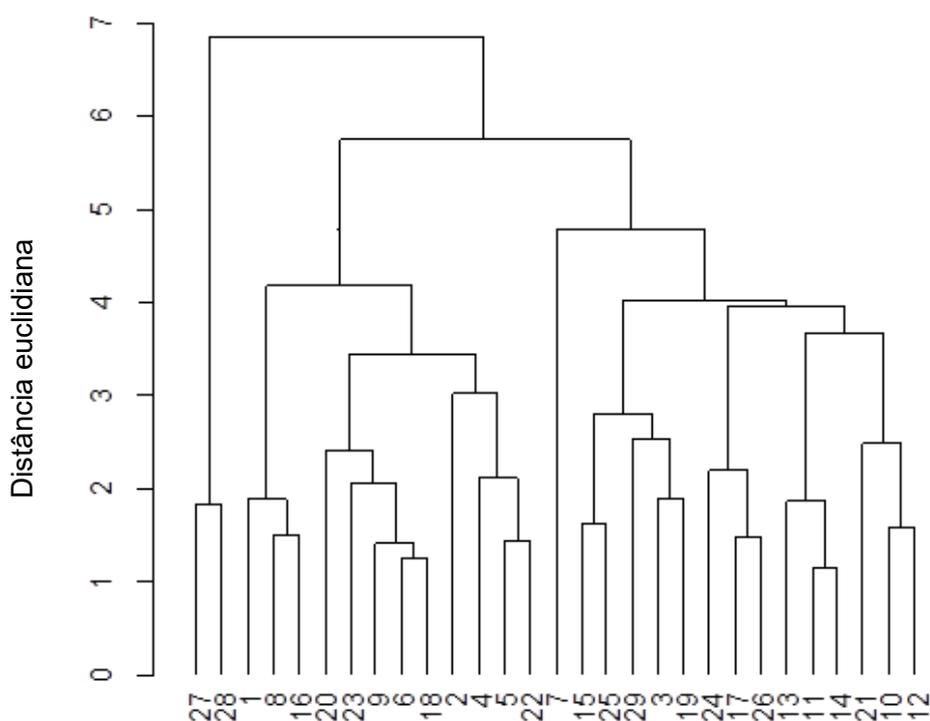


Figura 2. Agrupamento ligação completa realizado com os indivíduos de *Mabea fistulifera* localizados ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica. segundo o teste de Pilar, houve a formação de 3 grupos, com linha de corte a 5,2 (distância euclidiana) para significância de $P < 10\%$. Os códigos numéricos correspondem às 29 matrizes avaliadas.

Relação entre as variáveis

A existência de associação positiva entre RAF e AFE com AF:AX (**Tabela 4**) indicam, que a alocação de recursos em área foliar para maximizar a absorção da energia luminosa tende a ser maior que a alocação em tecidos vasculares para suprir uma baixa demanda de transporte de água (Barigah, et al., 2006; Schoonmaker, et al., 2010). Estas alterações têm por objetivo aumentar a captação da luz incidente (Grotkopp & Rejmánek, 2007), aumentando a eficiência fotossintética da planta. Entretanto, não há correlação entre A e AFE, o que pode ser explicado devido à plasticidade fenotípica da A por unidade de AF (Poorter, et al. 1990).

Tabela 4. Correlação entre as características morfológicas e fisiológicas de *M. fistulifera*. Foram calculados entre as variáveis avaliadas e os dois eixos PCA. Coeficientes de correlação de Pearson significâncias $P < 0,05$ (Negrito). [Razão de área foliar (RAF); Área foliar específica (AFE); Área foliar por área de xilema (AF:AX); Densidade do lenho caulinar (DLC); Assimilação líquida de carbono (A); Condutância estomática (g_s); Transpiração (E); Eficiência do uso de água (EUA); PC1: Componente principal 1; PC2: Componente Principal 2].

