

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”  
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E VETERINÁRIAS  
CÂMPUS DE JABOTICABAL**

RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS DE *Ficus guaranitica* Chodat (Moraceae).  
HEMIEPÍFITAS EM DIFERENTES ESTÁGIOS DE DESENVOLVIMENTO

ANA CLARA DO NASCIMENTO

JABOTICABAL – SP

2023

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”  
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E VETERINÁRIAS  
CÂMPUS DE JABOTICABAL**

**RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS DE *Ficus guaranítica* Chodat (Moraceae).  
HEMIEPÍFITAS EM DIFERENTES ESTÁGIOS DE DESENVOLVIMENTO**

**ANA CLARA DO NASCIMENTO**

**Orientador: Prof. Dr. Davi Rodrigo Rossatto**

Trabalho apresentado à Faculdade de Ciências  
Agrárias e Veterinárias – UNESP, Câmpus de  
Jaboticabal, para a obtenção do título de Bacharel em  
Ciências Biológicas.

**JABOTICABAL – SP**

**2023**

N244r

Nascimento, Ana Clara do

Respostas ecofisiológicas de *Ficus guaranitica* Chodat (Moraceae) hemiepífitas em diferentes estágios de desenvolvimento. / Ana Clara do Nascimento. -- Jaboticabal, 2023  
35 f. : il., tabs., fotos

Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado - Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal  
Orientador: Davi Rodrigo Rossatto

1. Aporte hídrico. 2. Figueiras. 3. Plasticidade fenotípica. 4. Raízes adventícias. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

**CERTIFICADO**  
**TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO**

**Título:** Respostas ecofisiológicas de *Ficus guaranítica* Choat (Moraceae)  
hemiepífitas em diferentes estágios de desenvolvimento

**Acadêmica:** Ana Clara do Nascimento

**Curso:** Ciências Biológicas

**Orientador:** Prof. Dr. Davi Rodrigo Rossatto

Departamento de Biologia Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias – FCAV, Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho” UNESP, Jaboticabal.

**Período:** 2º semestre de 2023.

**CONCEITO:** Aprovado

Este trabalho é recomendado para compor a base de dados Repositório: SIM ☒ NÃO ☐  
Reprovado ☐

**BANCA EXAMINADORA:**

## Assinaturas

Presidente: Prof. Dr. Davi Rodrigo Rossatto



Membro: Profa. Dra. Priscila Lupino Gratão

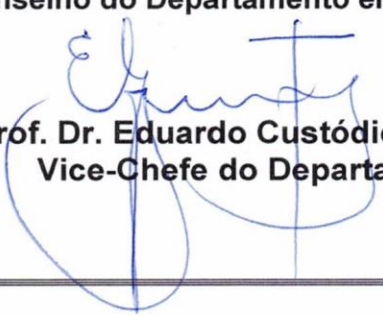


Membro: Me. Bianca Helena Porfirio da Silva



Jaboticabal: 05/12/2023

Aprovado em reunião do Conselho do Departamento em: 14/12/2023

  
Prof. Dr. Eduardo Custódio Gasparino  
Vice-Chefe do Departamento

## **AGRADECIMENTOS**

Gostaria de expressar minha profunda gratidão a todas as pessoas e à UNESP/FCAV que tornaram possível a concretização deste Trabalho de Conclusão de Curso. Sem o apoio deles, minha jornada acadêmica e a realização deste projeto não teria sido concluído com sucesso. Portanto, gostaria de estender meus sinceros agradecimentos a:

Minha família, que esteve ao meu lado durante toda a trajetória acadêmica, oferecendo incentivo, apoio emocional e suporte financeiro. Especialmente, quero expressar minha gratidão aos meus pais, Alécio do Nascimento e Valdevina Simoni do Nascimento, às minhas irmãs, Andressa do Nascimento e Angélica do Nascimento e ao meu irmão Alex Henrique do Nascimento. Gostaria de expressar um agradecimento carinhoso a Leonilda Martins Villas Boas, alguém de importância singular em minha formação pessoal, uma amiga, confidente e uma parte da família que o coração escolheu desde o princípio.

Meu orientador, o Prof. Dr. Davi Rodrigo Rossatto, pelo conhecimento transmitido ao longo dos anos de graduação e pelo apoio, orientação e compreensão durante o processo de pesquisa. Suas lições foram fundamentais para a realização deste trabalho.

À Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" - Unesp, Campus de Jaboticabal, agradeço pelos recursos e oportunidades oferecidos, bem como pelo ambiente acadêmico propício à aprendizagem. Expresso meu reconhecimento ao corpo docente do Curso de Ciências Biológicas por seu compromisso com o ensino de qualidade. Além disso, agradeço a todos os funcionários desta instituição por seu auxílio constante.

Aos meus colegas da XVII turma de Ciências Biológicas, com os quais compartilhei experiências, conhecimento e desafios ao longo de cinco anos, quero expressar minha profunda gratidão. Em especial, quero destacar Gustavo Matheus Salazar, meu melhor amigo e parceiro ao longo deste tempo, que compartilhou comigo momentos incríveis e desafios acadêmicos e de vida.

Aos amigos de diferentes turmas que desempenharam um papel significativo em minha jornada, gostaria de destacar Diego Reis da Silva, com quem compartilhei um lar por dois anos. Gostaria de expressar minha sincera gratidão pelo apoio constante, especialmente durante os desafiadores momentos da pandemia. Você não apenas me trouxe conforto e apoio emocional, mas também momentos de alívio e alegria. Você foi muito mais do que apenas alguém com quem dividi despesas; você foi um verdadeiro amigo e companheiro em estudos, nas aventuras culinárias, nos cuidados com a Morgana, e em tantas outras experiências que compartilhamos.

Desejo expressar uma gratidão especial à minha veterana, minha melhor amiga e namorada, Gleiciane Rocha Santos, cujo apoio e incentivo desempenharam um papel

fundamental em toda a minha trajetória acadêmica. Além disso, quero agradecer pela nossa parceria além dos limites da academia, por sua ajuda inestimável ao longo dessa jornada de vida, por nunca me deixar desistir dos meus sonhos e por sempre me encorajar a buscar a realização pessoal. Agradeço por todos os desafios que enfrentamos juntas, seja no âmbito acadêmico ou não. Obrigada por toda a paciência, amor e carinho.

Expresso minha gratidão a todos que desempenharam papéis essenciais em minha caminhada, seja desde o processo de vestibular até a graduação, contribuindo para minha formação profissional e amadurecimento pessoal. Meus mais sinceros agradecimento e carinho a todos vocês: Daniel Pereira Marques, Enie Rose, Jenifer Ribeiro Matos, Letícia Rodrigues Moretto, Ludmila de Paulo Guimarães, Luís Miguel da Costa, Maura Santos Reis de Andrade, Melissa de Almeida Carvalho e Suelen Vieira Signorini.

Este Trabalho de Conclusão de Curso é o resultado de um esforço coletivo, e estou profundamente agradecida a todos que fizeram parte dessa jornada.

Muito obrigada!

## SUMÁRIO

|                                                                          |    |
|--------------------------------------------------------------------------|----|
| RESUMO.....                                                              | IX |
| ABSTRACT .....                                                           | X  |
| 1 INTRODUÇÃO GERAL .....                                                 | 11 |
| 2 OBJETIVOS .....                                                        | 13 |
| 3 REVISÃO DE LITERATURA.....                                             | 14 |
| 3.1 Moraceae: <i>Ficus</i> .....                                         | 14 |
| 3.1.1 <i>Ficus guaranitica</i> Chodat (Moraceae) .....                   | 15 |
| 3.2 Aspectos Ecológicos de <i>Ficus</i> .....                            | 15 |
| 3.3 Aspectos Ecofisiológicos das Hemiepífitas .....                      | 16 |
| 4 MATERIAL E MÉTODOS .....                                               | 19 |
| 4.1 Área de Estudo.....                                                  | 19 |
| 4.2 Coleta de dados .....                                                | 19 |
| 4.3 Levantamento de ocorrência da espécie em diferentes hospedeiros..... | 21 |
| 4.4 Dados Morfológicos .....                                             | 22 |
| 4.5 Fotossíntese .....                                                   | 22 |
| 4.6 Análise Estatística.....                                             | 22 |
| 5 RESULTADOS .....                                                       | 23 |
| 5.1 Preferência pelos forófitos .....                                    | 23 |
| 5.2 Parâmetros Morfológicos.....                                         | 23 |
| 5.3 Parâmetros fotossintéticos .....                                     | 24 |
| 6 DISCUSSÃO .....                                                        | 26 |
| 7 CONCLUSÃO.....                                                         | 30 |
| REFERÊNCIAS .....                                                        | 31 |
| APÊNDICE .....                                                           | 34 |

## LISTA DE TABELAS E FIGURA

### TABELAS

|                                                                                                                      |    |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Tabela 1.</b> Comparação de características entre as Fases de Desenvolvimento de <i>Ficus guaranítica</i> . ..... | 23 |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|

