

RESSALVA

Atendendo solicitação da autora,
o texto completo desta dissertação
será disponibilizado somente a partir
de 01/06/2022.

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)

TERMOTOLERÂNCIA FOLIAR EM ESPÉCIES DE FORMAÇÕES
SAVÂNICAS E FLORESTAIS

BIANCA HELENA PORFÍRIO DA-SILVA

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)**

**TERMOTOLERÂNCIA FOLIAR EM ESPÉCIES DE FORMAÇÕES
SAVÂNICAS E FLORESTAIS**

BIANCA HELENA PORFÍRIO DA-SILVA

Orientador: Prof. Dr. Davi Rodrigo Rossatto

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

D111t

Da-Silva, Bianca Helena Porfírio

Termotolerância foliar em espécies de formações savânicas e florestais / Bianca Helena Porfírio Da-Silva. -- Rio Claro, 2021
70 p. : tabs.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro

Orientador: Davi Rodrigo Rossatto

1. Ecofisiologia Vegetal. 2. Plantas do Cerrado. 3. Florestas tropicais. 4. Aquecimento global. 5. Ecologia dos cerrados. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: TERMOTOLERÂNCIA FOLIAR EM ESPÉCIES DE FORMAÇÕES SAVÂNICAS E FLORESTAIS

AUTORA: BIANCA HELENA PORFÍRIO DA SILVA

ORIENTADOR: DAVI RODRIGO ROSSATTO

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Mestra em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGIA VEGETAL), área: Biologia Vegetal pela Comissão Examinadora:

A handwritten signature in blue ink that reads "Davi Rodrigo Rossatto".

Prof. Dr. DAVI RODRIGO ROSSATTO (Participação Virtual)
Departamento de Biologia Aplicada a Agropecuária / UNESP - Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal - SP

A handwritten signature in blue ink that reads "Rosana Marta Kolb".

Profa. Dra. ROSANA MARTA KOLB (Participação Virtual)
Departamento de Ciências Biológicas / UNESP - Faculdade de Ciências e Letras de Assis - SP

A handwritten signature in blue ink that reads "Marina C. Scalon".

Profa. Dra. MARINA CORREA SCALON (Participação Virtual)
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação / Universidade Federal do Paraná - Curitiba / PR

Rio Claro, 01 de junho de 2021

“O mais importante é nunca parar de questionar. A curiosidade tem uma razão para existir... nunca perca sua sagrada curiosidade”

Albert Einstein

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

O desenvolvimento deste trabalho contou com apoio e cooperação de forma direta e indireta de muitas pessoas, agradeço:

O meu orientador Prof. Dr. Davi Rossatto por todo o conhecimento transmitido ao longo dos anos de orientação. Agradeço ainda todas as oportunidades que me foram concedidas, os puxões de orelha, as iniciações científicas durante minha graduação, as viagens e também todo o apoio e incentivo durante o processo seletivo do mestrado. Certamente sem os aprendizados anteriores e a confiança que depositou em mim, eu não teria chegado aqui. As coletas em campo e as idas no laboratório sempre são divertidas e eu sei que sou muito privilegiada por ter meu orientador como também um grande amigo.

Ao programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal pela verba PROAP concedida para coleta de dados em campo.

À professora Dra. Alessandra Fidelis que foi parecerista deste estudo na fase de projeto e colaborou sempre com muitas dicas importantes e correções valiosas e que também durante minhas disciplinas e idas à Rio Claro me recepcionou muitíssimo bem.

À minha mãe e ao meu pai, por me apoiarem sempre e dedicarem todos os esforços para me ver realizada e feliz. Ao meu irmão, por todo o incentivo. À minha tia Ana Maria e à Maria do Carmo por todo apoio e incentivo durante todo o processo.

Às antigas amigas, que há anos me acompanham, apoiam e compartilham momentos especiais: Flávia Siqueira, Laís Lopes, Adrielle Bízio, Natália Spolaore, Fernanda Salti, Thaísa Ramos e Marcos Marques, vocês são especiais e sou muito feliz por ter vocês.

Às companheiras de laboratório: Ariadne, obrigada por todo apoio cedido no processo seletivo e pela amizade. Daniela, obrigada pela grande ajuda na coleta de dados aqui apresentados, pela confiança e apoio. As recém chegadas Mariana e Natália, obrigada pelo apoio e pelas conversas, não vejo a hora de nos conhecermos pessoalmente.