| | RAF | AFE | AF:AX | DLC | A | g_s | E | EUA |
|-------|-------------|-------------|-------------|--------------|-------------|-------------|--------------|--------------|
| AFE | 0,82 | | | | | | | |
| AF:AX | 0,73 | 0,52 | | | | | | |
| DLC | -0,34 | -0,12 | -0,18 | | | | | |
| A | -0,05 | -0,05 | 0,12 | 0,15 | | | | |
| g_s | -0,14 | -0,07 | 0,00 | 0,10 | 0,92 | | | |
| E | -0,14 | 0,02 | -0,02 | 0,19 | 0,88 | 0,93 | | |
| EUA | 0,23 | -0,07 | 0,18 | -0,13 | -0,06 | -0,31 | -0,50 | |
| PC1 | 0,97 | 0,82 | 0,81 | -0,41 | -0,11 | -0,21 | -0,21 | 0,28 |
| PC2 | 0,08 | 0,34 | 0,15 | 0,26 | 0,57 | 0,72 | 0,83 | -0,76 |

A relação positiva entre A , g_s e E , ocorre por serem os processos envolvidos nas trocas gasosas. Quando ocorre o fechamento estomático afim de diminuir o processo de transpiração, conseqüentemente ocorre a diminuição das trocas gasosas, que levará a diminuição da incorporação de carbono (Costa & Marengo, 2007; Wang et al., 2007).

A diminuição do processo transpiratório acarreta no aumento da eficiência no uso da água (EUA) por isso a relação negativa entre elas (**Tabela 4**). Assim, mesmo que

não significativa, deve-se considerar também a relação entre EUA e g_s , pois, a diminuição de g_s , é um dos mecanismos de defesa para evitar a perda de água pelo processo transpiratório (Nascimento et al., 2011).

Influência da altitude sobre as variáveis

A altitude pode influenciar a planta por diversos fatores, como nebulosidade, umidade, pressão de oxigênio, temperatura, entre outro. Entretanto, em altitudes elevadas, o principal fator limitante, pode ter sido a disponibilidade de nutrientes no solo. Onde, o aumento da altitude apresentou um decréscimo principalmente na concentração de fósforo (**Figura 3**).

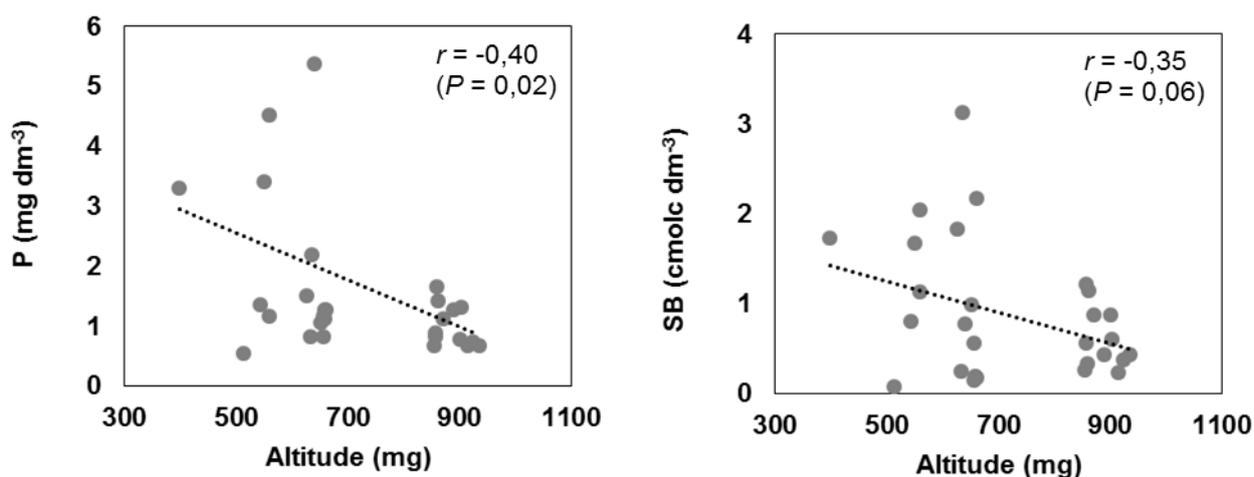


Figura 3. Relação da concentração de fósforo (P) e Soma de bases (SB) em um gradiente de altitude na Floresta Atlântica. r : Correlação de Pearson; P = significância do teste