### FIGURAS

|                                                                                                                       |    |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Figura 1.</b> <i>Ficus guaranítica</i> em estágio epífita – Fase de Desenvolvimento I. Fonte: Acervo pessoal. .... | 20 |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|

|                                                                                                                             |    |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Figura 2.</b> <i>Ficus guaranítica</i> em estágio de transição – Fase de Desenvolvimento II. Fonte: Acervo pessoal. .... | 20 |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|

|                                                                                                                                 |    |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Figura 3.</b> <i>Ficus guaranítica</i> em estágio de enraizamento – Fase de Desenvolvimento III. Fonte: Acervo pessoal. .... | 21 |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               |    |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Figura 4.</b> (A) Valores da Espessura foliar (mm), (B) Valores da Largura Foliar (cm), (C) Valores do Comprimento Foliar, (D) Valores da Área Foliar (cm <sup>2</sup> ). Barras com letras iguais demonstram que não houve diferença significativa entre os parâmetros morfológicos e as fases de desenvolvimento ( $P < 0,005$ ). Média e erro padrão são exibidos. .... | 24 |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  |    |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Figura 5.</b> (A) Valores da Fotossíntese Máxima (A <sub>max</sub> ), (B) Valores da Condutância Estomática (gs), (C) Valores da Transpiração Foliar (E), (D) Valores da Eficiência do Uso da Água (EUA). Barras com letras diferentes demonstram que houve diferença significativa entre os parâmetros fotossintéticos e as fases de desenvolvimento ( $P < 0,005$ ). Média e erro padrão são exibidos. .... | 25 |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|

### APÊNDICE

|                                                                                                                                                                                          |    |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Apêndice A</b> - Tabela de material complementar dos indivíduos identificados de <i>Ficus guaranítica</i> nas Fases de Desenvolvimento I, II e III e seus respectivos forófitos. .... | 34 |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|

## **LISTA DE SIGLAS**

**AF** – Área Foliar

**A<sub>max</sub>** – Fotossíntese Máxima

**E** – Transpiração Foliar

**EUA** – Eficiência do Uso da Água

**FDI** – Fase de Desenvolvimento I

**FDII** – Fase de Desenvolvimento II

**FDIII** – Fase de Desenvolvimento III

**gs** – Condutância Estomática

## RESUMO

O gênero *Ficus*, o maior da família Moraceae, inclui aproximadamente 800 espécies amplamente distribuídos em todo o mundo, apresentando grande diversidade nos modos de vida, incluindo o hemiepifitismo. O hábito hemiepífita é observado em cerca de 500 espécies de figueiras, sendo a maioria pertencente ao subgênero *Urostigma*. Essas plantas são importantes devido à sua capacidade de transitar entre fases epífitas e terrestres. As hemiepífitas primárias possuem um ciclo de vida que abrange três estágios distintos: começam como epífitas, depois tornam-se hemiepífitas e, por fim, amadurecem como árvores. Um exemplo notório desse processo inclui as figueiras mata pau (*Ficus*, Moraceae). O estudo analisou frequência das espécies nos hospedeiros e as respostas ecofisiológicas de um hemiepífita da espécie *Ficus guaranítica* em três fases de desenvolvimento durante a estação seca em uma floresta estacional semidecidual. Os estágios de desenvolvimento foram definidos como: Fase de Desenvolvimento I (FDI), que envolve plântulas com acesso limitado à água em estágio epífito; Fase de Desenvolvimento II (FDII), caracterizada por plantas subjuvenis com raízes superficiais que atingem o solo; e Fase de Desenvolvimento III (FDIII) que abrange plantas juvenis com acesso contínuo à água em estágio hemiepífito. Os dados foram coletados nas dependências da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” – UNESP, situada no município de Jaboticabal-SP em meados de Agosto de 2022. Foram encontrados 48 exemplares da espécie *Ficus guaranítica*, sendo 19 na FDI, 9 na FDII e 20 na FDIII. A maioria dos hospedeiros pertenceu à família Fabaceae (38 exemplares), enquanto os demais estavam distribuídos em diferentes famílias. Não foram encontradas diferenças significativas nos dados morfológicos entre as diferentes fases de desenvolvimento, indicando que as estruturas foliares não foram afetadas conforme o esperado pela relação com a disponibilidade de água. Em contrapartida, os parâmetros fisiológicos de fotossíntese máxima, condutância estomática, transpiração foliar e na eficiência do uso da água demonstraram significância nos resultados, indicando que estes índices diferem em relação as três fases de desenvolvimento.

**Palavras-chave:** Aporte hídrico; Figueiras; Plasticidade fenotípica; Raízes adventícias.

## ABSTRACT

The genus *Ficus*, the largest in the Moraceae family, includes approximately 800 species widely distributed throughout the world, presenting great diversity of growth forms, including hemiepiphytism. The hemiepiphytic habit is found in around 500 species of fig trees, the majority of which belong to the subgenus *Urostigma*. These plants are important due to their ability to transition between epiphytic and terrestrial phases. Primary hemiepiphytes experience a life cycle that encompasses three distinct stages: they begin as epiphytes, then become hemiepiphytes, and finally mature as trees. A notable example of this process includes fig trees (*Ficus*, Moraceae). The present study analyzed the ecophysiological responses of a hemiepiphyte of the species *Ficus guaranítica* in three phases of development during the dry season in a semi-deciduous seasonal forest. The development stages were defined as: Development Phase I (DPI), which involves seedlings with limited access to water in the epiphytic stage; Development Phase II (DPII), characterized by subjuvenile plants with superficial roots that reach the soil; and Development Phase III (DPIII) which covers juvenile plants with continuous access to water in the hemiepiphyte stage. The data were collected on Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” – UNESP, located in the municipality of Jaboticabal/SP in mid-August 2022. 48 specimens of *Ficus guaranítica* species were found, 19 in the DPI, 9 in the DPII and 20 in DPIII. The majority of hosts belonged to the Fabaceae family (38 specimens), while the others were distributed across different families. No significant differences were found in morphological data between the different development phases, indicating that leaf structures were not affected as expected by the relationship with water. On the other hand, the physiological parameters of maximum photosynthesis, stomatal conduct, leaf transpiration and efficient water use demonstrated significance in the results, indicating that these indices differ in relation to the three phases of development.

**Keywords:** Water supply; Fig trees; Phenotypic plasticity; Adventitious roots.

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

O gênero *Ficus* L. (Moraceae) compreende um grupo de espécies com distribuição Pantropical e visto como um dos maiores entre as angiospermas, pois possuem em torno de 800 espécies apresentando os mais diversos hábitos de vida: árvores, arbustos, hemiepífitas e trepadeiras. (Ting *et al.*, 1987; Laman, 1995). Entre estes hábitos, o hemiepífita é exibido em ao menos 500 espécies de figueiras, com a maioria atribuídas ao subgênero *Urostigma*, com descrição de 280 espécies, e por isso, estas plantas consistem de grande importância em relação a esta forma de crescimento. (Putz & Holbrook, 1986; Rønsted *et al.*, 2008).

O hábito hemiepifítico permite com que plantas, ao longo do ciclo de vida, transitem de uma fase epífita para uma fase terrestre, que são chamadas de hemiepifitas primárias; ao contrário, pode haver a possibilidade de passar da fase terrestre para a fase epífita, sendo estas denominadas de hemiepifitas secundárias, de hábito herbáceo ou lenhoso (Putz & Holbrook, 1986). As hemiepifitas primárias abrangem as plantas lenhosas incluindo aquelas com características de estrangulamento, apresentando um desenvolvimento de epífitas verdadeiras na primeira fase de vida, com fixação e germinação sobre as árvores hospedeiras designadas forófitos. Posteriormente o desenvolvimento avança para a fase terrestre, de maneira que a parte radicular entra em contato com o solo por meio das raízes adventícias. No caso das estranguladoras, com o passar do tempo as raízes formam um grande emaranhado em torno do forófito e o estrangulam, levando-o a morte (Putz & Holbrook, 1986; Granados-Sánchez *et al.*, 2003).

Diante disto, as hemiepifitas primárias estranguladoras possuem três estágios de desenvolvimento perante ao ciclo de vida: epífita, hemiepifítica e arbóreas, sendo as figueiras mata pau (algumas espécies do gênero *Ficus*, família Moraceae) as representantes mais expressivas (Coelho, 2005). As hemiepífitas secundárias são geralmente plantas monocotiledôneas, que apresentam uma germinação terrestre perto a um forófito, aderindo e ascendendo sobre ele posteriormente de maneira que aos poucos perdem a conexão com o solo (Zotz & Andrade, 2002; Bezing, 1990).

De maneira geral, as plantas hemiepifitas utilizam os forófitos apenas para fixação, não sendo caracterizadas como parasitas, apresentando características fisiológicas, anatômicas e morfológicas especializadas para captar nutrientes, lidar com a seca, com a luminosidade e os demais elementos propiciados pelo ambiente de dossel em fase epífita (Granados-Sánchez *et al.*, 2003). No entanto, pode ocorrer que as hemiepifitas principalmente as de hábitos

estranguladoras causem a morte dos hospedeiros por causa da competição por espaço, luz, nutrientes e água (Bezing, 1990; Granados-Sánchez *et al.*, 2003).