Às amigas feitas através desse trabalho, que mesmo que recentes são grandiosamente especiais: Isabella Cassimiro, Vanessa Borges, Camila Priante e Helena Oliveira, obrigada por me recepcionarem tão bem em Rio Claro e fazer da casa de vocês minha morada temporária, eu sou muito grata por todo carinho e apoio que vocês dão a mim.

Agradeço de forma geral todas as oportunidades que me foram concedidas ao longo da minha trajetória, que de forma direta e indireta, influenciaram a realização deste trabalho.

RESUMO GERAL

O aumento da temperatura causado pelas recentes mudanças climáticas vem afetando a estrutura e o funcionamento de ecossistemas tropicais segundo dados do IPCC. O aumento da temperatura média dos trópicos demonstra que plantas desses sistemas serão expostas a temperaturas acima da faixa ótima para certas funções fisiológicas, especialmente as taxas fotossintéticas, acarretando assim danos às espécies que não possuem características que confirmem termotolerância. O Cerrado é um ecossistema tropical savânico extremamente diverso, que tem passado por dinâmicas sucessionais, como a invasão de espécies típicas de formações florestais, que são favorecidas na ausência de episódios de fogo. Em áreas no interior do estado de São Paulo frequentemente encontramos transições entre formações florestais da Mata Atlântica (floresta estacional semidecidual) e de Cerrado (cerradão) dividindo a paisagem com formações savânicas. Diante do novo cenário ambiental de aquecimento global e levando em consideração as projeções futuras, espécies florestais podem estar sendo desfavorecidas pelo aumento da temperatura, já que em períodos quentes e secos espécies florestais não são capazes de avançar sobre áreas savânicas. O presente estudo objetivou comparar a termotolerância de espécies arbóreas do cerrado típico e de duas formações florestais (cerradão e floresta estacional semidecidual) expostas à altas temperaturas e quais aspectos morfológicos e fenológicos (perenes x decíduas) dessas espécies poderiam estar relacionados a termotolerância, testando se espécies típicas de savanas seriam mais termotolerantes que as espécies presentes em formações florestais, o que ajudaria a conter a expansão florestal dentro de ambientes savânicos. Os resultados obtidos evidenciaram que espécies de formações de cerrado típico e de cerradão não diferem na sua capacidade de termotolerância ($49,80 \pm 0,49^{\circ}\text{C}$ e $49,71 \pm 0,71^{\circ}\text{C}$, respectivamente), porém o hábito foliar está fortemente relacionado a capacidade de tolerar altas temperaturas. Espécies perenes, independentemente de sua origem (cerrado típico x cerradão), se mostraram mais termotolerantes que as espécies decíduas. As espécies tropicais de floresta estacional apresentaram a mesma termotolerância que espécies de cerrado típico ($47,78 \pm 0,51^{\circ}\text{C}$ e $49,36 \pm 0,59^{\circ}\text{C}$, respectivamente), indicando que somente a temperatura não afetará as dinâmicas de fronteira desses dois ecossistemas. Os resultados obtidos neste estudo fornecem informações importantes sobre a ecofisiologia de espécies do sistema savânico e florestais frente às elevações na temperatura média global impostas pelo aquecimento global.

Palavras-chave: *hábito foliar, florestas tropicais, cerradão, savanas, termotolerância.*