O aumento de AFE e RAF com o aumento da altitude, deve-se principalmente a baixa disponibilidade de nutrientes (**Figura 4**). Pois, o aumento da área foliar irá potencializar as taxas transpiratórias que conseqüentemente, beneficiará a absorção de nutrientes (Wang et al., 2007). Entretanto, a presença de neblina em maiores altitudes (Rosado et al., 2010) pode desempenhar um importante papel no balanço hídrico uma vez que atua como fonte de água para as plantas (conhecida como “precipitação oculta”) (Burgess & Dawson 2004). Assim, a água torna-se o fator menos limitante.

Assim, durante os períodos de neblinas, a radiação será um fator extremamente limitante, então, maiores AFE e RAF irão maximizar a captação da luz, como forma de aumentar o saldo de carbono para suprir a necessidade vegetativa e reprodutiva

Contudo, devido a maior exposição as variações atmosféricas como: menor pressão parcial do CO₂ atmosférico, menor velocidade do vento e maior radiação (em períodos sem neblina) que também favorecem aumentos na demanda evaporativa e aumenta a perda de água em maiores altitudes (Leuschner, 2000; Korner, 2007; Rosado et al., 2010), o aumento da DLC (**Figura 5**) seria um ajuste afim de diminuir os vasos xilemáticos e garantir uma maior sustentação e segurança as condições expostas. Pois restrições hidráulicas também levariam a reduções na fotossíntese (Santiago et al., 2004). Isso indica que devido a vários fatores limitantes coexistindo em altas altitudes principalmente a baixa disponibilidade de nutrientes, disponibilidade de radiação limitada em períodos de neblina e alta demanda evaporativa, a planta buscar formas de minimizar seus efeitos e ao mesmo tempo suprir suas necessidades para garantia o funcionamento do processo fotossintético e assim a sobrevivência.

Já em menores altitudes, os menores valores de AFE podem representar tentativas de diminuir as taxas de transpiração (Villagra & Cavagnaro, 2006), afim de garantir uma menor perda de água, pois, geralmente estão submetidos a maiores temperaturas. Neste sentido, a redução efetiva da superfície de contato planta-atmosfera pela folha, representa uma característica altamente vantajosa para ambientes em que os fatores abióticos podem levar a condições de estresse (Westoby et al., 2002).