O estabelecimento, a germinação e as características morfofisiológicas das hemiepífitas em fase epífita decorre por uma série de fatores relacionadas ao hospedeiro como a sua altura, textura, aspectos foliares e também por demais fatores relacionados ao local em que o hospedeiro está inserido, bem como as condições de umidade, luminosidade e formas de dispersão da semente. Os locais que aparentam propiciar melhor estabelecimento dos esporos são hospedeiros que possuem cascas enrugadas ou rachadas, com a presença de musgos e líquens (Granados-Sánchez *et al.*, 2003). Em relação a fase epífita, a maior parte apresenta características xeromórficas, exibindo particularidades nas folhas para retenção de água, como a presença de cutículas mais espessas, estômatos afundados e epidermes múltiplas, e geralmente as folhas são maiores nesse estágio do que as folhas de hemiepífitas em fase terrestre com acesso contínuo a água (Holbrook & Putz, 1996).

## 2 OBJETIVOS

O propósito deste estudo consistiu na investigação das preferências da espécie *Ficus guaranitica* por forófitos específicos em áreas de floresta antropizada localizadas no Campus da Unesp de Jaboticabal. Além disso, o trabalho buscou analisar modificações nos parâmetros morfológicos (Dimensões foliares, Área Foliar Total e Espessura foliar) e fisiológicos (Fotossíntese máxima, Condutância estomática, Transpiração foliar e Eficiência do uso da água) em plântulas da espécie durante diferentes estágios de desenvolvimento:

Fase I – plântula com acesso limitado a água em estágio epífito;

Fase II – planta subjuvenil com alcance e enraizamento superficial no solo;

Fase III – planta juvenil com acesso contínuo a água em estágio hemiepífito.

### 3 REVISÃO DE LITERATURA

#### 3.1 Moraceae: *Ficus*

A família das Moráceas, à qual pertence o gênero *Ficus*, compõe 40 gêneros com cerca de 1100 espécies, distribuídas de maneira pantropical. Os representantes desta família são caracterizados por apresentar em sua maioria hábitos arbóreos, mas também ervas, arbustos, trepadeiras e hemiepífitas. Na região Neotropical, ocorre os maiores úmeros de espécies da família, com cerca de 270 espécies dispostas em 19 gêneros, sendo 30% destas espécies são hemipífitas e referidas ao gênero *Ficus* (Berg, 1998, 2001).

O gênero *Ficus*, o maior da família Moraceae possui aproximadamente 800 espécies conhecidas de forma popular como figueiras, das quais se distribuem nos subgêneros *Pharmacosycea*, *Sycomorus*, *Sycidium*, *Synoeia*, *Ficus*, *Urostigma*, e são subdivididos em 19 seções (Berg & Corner 2005; Cruaud *et al.*, 2012). As espécies são distribuídas em regiões tropicais e subtropicais, sendo a maioria encontrada em regiões Asiáticas e Australianas, representadas com cerca de 550 espécies, enquanto regiões Africanas e Neotropicais abrangem em torno de 100 e 120 espécies respectivamente (Berg & Villavicencio, 2004).

A região Neotropical está representada apenas por duas seções: *Pharmacosycea* referente ao subgênero *Pharmacosycea* (Miq.) Miq e Americana pertencente ao subgênero *Urostigma* (Gasp.) Miq. Desta forma, apenas dois dos seis subgêneros de *Ficus* possuem seções de ocorrências exclusivas nas Américas, as quais possuem distribuição desde o sudeste da Flórida até o nordeste da Argentina. (Berg, 2007; Cruaud *et al.*, 2012). No Brasil é estimado a ocorrência de 100 espécies nativas pertencentes ao gênero *Ficus*, em torno de 64 espécies descritas, que se encontram notoriamente distribuídas em todos os estados, e com o centro de diversificação do grupo situado na Bacia Amazônica. Entre as espécies descritas, é visto que 58 são atribuídas ao subgênero *Urostigma*, enquanto oito espécies são referidas ao subgênero *Pharmacosycea* (Carauta e Diaz, 2002; Berg 2007). O subgênero *Urostigma* possui uma divisão em quatro seções, sendo assim, além da seção Americana exclusiva das Américas com 111 espécies, existe a seção *Galoglychia* com 97 espécies descritas e pertencente a África subsaariana, a seção *Mavanthera* confinada a Austrália e Pacífico apresentando 23 espécies e a seção *Urostigma* com 92 espécies identificadas e distribuídas no velho mundo (Zotz *et al.*, 2021).

As espécies de *Ficus* relacionadas ao subgênero *Urostigma* são marcadas pela capacidade de produzir raízes adventícias, o que propiciou o desenvolvimento do hábito

hemiepífitico nestas figueiras. (Berg 2001). O ciclo de vida da maioria destas plantas é iniciado de modo epífito com a fixação em espécies arbóreas e posteriormente o lançamento de raízes aéreas em busca da conexão com o solo. As figueiras estranguladoras são hemiepífitas independentes, sendo assim, estes indivíduos impactam seus hospedeiros por meio da ação mecânica, por competição de recursos, como luz, água e nutrientes, bem como pela constrição do tronco através das raízes adventícias que realizam o estrangulamento do forófito (Berg, 2001; Diaz, 2003; Zotz *et al.*, 2021). Desta forma, os indivíduos que pertencem à seção Americana em sua maioria são vistos como hemiepífitas primárias do tipo estrangulante, uma vez que realizam o esmagamento do hospedeiro por meio da constrição da seiva. Todavia, possuem aqueles com a capacidade de se desenvolver diretamente do solo, apresentando o hábito arbóreo (Benzing, 1990; Díaz, 2003).

### 3.1.1 *Ficus guaranitica* Chodat (Moraceae)

A *Ficus guaranitica* Chodat é uma espécie nativa do Brasil, encontrada em várias regiões do país, incluindo o Norte, Centro-Oeste, Sudeste e Sul (Flora e Funga do Brasil, 2023). Ela é conhecida pelos nomes populares figueira-brava, figueira-branca e mata-pau. Essa planta é perenifólia, mantendo suas folhas verdes o ano todo, e é heliófita, preferindo locais ensolarados, característica da floresta semidecídua (Lorenzi, 2002).

Além disso, produz látex leitoso quando cortada. Pode atingir até 20 metros de altura com um tronco de até 180 cm de diâmetro, incluindo sapopemas basais. Suas folhas são grossas, coriáceas, e glabras, podendo alcançar 20 cm de comprimento e 10 cm de largura. Suas pequenas flores compostas florescem em diferentes épocas, geralmente entre setembro e outubro, com frutificação ocorrendo entre dezembro e janeiro. Seus frutos, chamados sicônios, têm uma forma que varia de globosa a obovada e são de cor verde. A polinização é feita por abelhas e vespas, e a dispersão de sementes é zoocórica, com morcegos, aves e outras espécies desempenhando um papel importante nesse processo (Lorenzi, 2002).

## 3.2 Aspectos Ecológicos de *Ficus*

Carauta & Diaz (2002), identificam que *Ficus* é um grande representante dentre os demais gêneros pertencentes à família Moraceae, como também em relação às eudicotiledôneas. Esta expressividade está relacionada com o fato de que as espécies de *Ficus*

possuem uma importância ecológica, sendo vistas como espécie-chave em florestas tropicais, uma vez que são responsáveis pelo fornecimento de alimento a pelo menos 990 espécies de aves e 523 de mamíferos, entre outros animais que se aproveitam de figos caídos ao solo ou em cursos d'água, principalmente em períodos em que os frutos sazonais se encontram escassos devido a menor produtividade (Carauta, 1989; Shanahan *et al.*, 2001). Além do papel na dieta alimentar dos animais, as figueiras são importantes nos sistemas ecológicos por auxiliar em processos de regeneração e de recomposição de comunidades vegetais, dado que estas plantas são grandes responsáveis na dispersão de sementes (Kinnaird *et al.*, 1996). Assim, os animais frugívoros atraídos realizam o processo de dispersão, sendo disseminadas as sementes das próprias figueiras, como também de outras espécies vegetais (Kinnaird *et al.*, 1996).

*Ficus* ainda apresenta uma característica bastante peculiar, a inflorescência especializada denominada sicônio ou figo, que resulta em um local de extremo mutualismo por meio da interação das espécies com os seus polinizadores, as vespas da família Agaonidae (Cook & Rasplus 2003). Desta maneira, as vespas Agonidae e o figo necessitam um do outro para realizar o ciclo reprodutivo, assim, as vespas utilizam a figueira como local de oviposição, desenvolvem a prole em meio às flores, de modo que também ocorre a polinização destas flores, por meio da transferência de pólen de uma figueira a outra (Weiblen, 2002). Além das estruturas como o sicônio, as figueiras também possuem outras características expressivas como a ocorrência de látex leitoso, a presença de dimorfismo das folhas entre plantas juvenis, que são maiores comparada a plantas adultas, folhas alternas unifoliadas na maioria das vezes e estípulas presentes na gema apical dos ramos (Carauta e Diaz, 2002). Ademais, o hábito de vida e diferentes estruturas são importantes para a identificação das espécies do gênero, como o formato das folhas, do caule, das estipulas, do sicônio, e também o arranjo das flores, a quantidade de estames, a forma dos estigmas, bem como as características do látex, das raízes adventícias, dos ramos e da copa (Carauta, 1989).