ABSTRACT

According to the IPCC data, temperature increases due to climatic changes are affecting the structure and functioning of tropical ecosystems. Increases in the average temperature of the tropics demonstrates that the plants in these systems will be exposed to temperatures above the optimum range for certain physiological functions, such as photosynthetic rates, leading to significant decrease of species performance, especially in those lacking traits that confirm thermotolerance. The Cerrado is a diverse tropical ecosystem, where savanna vegetation have been subjected to the invasion of typical forest species of adjacent vegetation. In transitional areas, such as those of São Paulo state, it is possible to find forest vegetation of the Atlantic Forest (semideciduous seasonal forest) and Cerrado (cerradão) side by side in the landscape with typical open savannas (typical cerrado). In view of the scenario of global warming, and taking into account the IPCC future projections, forest species may be disadvantaged by the increase in temperature, since in hot and dry periods forest species are not able to advance over savanna areas. The present study aimed to compare leaf thermotolerance of tree species from typical cerrado and from two forest formations (cerradão and semideciduous seasonal forest) exposed to high temperatures, testing whether the typical savanna species were more thermotolerant than those species present in forest formations. Additionally, we tested which aspect are more related to thermotolerance, plant origin or phenology. The results showed that typical cerrado and cerradão species do not differ in their thermotolerance capacity ($49,80 \pm 0,49^{\circ}\text{C}$ e $49,71 \pm 0,71^{\circ}\text{C}$, respectively), however the leaf habit (evergreen x deciduous) is strongly related to the ability to tolerate high temperatures. Perennial species regardless of their origin (typical cerrado x cerradão) are more thermotolerant than deciduous species. The tree species of semideciduous forest have similar leaf thermotolerance as the typical savanna species ($47,78 \pm 0,51^{\circ}\text{C}$ e $49,36 \pm 0,59^{\circ}\text{C}$, respectively), suggesting that temperature alone will not affect the frontier dynamics of these two ecosystems. The results obtained in this study provide important information about the ecophysiology of species in the Cerrado and forest systems in view of the increases in the average global temperature imposed by global warming.

Keywords: *leaf habit, tropical forest, cerradão, savannas, thermotolerance.*

SUMÁRIO

Introdução Geral.....	11
Aquecimento global e seus efeitos fisiológicos nas plantas	11
Aquecimento global e os sistemas sazonais	14
Objetivos	17
Hipóteses	17
Referências Bibliográficas	19
 Capítulo I.....	 26
Termotolerância em espécies arbóreas do cerrado típico e do cerradão	
Introdução.....	27
Material e métodos.....	31
Área de estudo	31
Seleção de espécies	31
Ensaio de tolerância foliar às altas temperaturas	33
Parâmetros morfológicos	33
Análises estatísticas	34
Resultados.....	34
Termotolerância foliar	35
Relação entre T_{50} e características morfológicas das folhas.....	36
Termotolerância e o hábito foliar	37
Relação entre T_{50} e características fenológicas foliares	38
Discussão	39
Termotolerância em espécies de savana e de floresta.....	40
Termotolerância e o hábito foliar	41
Implicações para dinâmica savana-floresta.....	42
Conclusão.....	43
Referências bibliográficas.....	43

Capítulo II.....	50
Termotolerância foliar de espécies arbóreas de cerrado típico e de floresta estacional semidecidual	
Introdução.....	51
Material e métodos.....	54
Área de estudo	54
Seleção de espécies e coleta do material.....	55
Ensaio de tolerância foliar às altas temperaturas	57
Parâmetros morfológicos	58
Análises estatísticas	58
Resultados.....	58
Termotolerância foliar	58
Características morfológicas e sua relação com a termotolerância	59
Discussão	61
Conclusão.....	63
Referências bibliográficas.....	64

INTRODUÇÃO GERAL

Aquecimento global e seus efeitos na fisiologia das plantas

Os ecossistemas tropicais vêm passando por mudanças em sua estrutura e funcionamento, devido especialmente aos eventos causados pelo fenômeno denominado aquecimento global (IPCC 2014). O aquecimento global sobrevém em consequência do aumento da concentração de CO₂ presente na atmosfera, devido às ações antrópicas, e acarreta então mudanças no regime espacial e temporal térmico mundial, especialmente no aumento da temperatura média global (IPCC 2014). O Painel Internacional sobre Mudanças Climáticas (IPCC) apresenta em relatórios recentes um aumento de 1 – 1,5°C na temperatura média global comparado à média de temperaturas do período pré-industrial (entre 1850 – 1900), acarretando um cenário previsível de mudanças devastadoras na distribuição de espécies e na perda de habitats naturais (IPCC 2014; IPCC 2019). Além do aumento na temperatura média global, os relatórios do IPCC demonstram um aumento da frequência de eventos com temperaturas extremas, como ondas de calor ocorrentes durante as estações de crescimento, as quais já se tornaram mais frequentes e intensas nos últimos 50 anos (IPCC 2007; IPCC 2014). Essas eventualidades nas mudanças de temperatura impactam drasticamente o funcionamento das plantas, e consequentemente dos ecossistemas (IPCC 2007; Song et al. 2010). Projeções para o futuro sugerem que as temperaturas médias anuais em ecossistemas tropicais aumentem entre 3 – 6°C ao longo deste século (Malhi et al. 2014, IPCC 2014).