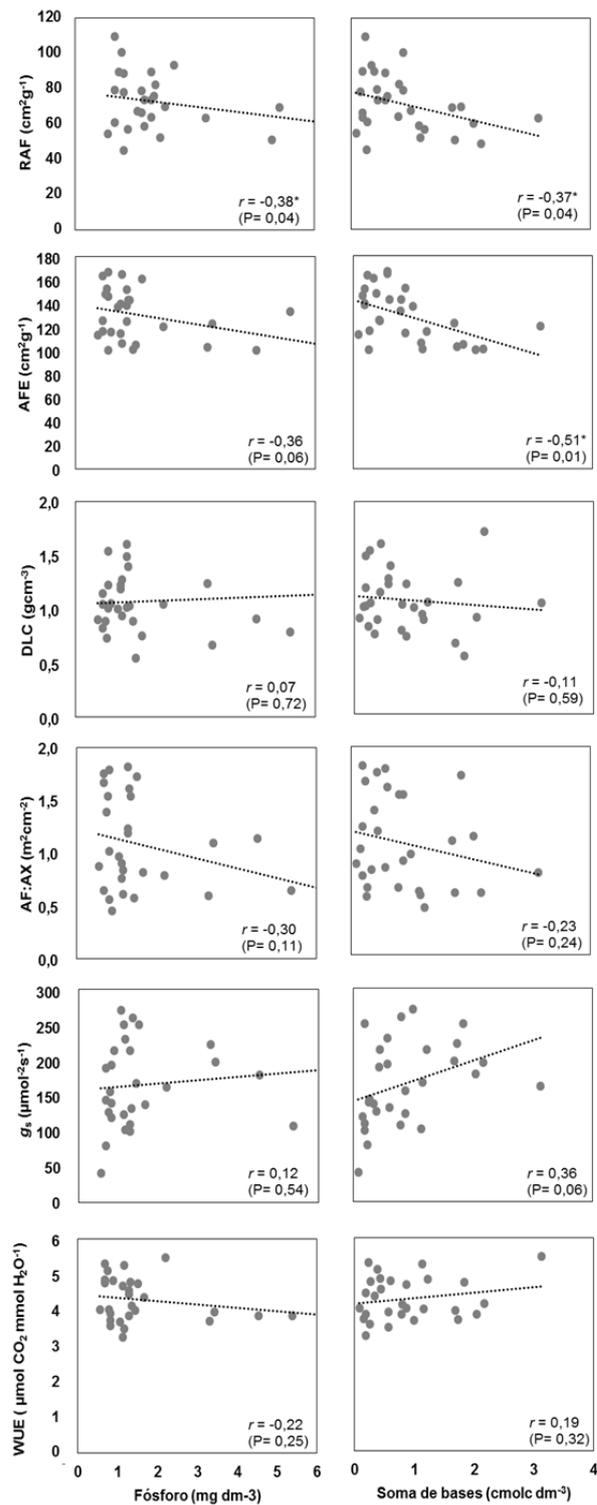


Figura 4. Relação entre Razão de área foliar (RAF), Área foliar específica (AFE), Densidade do lenho caulinar (DLC), Condutância estomática (g_s) e Eficiência do uso de água (EUA) com fósforo e Soma de bases de matrizes de *M. Fistulifera* localizadas ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica. r: Correlação de Pearson; P= significância do teste