### **3.3 Aspectos Ecofisiológicos das Hemiepífitas**

As plantas empregam diversos mecanismos como estratégias de vida, o hemi-epifetismo se encaixa como uma delas. Em tese, este hábito apresenta algumas vantagens em comparação a outras formas de desenvolvimento, uma vez que usufruem de nichos subutilizados (Doyle, 2000). Inicialmente um indivíduo hemi-epífita primário passa por uma fase epífita, e assim as sementes destes, como as dos figos, se estabelecem em uma árvore hospedeira (forófito) para que ocorra a germinação e desenvolvimento (Putz & Holbrook, 1986). Os forófitos possuem

determinadas características, como presença de cascas ásperas e com fissuras, características estas que propiciam maior aparecimento de plântulas de *Ficus*, em comparação com as com cascas lisas, dado que estes atributos retêm a semente, fornecem proteção contra chuvas e ventos, e auxiliam no sucesso germinativo (Guy, 1977). Além disso, a hospedagem em árvores frutíferas tende a ser a preferida das figueiras, dado que aves e mamíferos dispersam sementes de *Ficus* hemiepífitas para demais árvores que são utilizadas para recursos alimentares, de repouso ou abrigo (Guy, 1977). O comportamento de agentes dispersores, bem como as condições de estabelecimento e os micros habitats dos forófitos, retratam variações na distribuição das hemiepífitas, de modo que a incidência de espécies de árvores hospedeiras que não apresentam estes atributos preteridos para uma germinação bem-sucedida tende a ser menor em comparação a indivíduos suporte que possuem estas condições (Guy, 1977; Todizia, 1986).

A germinação das hemiepífitas primárias se dá em bolsões de húmus presente nos troncos ou galhos dos hospedeiros, os quais são ricos em nutrientes, e assim, no estágio epífita este nicho evita desvantagens que podem atrapalhar a plântula, como a competição de espécies de plantas que germinam no solo enfrentam ao buscar recursos como água, luz e nutrientes (Doyle, 2000). A vista disso, as ações naturais de competição no início do desenvolvimento são excluídas de espécies hemiepífitas, e este modo de crescimento favorece a obtenção de acesso à luz de forma abundante ao germinar no dossel ou em suas proximidades sem gastar energia em desenvolvimento de troncos como é exigido em outras árvores, e também não necessita esperar que ocorra uma quebra no dossel para o estabelecimento das mudas (Doyle, 2000). Diferentemente das plantas terrestres, as epífitas estão sujeitas a irradiâncias mais elevadas, logo o fornecimento de luminosidade nesta fase é um dos seus principais benefícios, e fatores como fogo, inundações, pisoteio de animais podem ser dificultados. No entanto, o estágio epífita possui situações adversas, a principal delas é a dificuldade do acesso à água, o que pode ocasionar problemas para o estabelecimento de árvores adultas e emergentes, e por isso, as mudas necessitam de adaptações para sobreviver em ambientes expostos à dessecação e demais adversidades (Putz & Holbrook, 1986).

Portanto, o sucesso de uma espécie hemiepífita depende de sua plasticidade fenotípica, uma vez que necessita primariamente sobreviver às condições epífitas e posteriormente se adequar ao ambiente terrestre em conjunto a competição com outras espécies arbóreas (Holbrook & Putz, 1996 b). Para isto, as modificações estruturais e funcionais são importantes para o uso racionalizado de água, como a presença de menor densidade estomática e maior rapidez de resposta dos estômatos, e maior suculência foliar (Holbrook e Putz 1996a; Hoeber e Zotz, 2021).

Em fase epífita, as folhas de *Ficus* podem apresentar características de plantas xerófitas, com as espécies do gênero possuindo fotossíntese do tipo C3 (Tinga *et al.*, 1987). Vale ressaltar que plantas C3 também podem exibir controle estomático rigoroso e alto uso conservador de água, assim como demais vias fotossintéticas dependendo das condições em que estão inseridas. O controle da abertura e fechamento dos estômatos, bem como a baixa condutância estomática são essenciais para a manter a máxima taxa de fotossíntese com uma mínima taxa de transpiração, acarretando na eficiência do uso da água da planta (Pimentel, 2004).

## 4 MATERIAL E MÉTODOS

### 4.1 Área de Estudo

O presente trabalho foi realizado nas dependências da Universidade Estadual Paulista - UNESP - Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias- FCAV, Campus Jaboticabal. O local do estudo está situado no Município de Jaboticabal que se encontra localizado na região Nordeste do Estado de São Paulo, Brasil, em uma Latitude 21°15'17" Sul e Longitude 48°19'20" Oeste, e a uma altitude de 607 metros, com extensão territorial de 706,602 km<sup>2</sup> (IBGE, 2022). O clima desta região é classificado como Aw (Sistema de Köppen), Clima tropical úmido, com inverno seco e verão chuvoso, tendo uma sazonalidade bem característica, com estação seca bem definida entre maio e setembro. A média anual de precipitação atinge 1460 mm, destacando-se julho como o mês mais seco, registrando apenas 22mm, e janeiro como o mês mais chuvoso, com uma média de 274mm. A temperatura média anual se mantém em 22°C, com outubro figurando como o mês mais quente, com uma média de 24.6 °C, e junho como o mês mais frio, com uma média de 19.4 °C. A variação anual nas temperaturas médias é de 5.2 °C (Veloso *et al.*, 1991; Climate-Date, 2023).

A região apresenta vegetação característica de Floresta Estacional Semidecidual, associado ao bioma Mata Atlântica. O clima estacional estabelece o comportamento ou aspectos da comunidade em prol das estações, e assim, a estação seca ou inverno frio determinado por meses com temperaturas médias abaixo de 15°C marcam a perda parcial da folhagem do estrato arbóreo, o que compreende ordinariamente de 20 a 50% a semidecuidade da composição florestal. (IBGE, 2012).

### 4.2 Coleta de dados

A espécie *Ficus guaranitica* Chodat (Moraceae) foi selecionada para o trabalho, pela mesma ser frequentemente encontrada em áreas com cobertura arbórea do campus, ocorrendo como hemiepífita. A seleção dos espécimes foi realizada ao longo do Campus de Jaboticabal, de modo que foi utilizado diferentes fases de desenvolvimento (FD) para os indivíduos observados. As FD atribuídas foram:

Fase de Desenvolvimento I (FDI): fase de plântula, com acesso limitado a água em estágio epífita (Fig. 1).



**Figura 1.** *Ficus guaranítica* em estágio epífita – Fase de Desenvolvimento I. Fonte: Acervo pessoal.

Fase de Desenvolvimento II (FDII): planta sub juvenil em fase de transição, de planta epífita para planta terrestre, com alcance e enraizamento no solo de forma superficial (Fig. 2)



**Figura 2.** *Ficus guaranítica* em estágio de transição – Fase de Desenvolvimento II. Fonte: Acervo pessoal

Fase de Desenvolvimento III (FDIII): planta juvenil com enraizamento no solo e acesso contínuo a água em estágio hemiepífito (Fig. 3).



**Figura 3.** *Ficus guaranitica* em estágio de enraizamento – Fase de Desenvolvimento III. Fonte: Acervo pessoal.

#### **4.3 Levantamento de ocorrência da espécie em diferentes hospedeiros**

Foi realizado um levantamento de indivíduos de *Ficus guaranitica* no campus, observando-se árvores portadoras dessa espécie. O levantamento foi feito ao acaso, através do método do caminhamento (Filgueiras *et al.*, 1994) ao longo da vegetação identificando árvores (forófitos) que possuíssem a espécie. Os forófitos encontrados da espécie foram identificados por meio da utilização da bibliografia especializada para plantas da Floresta Estacional Semidecidual (Ramos *et al.*, 2015).

Após o levantamento dos indivíduos em suas respectivas fases de desenvolvimento, foram selecionados 5 indivíduos para a coleta de dados morfofisiológicos de cada fase. Foram coletadas de duas a três folhas de cada indivíduo, sendo escolhidas aquelas que visivelmente se encontravam em bom estado, sem qualquer tipo de predação ou injúrias.

#### 4.4 Dados Morfológicos

##### Espessura da folha, área foliar e dimensões foliares:

A espessura foliar (em mm) foi mensurada com o auxílio de um paquímetro digital (Vonder, 150 mm, resolução de 0,01 mm). As medidas foram tomadas em uma folha por indivíduo, durante o período da manhã. Esta mesma folha foi utilizada para determinação de área foliar total (em cm<sup>2</sup>), e este parâmetro foi determinado utilizando um scanner de mesa de alta resolução (4800 x 9600dpi) e o software gratuito Image J. As determinações das dimensões foliares (largura e comprimento, em cm) foram realizadas nas imagens digitalizadas para obtenção da área foliar, utilizando o software gratuito Image J.