Com este significativo aumento, as plantas e animais estarão sujeitos a temperaturas extremas com uma maior frequência (Root et al. 2003; Hansen et al. 2012), os quais também estarão associados, em alguns casos, a épocas com menor disponibilidade hídrica e a períodos prolongados de seca, especialmente nas regiões sazonais (IPCC 2019). Ainda há incertezas quanto a distribuição da precipitação frente ao cenário de aquecimento global, projeções indicam que os níveis totais de precipitação não serão afetados, porém os indivíduos presentes nessas regiões sazonais experimentarão secas com maior duração (IPCC 2019), de forma que a precipitação total será concentrada no período chuvoso. Dessa maneira, serão somados os efeitos de altas temperaturas com os efeitos causados pela escassez hídrica. Acredita-se que as plantas presentes em sistemas tropicais sazonais serão severamente afetadas, visto que tais sistemas são acompanhados por uma estação seca bem definida, e que períodos maiores de seca afetarão a disponibilidade hídrica e nutricional do solo, causando perda de turgidez e fechamento estomático (Goldstein et al.

1986), assim acarretando em declínio significativo das taxas fotossintéticas, produtividade e crescimento das espécies vegetais nestes sistemas (Prior et al. 2004; Rossatto et al. 2009).

As previsões de aumento da temperatura média nos trópicos indicam que as plantas desses sistemas poderão ser expostas a temperaturas acima da faixa ótima para funções fisiológicas, principalmente para fenômenos bioquímicos como a fotossíntese, pois é bem conhecido que o aparato fotossintético, por estar nas folhas e exposto às condições da atmosfera, é facilmente afetado por mudanças de temperaturas (Björkman 1975; Berry e Björkman, 1980; Sánchez-Gómez et al. 2006; Ducruet et al. 2007; Niu et al. 2014). Estudos clássicos indicam que, para as funções fotossintéticas de plantas tropicais temos o intervalo considerado adequado para funcionamento entre temperaturas de 18°C e 30°C, temperaturas além dessa faixa causam aquecimento foliar (intervalo entre 30°C e 40°C de acordo com Berry e Björkman 1980; Ducruet et al. 2007), causando decréscimos significativos na capacidade fotossintética. Temperaturas superiores (acima de 40°C) acarretariam em superaquecimento foliar, estresse térmico e danos irreversíveis às espécies que não possuem características para tolerar altas temperaturas (Corlett 2011; Sastry et al. 2018), diminuindo severamente as taxas fotossintéticas, crescimento, produtividade e sobrevivência destas espécies (Berry e Björkman 1980). Porém, altas temperaturas favoreceriam espécies com capacidade de tolerar tais temperaturas elevadas (Berry e Björkman 1980; Sastry et al. 2018).

A exposição a temperaturas elevadas pode causar danos irreversíveis ao aparato fotossintético, onde a ação enzimática é perdida e funções da membrana do cloroplasto são alteradas, aumentando a fluidez das membranas lipídicas, podendo também acarretar colapso da integridade celular (ver Berry e Björkman 1980). O fotossistema II (PSII) é a estrutura da cadeia transportadora de elétrons mais sensível às modificações na temperatura ambiental, podendo sofrer danos irreversíveis (Qiu e Lu 2003), assim como o complexo gerador de oxigênio (CGO). A exposição a temperaturas além da faixa ótima acarreta ao complexo gerador de oxigênio um desbalanço entre o fluxo de elétrons do CGO para a região aceptora de elétrons do PSII em direção ao centro de reação do fotossistema I (PSI, De Ronde et al. 2004), esse rompimento no transporte de elétrons faz com que haja uma maior proporção de elétrons excitados sendo desperdiçados, o que pode ser detectado pelo aumento na emissão de fluorescência da clorofila (Yamane et al. 2000). O aumento da fluorescência provocado pela exposição da folha a altas temperaturas é acarretado pela perturbação no transporte de elétrons (Yamane et al. 2000) e a dissociação dos receptores Q_A e Q_B (Bukhov et al. 1990), dessa maneira, a razão entre a fluorescência da clorofila variável e a fluorescência máxima ($F_v:F_m$) e a fluorescência base (F_0) são parâmetros

fisiológicos que podem ser usados para medir a tolerância fotossintética à altas temperaturas (Yamada et al. 1996).