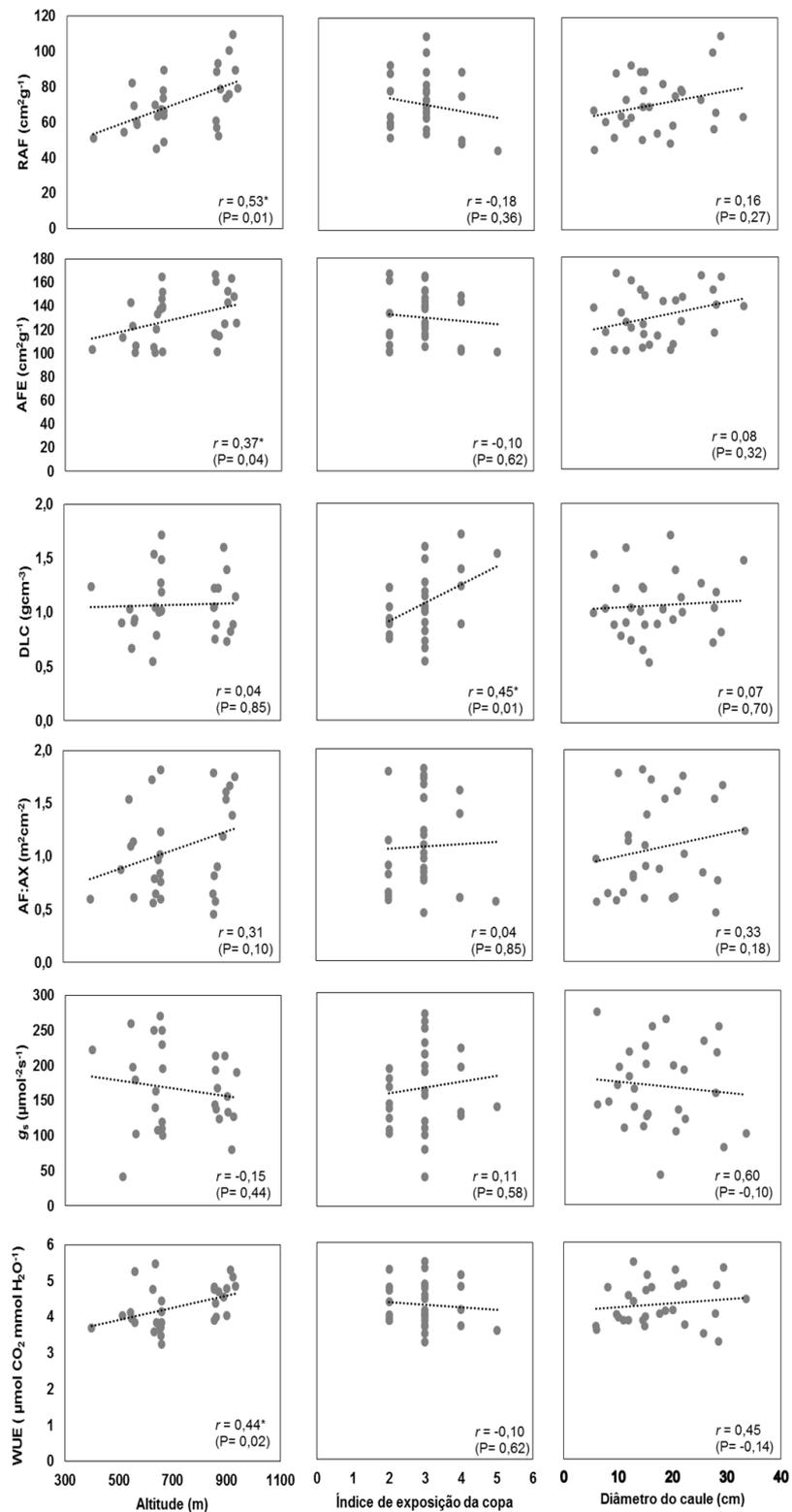


Figura 5. Relação entre Razão de área foliar (RAF), Área foliar específica (AFE), Densidade do lenho caulinar (DLC), Condutância estomática (g_s) e Eficiência do uso de água (EUA) com altitude, Índice de exposição da copa e densidade do caule de matrizes de *M. Fistulifera* localizadas ao longo de um gradiente de altitude na Floresta Atlântica. r: Correlação de Pearson; P= significância do teste

CONCLUSÃO

As estratégias fisiológicas utilizadas pelos indivíduos ao longo do gradiente vão depender das condições que são mais limitantes para o seu desenvolvimento. Seja ele, carbono, nutrientes no solo ou água.

O aumento da razão de área foliar e área foliar específica levam a maximização na captação de luz, o que é vantajoso visto que a presença de neblina nessas regiões com ganho de altitude pode levar a limitação de radiação. Assim também, aumento da razão de área foliar e área foliar específica, intensifica o processo transpiratório que mantém o *continuum* solo-atmosfera e aumenta a absorção de nutrientes, pois, a concentração de nutrientes tendem a diminuir com o aumento da altitude.

Plantas em maiores altitudes estão mais expostas a fatores ambientais, que intensificam ainda mais o processo transpiratório que por sua vez já é estimulado pela maior área foliar, assim, o aumento da densidade do lenho caulinar é uma estratégia para diminuir a eficiência hidráulica e assim, diminuir a perda de água.

De modo geral, as respostas fotossintéticas não apresentam diferenças ao longo do gradiente demonstrando que as estratégias utilizadas para condições limitantes (luminosidade, baixa disponibilidade hídrica e nutricional) são capazes de garantir um equilíbrio e suprir as necessidades de maior limitação na qual o indivíduo está submetido.