#### 4.5 Fotossíntese

A determinação da fotossíntese máxima ( $A_{max}$ ), transpiração foliar (E) e condutância estomática (gs) foram realizadas através da utilização de um sistema aberto de trocas gasosas (LCpro-SD, Analytical Development Co., Hoddesdon, U.K.) em condição ambiental de CO<sub>2</sub> (417,20 ± 17,00 ppm). Foi empregue fonte de luz led azul e vermelha com luminosidade regulada em 1200  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , com a temperatura da câmara em torno de 27°C e a temperatura da folha por volta de 29,24±0,48°C. A mensuração destes parâmetros ocorreu nos terços médios foliares do terceiro nó, estando estas vigorosas e expandidas. Os parâmetros foram coletados no período da manhã em um dia límpido de Agosto de 2022, durante a estação seca.

#### 4.6 Análise Estatística

Os dados obtidos foram analisados por meio da análise de variância (ANOVA), validados pela verificação de normalidade e homogeneidade por meio do teste de Shapiro-Wilk a 5 % de probabilidade e pelo teste de Levene a 5% de probabilidade, respectivamente. A análise dos parâmetros mensurados entre as Fases de Desenvolvimento I, II e III foram realizados pelas médias comparadas pelo teste de Tukey, com nível de significância estabelecido quando  $P < 0,05$ . As análises foram realizadas através do software SigmaPlot 12.0.

## 5 RESULTADOS

### 5.1 Preferência pelos forófitos

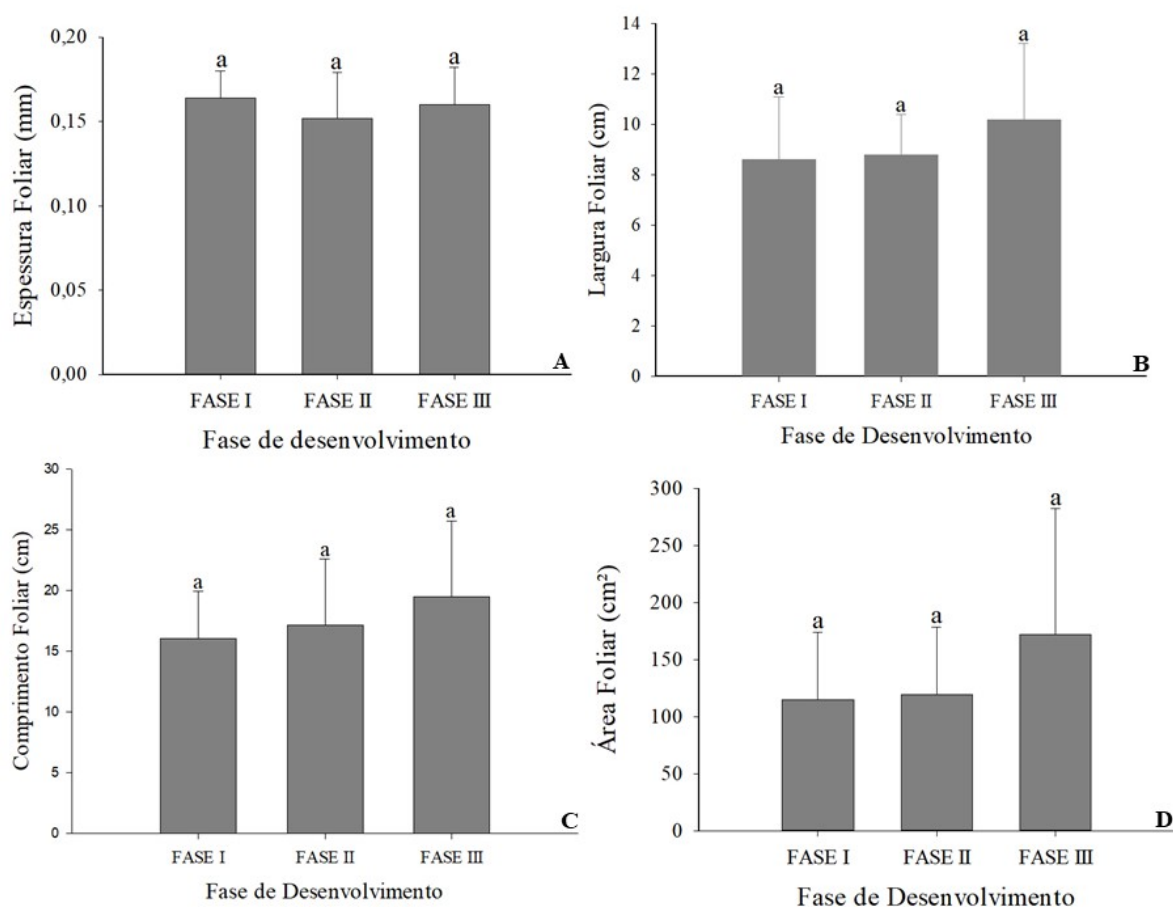
Foram identificados 48 indivíduos da espécie *Ficus guaranitica* no total. Desses, 19 foram associados a Fase I, 9 a Fase II e 20 a Fase III. A maioria dos hospedeiros eram da família Fabaceae, em um total de 38, enquanto os restantes foram distribuídos nas famílias Arecaceae (3), Sapindaceae (2) Lauraceae (1), Malvaceae (1), e três indivíduos usavam árvores suporte que já estavam mortas (APÊNDICE - A). Observou-se uma variação no número de folhas entre as fases de desenvolvimento I, II e III, com os indivíduos da fase I apresentando uma média menor em comparação com a fase II, que por sua vez exibiu uma média menor do que a fase III (ver Tabela 1).

**Tabela 1.** Comparação de características entre as Fases de Desenvolvimento de *Ficus guaranitica*.

| Fase<br>Desenvolvimento | Nº Indivíduos<br>Amostrados | Média do Nº de<br>Folhas | Forófito + Comum                  |
|-------------------------|-----------------------------|--------------------------|-----------------------------------|
| FDI                     | 19                          | 10,1                     | <i>Caesalpinia peltophoroides</i> |
| FDII                    | 9                           | 24,77                    | <i>Caesalpinia</i> sp             |
| FDIII                   | 20                          | 45,85                    | <i>Caesalpinia peltophoroides</i> |

### 5.2 Parâmetros Morfológicos

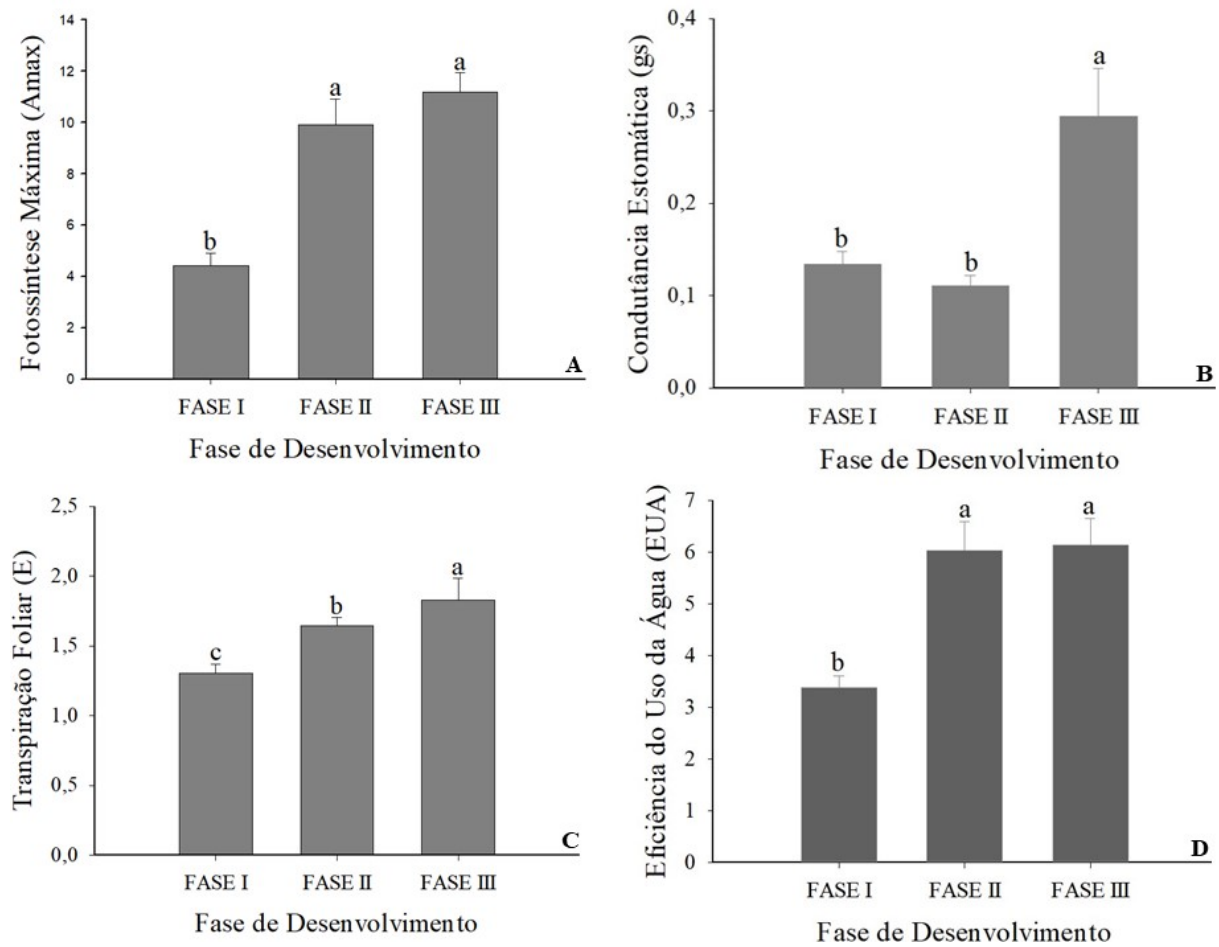
Os valores de espessura foliar se mantiveram consistentes em todas as fases analisadas ( $P = 0,704$ ), com uma média em torno de 0,15mm (Fig. 4A). Da mesma forma, a Largura Foliar não apresentou variações entre as três fases ( $P = 0,557$ ), mantendo-se em um valor médio de 9 cm (Fig. 4B). Os parâmetros de Comprimento Foliar também não revelaram diferenças significativas entre as fases estudadas ( $P = 0,584$ ), com uma média de comprimento foliar em torno de 17,5 cm (Fig. 4C). Além disso, a Área Foliar não mostrou variações significativas entre os grupos I, II e III ( $P = 0,474$ ), mantendo um valor médio de 135,5 cm<sup>2</sup> (Fig. 4D).



**Figura 4.** (A) Valores da Espessura foliar (mm), (B) Valores da Largura Foliar (cm), (C) Valores do Comprimento Foliar, (D) Valores da Área Foliar (cm²). Barras com letras iguais demonstram que não houve diferença significativa entre os parâmetros morfológicos e as fases de desenvolvimento ( $P < 0,005$ ). Média e erro padrão são exibidos.

### 5.3 Parâmetros fotossintéticos

Nas fases de desenvolvimento II e III, observou-se um maior valor na taxa de fotossíntese máxima ( $A_{\max}$ ) em comparação com a fase I ( $P < 0,001$  e  $P = 0,071$ , respectivamente), apresentando uma taxa média de  $8,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Fig. 5A). Em contrapartida, no que diz respeito à condutância estomática, as fases I e II exibiram uma condutância menor do que a fase III ( $P < 0,001$ ) (Fig. 5B). Quanto ao parâmetro de transpiração foliar, houve diferenças significativas entre todas as fases, com as maiores variações ocorrendo entre a Fase III e a Fase I ( $P < 0,001$ ), bem como entre a Fase II e a Fase I ( $P = 0,001$ ) (Fig. 5C). A eficiência do uso da água (EUA) apresentou diferenças altamente significativas nas Fases II e III em comparação com a Fase I ( $P < 0,001$ ) (Fig. 5D).



**Figura 5.** (A) Valores da Fotossíntese Máxima (Amax), (B) Valores da Condutância Estomática (Gs), (C) Valores da Transpiração Foliar (E), (D) Valores da Eficiência do Uso da Água (EUA). Barras com letras diferentes demonstram que houve diferença significativa entre os parâmetros fotossintéticos e as fases de desenvolvimento ( $P < 0,005$ ). Média e erro padrão são exibidos.

## 6 DISCUSSÃO

As árvores que servem de suporte para os indivíduos de *Ficus guaranitica* são em sua maioria da família Fabaceae (38), e do gênero *Caesalpinia* (27), sendo 22 hospedeiras *Caesalpinia peltophoroides* Benth e 5 *Caesalpinia ferrea* Mart. ex. Tul. var. *ferrea* Benth. Estes resultados podem estar atrelados ao fato de que as sementes de *Ficus* sp. se desenvolvem de maneira mais efetiva em árvores hospedeiras frutíferas e que contém cascas ásperas, fissuradas e com decíduidade. Estes fatores contribuem na retenção da semente e auxiliam no sucesso germinativo por permitir uma irradiância alta em períodos de dispersão da espécie (Guy, 1977). Estes atributos são observados na espécie hospedeira mais abundante *Caesalpinia peltophoroides* Benth, uma vez que é uma espécie semidecídua, a casca de seu tronco é áspera, cinzenta, fissurada, com marcas horizontais e mede aproximadamente 5mm de espessura (Lorenzi, 2002; Carvalho, 2008).

Os parâmetros morfológicos das folhas de *F. guaranitica* não demonstraram diferenças significativas entre as fases de desenvolvimento de forma esperada. Na FDI (epífita sem acesso a água do solo) era previsto que parâmetros de Espessura, Comprimento, Largura e Área Foliar (AF) fossem divergentes em relação à FDII e FDIII, em razão das folhas em fase epífita apresentarem modificações estruturais por conta das relações hídricas, as quais necessitam resistir ao acesso limitado à água.

Segundo o trabalho de Putz & Holbrook (1986), as folhas em fase epífita podem exibir características de plantas xerófitas, as quais são classificadas por Benzing (1990) como plantas com capacidade de suportar ambientes com longos períodos de déficit hídrico, que de forma geral possui folhas compridas e estreitas, e com epiderme espessa. Desta forma, neste estudo era esperado que as folhas dos indivíduos de *F. guaranitica* encontrados na FDI apresentassem folhas mais grossas, o comprimento foliar maior, largura foliar menor e AF menor do que as estruturas das folhas dos indivíduos identificados na FDII e FDIII. No entanto, os resultados demonstram que estas características não diferiram de maneira significativa entre a fase de plântula, subjuvenil e juvenil.

Em um estudo realizado por Holbrook & Putz (1996 b) foi constatado que alguns *Ficus* hemiepífitas com apenas algumas raízes lançadas ao solo exibiram em suas folhas um padrão morfológico e hídrico semelhante ao constatado em estágio epífita. A vista disso, levantaram a questão de que as modificações foliares e as questões relacionadas à água na transição epífita para um hábito arbóreo deve conter mais componentes fisiológicos de outros órgãos do que apenas uma alteração na presença ou ausência de recursos. Questão que foi corroborada por

outro experimento realizado no trabalho destes autores em ambiente controlado, onde não conseguiram fazer com que plantas epífitas se modificassem para um estágio arbóreo apenas com o fornecimento de água e demais recursos. Sendo assim, podemos avaliar que os resultados principalmente em relação a FDI e FDII são muito similares à situação abordada no estudo acima, uma vez que os nossos dados também não diferiram entre estes estágios, assim, outros fatores podem estar associados ao padrão semelhante nas estruturas foliares.

A estação seca apresenta uma diminuição na disponibilidade hídrica e um alto déficit de pressão de vapor, que torna a perda de água muito maior em relação à estação chuvosa (Meinzer *et al.*, 1999). Diante disso, o volume de água no solo é reduzido, o que ocasiona aumento na força de retenção e por isso, a planta passa a absorver a água com maior dificuldade (Santos; Carlesso, 1998). Logo, condições ambientais que ocasionam menor aporte hídrico, influenciam em vários processos vegetais como: o potencial de água nas folhas, a resistência estomática, a transpiração foliar, bem como modificações morfológicas nas folhas (Marenco; Lopes, 2005).

Diante deste cenário, diversos mecanismos são ativados para tolerar à seca, e segundo Taiz & Zeiger (2004) a alteração na área foliar pode ser vista como a primeira linha de defesa da planta para tolerar este período, sendo assim, é uma resposta rápida adaptativa ao déficit hídrico, a redução da área foliar auxilia na diminuição da transpiração, consequentemente na diminuição da perda de água. Perante o exposto, os resultados morfológicos da FDIII podem ter sido semelhantes às demais fases (FDI e FDII), mesmo havendo o sistema radicular em contato mais profundo com o solo e em tese um aporte contínuo de água, o que ocasionaria em padrões foliares diferentes por conta do maior volume de água disponível na planta, ou seja, maior volume celular e maior turgor. No entanto, a estação seca pode ter ocasionado a FDIII um desequilíbrio hídrico e desencadear ajustes de defesa que podem ter produzido modificações em sua morfologia foliar, de forma que tais estruturas foram semelhantes às das FDI e FDII que independente da estação possuem um aporte menor de água por conta do seu modo de desenvolvimento.

Nos parâmetros fisiológicos, o esperado no parâmetro  $A_{max}$  era de que as FDII e FDIII fossem capazes de assimilar melhor o carbono do que a FDI por conta do aporte de água. Os dados demonstraram que estágio de enraizamento superficial (FDII) e totalmente enraizado (FDIII) obtiveram maior ganho de carbono em relação ao estágio epífita (FDI) como pressuposto. Tais resultados correspondem com o fato de que a assimilação do carbono no estágio epífita é limitada pela água, uma vez que as folhas de plantas de desenvolvimento epífito possuem respostas estomáticas mais lenta aos feixes de luz quando comparadas aquelas contendo raízes no solo por conta de mecanismos de tolerância à seca, como estudados por Zotz

& Mikona (2003). Devido a isto, as epífitas reduzem a perda de água, entretanto também ocorre uma diminuição na assimilação do carbono (Zotz *et al.*, 2021).