REFERÊNCIAS

- ALVAREZ, R. C. F; RODRIGUES, J. D; MARUBAYASHI, O. M. et al. Análise e crescimento de duas cultivares de amendoim (*Arachis hypogaea L.*). **Acta Scientiarum Agronomy**, 27 (4): 611-616, 2005.
- BAPTISTA, J. M; ALMEIDA, M. do C; VIEIRA, P. et al. **Programa nacional para o uso eficiente da água**. Lisboa: Instituto Superior de Agronomia, 2001. 212 p.
- BARIGAH, T. S; IBRAHIM, T; BOGARD, A. et al. Irradiance-induced plasticity in the hydraulic properties of saplings of different temperate broad-leaved forest tree species. **Tree Physiology**, 26: 1505–1516, 2006.
- BENITES, V. M; CARVALHO, M. C. S; RESENDE, A. V. et al. Potássio, cálcio e magnésio. *In*: PROCHNOW, L. I.; CASARIN, V.; STIPP, S. R. (Eds.) Boas práticas para o uso eficiente de fertilizantes: nutrientes. Piracicaba: IPNI, 2010.
- BENINCASA, M. M. P. **Análise de crescimento de plantas**: noções básicas. Jaboticabal: FUNEP, 2003. 42 p.
- BRUJINZEEL, L. A. & VENEKLAAS, E. J. Climatic conditions and tropical montane forest productivity: the fog has not lifted. **Ecology**, 79: 3-9, 1998.
- BUCCI, S. J; GOLDSTEIN, G; C.MEINZER, F. et al. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. **Trees**, 19: 296-304, 2005.
- BURGESS, S. S. O. Measuring transpiration responses to summer precipitation in a Mediterranean climate: a simple screening tool for identifying plant water-use strategies. **Physiologia Plantarum**, 127: 404-412, 2006.
- BURGESS, S. S. O. & DAWSON, T. E. The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D. Don): foliar uptake and prevention of dehydration. **Plant, Cell and Environment**, 27: 1023–1034, 2004.
- CASTRO, E. M; PINTO, J. E. B. P; MELO, H. C. et al. Aspectos anatômicos e fisisiológicos de plantas de guaco submetidas a diferentes fotoperíodos. **Horticultura Brasileira**, 23: 846-850, 2005.

- CHAVE, J; COOMES, D; JANSEN, S. et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, 12 (4): 351–366, 2009.
- CHIAMOLERA, L. B; ÂNGELO, A. C. & BOERGER, M. R. Resposta morfoanatômica da folha de *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl (Podocarpaceae) implantado em duas áreas com diferentes graus de sucessão às margens do reservatório Iraí – PR. **Revista biotemas**, 23: 1-11, 2010.
- CLARK, D. A. & CLARK, D. B. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. **Ecological Monographs**, 62: 315-344, 1992.
- COSTA, G. F. & MARENCO, R. A. Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). **Acta Amazonica**, 37: 229-234, 2007.
- DANBY, R. K & HIK, D. S. Responses of white spruce (*Picea glauca*) to experimental warming at a subarctic alpine treeline. **Global Change Biology**, 13: 437-451, 2007.
- DIAS, D. P & MARENCO, R. A. Fotossíntese e fotoinibição em mogno e acariquara em função da luminosidade e temperatura foliar. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 42(3): 305-311, 2007.
- EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos (Rio de Janeiro, RJ). **Manual de métodos de análise de solo / Centro Nacional de Pesquisa de Solos**. 2. ed., Rio de Janeiro, 1997.
- EVANS, J. R. & POORTER, H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell & Environment*, 24 (8): 755-767, 2001
- FERREIRA, L. L. Fotossíntese e eficiência do uso da água em vinte espécies lenhosas tropicais sob condições de campo em um reflorestamento utilizando espécies de mata. Dissertação de Mestrado. UFsCar, 2004.
- GELDER, H. A; POORTER, L. & STERCK, F. J. Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. **New Phytologist**, 171: 367-378, 2006.