Os indivíduos da fase epífita (FDI) e de transição (FDII) apresentam condutância estomática (gs) menor do que os indivíduos do estágio juvenil (FDIII), enquanto que em relação a transpiração foliar (E), as plantas da FDII e FDIII perdem mais água para realizar a fotossíntese do que a FDI. Estes dados corroboram a situação enfrentada pelo desenvolvimento de *F. guaranitica* em estágio epífita e terrestre, dado que a disponibilidade hídrica é diferente nos locais em que estão estabelecidas. Na fase epífita há uma restrição no aporte de água e nutrientes devido aos micro-habitats serem limitados ao acúmulo de matéria nas cascas, crostas e bases foliares da árvore hospedeira. Em contrapartida, a fase de transição se beneficia do aporte de água do solo superficial e ainda com suprimentos em até 20% do húmus do dossel. Enquanto que indivíduos em fase enraizada, a disponibilidade hídrica é mais estável e também maior por conta do aprofundamento das raízes no solo, além de que continuam a utilizar recursos do dossel (Holbrook & Putz 1996 a; Liu *et al.*, 2014). Os nossos dados corroboram com o estudo acerca das relações hídricas de figueiras em fase epífita e terrestre de Holbrook & Putz (1996 a), o qual demonstra que tanto em estações úmidas ou de seca, os indivíduos epífitos utilizam a água de maneira mais conservadora do que indivíduos enraizados no solo que possuem maiores recursos para suprir as demandas hídricas. Logo, o desenvolvimento epífita apresenta menor gs para ocasionar redução na abertura dos estômatos com o propósito de perder água de maneira mais lenta.

O estudo acerca da fotossíntese nos gêneros *Clusia* e *Ficus* de Tinga *et al.*, (1987) demonstram que o estágio epífita também apresenta menor gs, com menor perda de água sob estresse hídrico, e os experimentos sugeriram que os estômatos são muito sensíveis a falta de água na estação seca. Por consequência, maior controle estomático em fase epífita se torna custoso no quesito assimilação fotossintética do carbono, uma vez que a redução da condutância diminui o influxo de CO<sub>2</sub> (Hao *et al.*, 2011).

Em relação a eficiência do uso da água (EUA), era esperado que a FDI fosse mais eficiente do que a FDII e FDIII devido à constante restrição hídrica do meio epífita, no entanto nossos dados apontaram que neste parâmetro a FDII e FDIII apresentam EUA maior do que a FDI. Os estudos realizados por Holbrook e Putz (1996, a,b), demonstraram que os indivíduos de *Ficus* hemiepífita em fase epífita em floresta tropical sazonal em estação seca e úmida foram mais conservadores no uso da água em comparação com indivíduos enraizados, mas também não apresentaram diferenças significativas na (EUA).

O parâmetro de eficiência do uso da água está atrelado a duas variáveis, sendo elas, a taxa fotossintética e a taxa de transpiração, ou seja, EUA a nível foliar é a razão entre a assimilação do carbono pela taxa de perda de água. Sendo assim, o controle estomático é essencial na manutenção destes dois fatores, auxiliando no menor índice de perda de água da planta, ao mesmo tempo que auxilia na manutenção de maior índice de taxa fotossintética possível (Pimentel, 2004).

Assim, podemos observar que a FDI adota estratégias para reduzir a perda de água, porém, não consegue atingir uma assimilação de carbono mais eficiente em relação à quantidade de água perdida. Embora apresente taxas de assimilação de carbono mais baixas em comparação com as FDII e FDIII, também registra menor perda de água, como discutido os dados acima. No entanto, ao correlacionar esses dados com o parâmetro da eficiência do uso da água fica evidente que os nossos dados podem ter sido restritos devido ao número de observações.

## 7 CONCLUSÃO

Não foram encontradas diferenças significativas em parâmetros morfológicos entre as três fases de desenvolvimento de *F. guaranítica* abordadas neste estudo. Desta forma, a FDI não apresentou modificações nas estruturas foliares em relação a FDII e FDIII, como possuir maior espessura foliar, menor área foliar, maior comprimento e menor largura de suas folhas, o que pode sugerir que as folhas brotaram em épocas favoráveis de disponibilidade de água, e, portanto, possuem morfologias indiferenciadas.

Ao contrário, os parâmetros fisiológicos revelaram diferenças na assimilação do carbono, da condutância estomática, na transpiração foliar e na eficiência do uso da água, demonstrando a necessidade de as hemiepifitas desenvolverem respostas foliares distintas para sobreviver em suas respectivas fases de desenvolvimento. A FDI correspondeu, em grande parte, às expectativas, exibindo menores taxas de transpiração foliar, assimilação de carbono e condutância estomática, especialmente quando comparada à FDIII, onde o acesso a água já é garantido.

Assim conclui-se que as principais diferenças entre as fases de desenvolvimento estão relacionadas ao uso de água e captação de carbono pela folha.

## REFERÊNCIAS

- BENZING, D. H. Vascular Epiphytes. Cambridge University Press. **New York, NY**, v. 147, 1990.
- BERG, C. C. Phytogeography, systematics and diversification of African Moraceae compared with those of other tropical areas. **Chorology, taxonomy and ecology of the floras of Africa and Madagascar**, p. 131-148, 1998.
- BERG, C. C. Proposals for treating four species complexes in Ficus subgenus Urostigma section Americanae (Moraceae). **Blumea-Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants**, v. 52, n. 2, p. 295-312, 2007.
- BERG, Cornelis C. et al. **Moreae, Artocarpeae, and Dorstenia (Moraceae)**. Published for the Organization for Flora Neotropica by the New York Botanical Garden, 2001.
- BERG, Cornelis Christiaan; CORNER, Edred John Henry. Moraceae: Ficeae. **Flora Malesiana-Series 1, Spermatophyta**, v. 17, n. 2, p. 1-702, 2005.
- BERG, Cornelis Christiaan; VILLAVICENCIO, Xenia. **Taxonomic studies on Ficus (Moraceae) in the West Indies, extra-amazonian Brazil, and Bolivia**. Universitetet i Bergen, 2004.
- CARAUTA, Jorge Pedro Pereira. Ficus(Moraceae) in Brazil: Conservation and taxonomy.). **Albertoa**, v. 2, n. 1, p. 1-365, 1989.
- CARAUTA, Jorge Pedro Pereira; DIAZ, Benjamin Ernani. **Figueiras no Brasil**. Editora UFRJ, 2002.
- CARVALHO, P. E. R. Sibipiruna: Caesalpinia pluviosa var. peltophoroides. In: Espécies arbóreas brasileiras. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica; Colombo: Embrapa Florestas, 2008
- CLIMATE-DATE.ORG. **Clima: Jaboticabal**. Disponível em: < <https://pt.climate-data.org/america-do-sul/brasil/sao-paulo/jaboticabal-34955/>> Acesso em: 20 de Jun. 2023.
- COELHO, Luís Francisco Mello. Ecologia de hemiepífitas estranguladoras no Parque Estadual da Ilha do Cardoso. 2005.
- COOK, James M.; RASPLUS, Jean-Yves. Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, n. 5, p. 241-248, 2003.
- CRUAUD, Astrid; RØNSTED, Nina; CHANTARASUWAN, Bhanumas; CHOU, Lien Siang et al. An extreme case of plant–insect codiversification: figs and fig-pollinating wasps. **Systematic Biology**, v. 61, n. 6, p. 1029-1047, 2012.
- DIAZ, B. E. Hemiepiphytism of Ficus (subgenus Urostigma) in Brazil. **Albertoa-Serie Urticineae**, p. 73-80, 2003.
- DOYLE, Gavin. Strangler figs in a stand of dry rainforest in the lower Hunter Valley, NSW. **Australian Geographer**, v. 31, n. 2, p. 251-264, 2000.

- FILGUEIRAS, T.S.; NOGUEIRA, P.E.; BROCHADO, A.L. & GUALA II, G.F. Caminhamento: um método expedito para levantamentos florísticos qualitativos. **Cadernos de Geociências**, v. 12, n. 1, p. 39-43, 1994.
- PEDERNEIRAS, L.C.; MACHADO, A.F.P.; SANTOS, O.D.A. *Ficus in Flora e Funga do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB10163>>. Acesso em: 26 out. 2023
- GRANADOS-SÁNCHEZ, D. et al. Ecología de las plantas epífitas. **Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente**, v. 9, n. 2, p. 101-111, 2003.
- GUY, P. R. Notes on the host species of epiphytic figs (*Ficus* spp.) on the flood-plain of the Mana Pools Game Reserve, Rhodesia. **Kirkia**, v. 10, n. 2, p. 559-562, 1977.
- HAO, Guang-You et al. Differentiation in light energy dissipation between hemiepiphytic and non-hemiepiphytic *Ficus* species with contrasting xylem hydraulic conductivity. **Tree physiology**, v. 31, n. 6, p. 626-636, 2011.
- HOEBER, Vincent; ZOTZ, Gerhard. Not so stressful after all: Epiphytic individuals of accidental epiphytes experience more favourable abiotic conditions than terrestrial conspecifics. **Forest Ecology and Management**, v. 479, p. 118529, 2021.
- HOLBROOK, N. Michele; PUTZ, Francis E. Water relations of epiphytic and terrestrially-rooted strangler figs in a Venezuelan palm savanna. **Oecologia**, v. 106, n. 4, p. 424-431, 1996 a.
- HOLBROOK, Noel Michele; PUTZ, Francis E. From epiphyte to tree: differences in leaf structure and leaf water relations associated with the transition in growth form in eight species of hemiepiphytes. **Plant, Cell & Environment**, v. 19, n. 6, p. 631-642, 1996 b.
- IBGE, R. Manual técnico da vegetação brasileira. 2012.
- KINNAIRD, Margaret F.; O'BRIEN, Timothy G.; SURYADI, Suer. Population fluctuation in Sulawesi Red-knobbed Hornbills: tracking figs in space and time. **The Auk**, v. 113, n. 2, p. 431-440, 1996.
- LAMAN, Timothy G. The ecology of strangler fig seedling establishment. **Selbyana**, p. 223-229, 1995.
- LIU, Wenjie et al. Plasticity of source-water acquisition in epiphytic, transitional and terrestrial growth phases of *Ficus tinctoria*. **Ecohydrology**, v. 7, n. 6, p. 1524-1533, 2014.
- LORENZI, H. **Árvores brasileiras: Manual e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Nova Odessa: Ed. Plantarum, p.352, 2002.
- MARENCO, Ricardo Antonio; LOPES, Nei Fernandes. Fisiologia vegetal: fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral. Viçosa, MG: UFV, 2005. 451p.
- MEINZER, F. C., GOLDSTEIN, G., FRANCO, A. C., BUSTAMANTE, M., IGLER, E., JACKSON, P., ... & RUNDEL, P. W. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. **Functional Ecology**, p. 273-282, 1999