- GORSUCH, D. M. & OBERBAUER, S. F. Effects of mid-season frost and elevated growing season temperature on stomatal conductance and specific xylem conductivity of the arctic shrub, *Salix pulchra*. **Tree Physiology**, 22: 1027-1034, 2002.
- GOTSCH, S; GEIGER, E; FRANCO, A. et al. Allocation to leaf area and sapwood area affects water relations of co-occurring savanna and forest trees. **Oecologia**, 163: 291-301, 2010.
- GRAHAM, E. A; MULKEY, S. S; KITAJIMA, K. et al. Cloud cover limits net CO₂ uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. **Proceedings National Academy of Sciences**, 100: 572-576, 2005.
- GROTKOPP, E. & REJMÁNEK, M. High seedling relative growth rate and specific leaf area are traits of invasive species: phylogenetically independent contrasts of woody angiosperms. **American Journal of Botany**, 94: 526-532, 2007.
- HACKE, U. G; SPERRY, J. S; POCKMAN, W. T. et al. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. **Oecologia**, 126: 457-461, 2001.
- HOFFMANN, W. A. & FRANCO, A. C. The importance of evolutionary history in studies of plant physiological ecology: examples from cerrados and forests of central Brazil. **Brazilian Journal Of Plant Physiology**, 20 (3): 247-256, 2008.
- KÖRNER, C. The use of 'altitude' in ecological research. **Trends in Ecology and Evolution**, 22: 569-574, 2007.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RiMa, 2004. 531p
- LEUSCHNER, C. Are High Elevations In Tropical Mountains Arid Environments For Plants? **Ecology**, 81: 1425-1436, 2000.
- LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. 6.ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 1: 2014. 384p.
- MARKESTEIJN, L. & POORTE, L. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. **Journal of Ecology**, 97 (2): 311-325, 2009.

- MCGILL, B. J; ENQUIST, B. J; WEIHER, E. et al. Rebuilding community ecology from functional traits. **Ecology and Evolution**, 21 (4): 178-185, 2006.
- MEINZER, F. C; BROOKS, J. R; BUCCI, S. J. et al. Converging patterns of uptake and hydraulic redistribution of soil water in contrasting woody vegetation types. *Tree Physiology*, 24: 919-928, 2004
- MEINZER, F. C; JAMES, S. A; GOLDSTEIN, G. et al. Whole-tree water transport scales with sapwood capacitance in tropical forest canopy trees. **Plant, Cell and Environment**, 26: 1147–1155, 2003.
- MENDES, K. R. & MARENCO, R. A. Leaf traits and gas exchange in saplings of native tree species in the Central Amazon. **Scientia Agricola**, 67:624-632, 2010.
- NASCIMENTO, S. P; BASTOS, E. A; ARAÚJO, E. C. E. et al. Tolerância ao déficit hídrico em genótipos de feijão-caupi. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, 15 (8): 853-860, 2011.
- NETA, J. J. da S; SILVA, C. J; TEIXEIRA, R. R. et al. Synthesis of polyols from *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae) oil. **Journal of the Brazilian Chemical Society**, 23 (7): 1232-1238, 2012.
- NIINEMETS, Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area density, and thickness in trees and shrubs. **Ecology**, 82, 453-469, 2001.
- NIINEMETS, Ü. & FLECK, S. Petiole mechanics, leaf inclination, morphology, and investment in support in relation to light availability in the canopy of *Liriodendron tulipifera*. **Oecologia**, 132: 21-33, 2002.
- OLMOS, F. & BOULHOSA, R. L. P. A meeting of opportunists: birds and other visitors to *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) inflorescences. **Ararajuba**, 8 (2): 93-98, 2000.
- PEREIRA, F. E. de A. **Biodiesel produzido a partir do óleo de sementes de *Mabea fistulifera* Mart.** 2007. p. 87. Dissertação - Universidade Federal de Viçosa, 2007.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N; DÍAZ, S; GARNIER, E. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, 61: 137–234, 2013.