PIMENTEL, Carlos. A relação da planta com a água. **Seropédica: Edur**, v. 191, 2004.

PUTZ, Francis E.; HOLBROOK, N. Michele. Notes on the natural history of hemiepiphytes. **Selbyana**, p. 61-69, 1986.

RAMOS VS, DURIGAN G, FRANCO GADC, SIQUERIA MF de, Rodrigues RR. Árvores da Floresta Estacional Semidecidual: **Guia de Identificação de Espécies**. 2ª edição. São Paulo: EDUSP. 2015.

RØNSTED, Nina et al. Phylogeny, biogeography, and ecology of Ficus section Malvanthera (Moraceae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 48, n. 1, p. 12-22, 2008.

SANTOS, Reginaldo Ferreira; CARLESSO, Reimar. Déficit hídrico e os processos morfológico e fisiológico das plantas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 2, p. 287-294, 1998.

SHANAHAN, Mike et al. Fig-eating by vertebrate frugivores: a global review. **Biological reviews**, v. 76, n. 4, p. 529-572, 2001.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 3. ed. Porto Alegre: Artmed, 2004. 719p.

TING, I. P., J. HANN, N. M. HOLBROOK, F. E. PUTZ, L. STERNBERG, D. PRICE, & G. GOLDSTEIN. Photosynthesis in hemiepiphytic species of Clusia and Ficus. **Oecologia**, v. 74, p. 339-346. 1987.

TODZIA, Carol. Growth habits, host tree species, and density of hemiepiphytes on Barro Colorado Island, Panama. **Biotropica**, p. 22-27, 1986.

VELOSO, H.P.; RANGEL-FILHO, A.L.R.; LIMA, J.C.A. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, 1991. 124 p

WEIBLEN, George D. How to be a fig wasp. **Annual review of entomology**, v. 47, n. 1, p. 299-330, 2002.

ZOTZ, G.; ANDRADE, J.L. La ecología y la fisiología de las epífitas y las hemiepífitas. In: **Ecología y conservación de bosques neotropicales**. M. Guariguata & G. Kattan (eds.). Libro Universitario Regional, Cartago, Costa Rica. 2002. p 598.

ZOTZ, Gerhard; ALMEDA, F., BAUTISTA-BELLO, A. P., ESKOV, A., GIRALDO-CAÑAS, D., HAMMEL, B., ... & WEICHGREBE, L. Hemiepiphytes revisited. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 51, p. 125620, 2021.

ZOTZ, Gerhard; MIKONA, Cord. Photosynthetic Induction and leaf carbon gain in the Tropical understorey Epiphyte, *Aspasia principissa*. **Annals of Botany**, v. 91, n. 3, p. 353-359, 2003.

## APÊNDICE

**APÊNDICE A** - Indivíduos identificados de *Ficus guaranitica* nas Fases de Desenvolvimento I, II e III e seus respectivos forófitos.

| <b>Fase de Desenvolvimento</b> | <b>Indivíduos Amostrados F. guaranitica</b> | <b>Forófito</b>                      | <b>Família do Forófito</b> |
|--------------------------------|---------------------------------------------|--------------------------------------|----------------------------|
| FDI                            | 1                                           | <i>Anadenanthera</i> sp.             | Fabaceae                   |
|                                | 2                                           | <i>Caesalpinia peltophoroides</i>    | Fabaceae                   |
|                                | 3                                           | Indivíduo Morto                      | Sem identificação          |
|                                | 4                                           | <i>Koelreuteria bipinnata</i>        | Sapindaceae                |
|                                | 5                                           | <i>Caesalpinia ferrea</i>            | Fabaceae                   |
|                                | 6                                           | <i>Caesalpinia ferrea</i>            | Fabaceae                   |
|                                | 7                                           | <i>Caesalpinia ferrea</i>            | Fabaceae                   |
|                                | 8                                           | <i>Attalea</i> sp.                   | Arecaceae                  |
|                                | 9                                           | <i>Caesalpinia peltophoroides</i>    | Fabaceae                   |
|                                | 10                                          | <i>Caesalpinia peltophoroides</i>    | Fabaceae                   |
|                                | 11                                          | <i>Caesalpinia peltophoroides</i>    | Fabaceae                   |
|                                | 12                                          | <i>Caesalpinia peltophoroides</i>    | Fabaceae                   |
|                                | 13                                          | <i>Caesalpinia peltophoroides</i>    | Fabaceae                   |
|                                | 14                                          | <i>Caesalpinia peltophoroides</i>    | Fabaceae                   |
|                                | 15                                          | Indivíduo Morto                      | Sem identificação          |
|                                | 16                                          | <i>Machaerium</i> sp.                | Fabaceae                   |
|                                | 17                                          | <i>Attalea</i> sp.                   | Arecaceae                  |
|                                | 18                                          | <i>Trachycarpus fortunei</i>         | Arecaceae                  |
|                                | 19                                          | <i>Sapindus saponaria</i>            | Sapindaceae                |
| FDII                           | 1                                           | <i>Caesalpinia ferrea</i>            | Fabaceae                   |
|                                | 2                                           | <i>Nectandra magapotamica</i>        | Lauraceae                  |
|                                | 3                                           | <i>Pterogyne</i>                     | Fabaceae                   |
|                                | 4                                           | <i>Caesalpinia peltophoroides</i>    | Fabaceae                   |
|                                | 5                                           | <i>Dalbergia nigra</i>               | Fabaceae                   |
|                                | 6                                           | <i>Enterolobium contortisiliquum</i> | Fabaceae                   |
|                                | 7                                           | <i>Albizia</i> sp.                   | Fabaceae                   |

|       |    |                                      |                   |
|-------|----|--------------------------------------|-------------------|
|       | 8  | <i>Caesalpinia ferrea</i>            | Fabaceae          |
|       | 9  | Individuo Morto                      | Sem identificação |
| FDIII | 1  | <i>Caesalpinia peltophoroides</i>    | Fabaceae          |
|       | 2  | <i>Caesalpinia peltophoroides</i>    | Fabaceae          |
|       | 3  | <i>Caesalpinia peltophoroides</i>    | Fabaceae          |
|       | 4  | <i>Caesalpinia peltophoroides</i>    | Fabaceae          |
|       | 5  | <i>Cassia (Senna) pendula</i>        | Fabaceae          |
|       | 6  | <i>Caesalpinia peltophoroides</i>    | Fabaceae          |
|       | 7  | <i>Caesalpinia peltophoroides</i>    | Fabaceae          |
|       | 8  | <i>Enterolobium contortisiliquum</i> | Fabaceae          |
|       | 9  | <i>Caesalpinia peltophoroides</i>    | Fabaceae          |
|       | 10 | <i>Caesalpinia peltophoroides</i>    | Fabaceae          |
|       | 11 | <i>Caesalpinia peltophoroides</i>    | Fabaceae          |
|       | 12 | <i>Anadenanthera</i> sp.             | Fabaceae          |
|       | 13 | <i>Caesalpinia peltophoroides</i>    | Fabaceae          |
|       | 14 | <i>Caesalpinia peltophoroides</i>    | Fabaceae          |
|       | 15 | <i>Ceiba speciosa</i>                | Malvaceae         |
|       | 16 | <i>Delonix regia</i>                 | Fabaceae          |
|       | 17 | <i>Platypodium elegans</i>           | Fabaceae          |
|       | 18 | <i>Caesalpinia peltophoroides</i>    | Fabaceae          |
|       | 19 | <i>Caesalpinia peltophoroides</i>    | Fabaceae          |
|       | 20 | <i>Caesalpinia peltophoroides</i>    | Fabaceae          |