- PILLAR, V. D. How sharp are classifications? **Ecology**, 80(8): 2508–2516, 1999.
- POORTER, H. & GARNIER, E. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. *In* **Handbook of functional Plant Ecology**, New York, 1999.
- POORTER, H; NIINEMETS, U; POORTER, L. et al. Causes and consequences of variation in leaf mass per área (LMA): a meta-analysis. **New Phytologist**, 82 (2): 565-588, 2009.
- POORTER, H. & REMKES, C. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. **Oecologia**, 83: 553-559, 1990.
- PRESTON, K. A; CORNWELL, W. K. & DENOYER, J. L. Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. **New Phytologist**, 170: 807–818, 2006.
- REICH, P. B; WRIGHT, I. J; CAVENDER, B. J. et al. The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies. **International Journal of Plant Science**, 164: 143-164, 2003.
- ROSADO, B. H. P; OLIVEIRA, R. S. & AIDAR, M. P. M. Is leaf water repellency related to vapor pressure and crown exposure in tropical forests? **Acta Oecologica**, 36: 645-649, 2010.
- SANTIAGO, L. S; GOLDSTEIN, G; MEINZER, F. C. et al. Transpiration and forest structure in relation to soil waterlogging in a Hawaiian montane cloud forest. **Tree Physiology**, 20: 673-681, 2000.
- SCHOONMAKER, A. L; HACKE, U. G; LANDHÄUSSER, S. M. et al. Hydraulic acclimation to shading in boreal conifers of varying shade tolerance. **Plant, Cell & Environment**, 33: 382-393, 2010.
- SELLIN, A. & KUPPER, P. Spatial variation in sapwood area to leaf area ratio and specific leaf area within a crown of silver birch. **Trees**, 20: 311-319, 2006.
- SPERRY, J. S; HACKE, U. G; OREN, R. et al. Déficits hídricos e hidráulicos limites para o abastecimento de água da folha. **Planta, Cell & Environment** 25: 251-263, 2002.

- SWENSON, N. G. & ENQUIST, B. J. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. **American Journal of Botany**, 94: 451-459, 2007.
- VALLADARES, F. & NIINEMETS, U. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 39: 237-57, 2008.
- VELÁZQUEZ-ROSAS, N; MEAVE, J. & VAZQUEZ-SANTANA, S. Elevational Variation of Leaf Traits in Montane Rain Forest Tree Species at La Chinantla, Southern Mexico. **Biotropica**, 34: 534-546, 2002.
- VIEIRA, M. F. & CARVALHO-OKANO, R. M. et al. Pollination biology of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) in southeastern Brazil. **Biotropica**, 28 (1): 61-68, 1996.
- VILLAGRA, P. E. & CAVAGNARO, J. B. Water stress effects on the seedling growth of *Prosopis argentina* and *Prosopis alata*. **Journal of Arid Environments**, 64: 390-400, 2006.
- VIOLLE, C; NAVAS, M. L; VILE, D. et al. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, 116: 882–892, 2007.
- WANG, Y; CHEN, X. & XIANG, C. B. Stomatal Density and Bio-water Saving. **Journal of Integrative Plant Biology**, 49 (10): 1435-1444, 2007.
- WESTOBY, M; FALSTER, D. S; MOLES, A. T. et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 33: 125–159, 2002.
- WRIGHT, I. J; REICH, P. B; WESTOBY, M. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature** (428): 821-827, 2004.
- ZHU, S. D. & CAO, K. F. Hydraulic properties and photosynthetic rates in co-occurring lianas and trees in a seasonal tropical rainforest in southwestern China. **Plant Ecology**, 204: 295-304, 2009.

CONCLUSÃO GERAL

O aumento da altitude não apresentou associação com as características biométricas de frutos e sementes. Enquanto que o desempenho germinativo (germinação e vigor) esteve estreitamente relacionado a proporção da biomassa seca do fruto particionada para as sementes e apresentou uma relação positiva com a variação da altitude.

Com o aumento da altitude esperava-se que os processos fisiológicos sofressem danos devido as variações ambientais. Entretanto, a espécie apresentou vários ajustes morfológicos afim de minimizar o estresse e maximizar os recursos disponíveis para garantir que os processos vitais (como o processo fotossintético) não fosse diretamente afetado.

Regiões localizadas em maiores altitudes foram associadas com a diminuição da disponibilidade de nutrientes no solo e, matrizes que se estabeleciam nessas regiões, apresentaram maiores valores de área foliar específica e razão de área foliar, sendo esta, uma estratégia que aumenta o processo transpiratório e maximiza a absorção de nutrientes já que a concentração de nutrientes tende a diminuir à medida que se eleva a altitude.

Ao avaliar respostas individuais frente às variações de disponibilidade de recursos podemos afirmar que matrizes de *M. fistulifera* apresenta plasticidade fenotípica em características morfofisiológicas em resposta à variação de altitude, associada com alterações na disponibilidade de água e nutrientes.