Plantas apresentam diferentes mecanismos, inclusive adaptações evolutivas para sobreviver em ambientes com altas temperaturas (Leigh et al. 2017). Certas espécies podem ser mais ou menos termotolerantes de acordo com vários aspectos morfológicos, sendo a área foliar específica (AFE) um parâmetro morfológico relacionado a espessura de certos tecidos foliares, e uma característica importante para se entender termotolerância (Godoy et al. 2011). Alguns estudos demonstram uma relação negativa entre a termotolerância do PSII e área foliar específica, indicando que folhas que apresentam valores menores de AFE (mais espessas, portanto) são mais tolerantes a altas temperaturas, apresentando valores altos de $F_v:F_m$ mesmo após exposição a altas temperaturas (Knight e Ackerly 2003; Sastry et al. 2018). Adicionalmente, alguns estudos relacionam a termotolerância com a fenologia da espécie, mais precisamente o hábito foliar (ver Sastry e Barua, 2017). É demonstrado que espécies perenes apresentam maior tolerância a altas temperaturas quando são comparadas às espécies decíduas, principalmente por apresentarem menores valores de AFE (Sastry e Barua 2017). Essa capacidade pode estar associada a ampla gama de condições ambientais que folhas perenes experimentam ao longo da sua vida útil (Eamus 1999), portanto, tendo mecanismos bioquímicos para lidar com a exposição a diferentes temperaturas.

A partir da mensuração do grau de capacidade de termotolerância foliar (medidas de $F_v:F_m$ após exposição a altas temperaturas) pode-se encontrar plantas com maior ou menor grau de termotolerância (Leigh et al. 2017). Estudos recentes que analisaram a capacidade de espécies florestais tropicais de tolerarem o calor relatam que temperaturas superiores a 40°C – faixa de variação de 44,5 e 51,0°C – são responsáveis por danos irreversíveis aos aparatos fotossintéticos das plantas arbóreas de florestas tropicais ao redor do mundo (Sastry et al. 2018; Tiwari et al. 2020). Logo, temperaturas acima de 40°C causariam superaquecimento foliar, declínio nas funções fotossintéticas do PSII, diminuindo severamente as taxas de fotossíntese, crescimento, produtividade e sobrevivência das espécies vegetais de ambientes tropicais (Berry e Björkman 1980; Ducruet et al, 2007). À medida que o aquecimento global atua elevando a temperatura média global, as espécies vegetais que estiverem aptas a sobreviver nas novas condições climáticas de temperatura serão favorecidas em termos de captação de carbono (Franco et al. 2014). Desta maneira, torna-se importante a compreensão das respostas funcionais foliares frente às alterações de temperatura devido aos cenários propostos pelo IPCC.

Aquecimento global e os sistemas sazonais tropicais

Dentro das escalas regionais da paisagem encontramos formações savânicas e florestais formando mosaicos de vegetações distintas nas regiões tropicais sazonais, onde diferentes disponibilidades de água, nutrientes e frequência de distúrbios moldam a distribuição e a composição desses dois tipos de vegetações (Furley 1992). Para exemplificar essa grande variação, no Brasil podemos citar domínios tão distintos como a Mata Atlântica e o Cerrado, com vegetações fazendo parte de sistemas tropicais sazonais (Veloso et al. 1991; Ribeiro e Walter 2008).

O Cerrado, conhecido como a savana brasileira, é o segundo maior bioma em área de distribuição no continente Sul Americano, sendo caracterizado principalmente por sua sazonalidade, já que apresenta um período de seca anual normalmente ocorrente no período entre maio a setembro, sendo uma das principais características determinantes do funcionamento das espécies ali existentes, aliada ao regime de incêndios, tipo de solo e topografia (Eiten 1972; Oliveira Filho e Ratter 2002). A estação seca é caracterizada por altas irradiâncias, elevadas temperaturas e baixa umidade relativa, relacionada a escassez hídrica nas camadas superficiais do solo (Franco 2002). O Cerrado apresenta diferentes fitofisionomias ao longo de sua distribuição, formando um mosaico de vegetações onde estão presentes formações campestres constituídas principalmente de gramíneas com metabolismo C₄, formações savânicas que apresentam em sua maioria gramíneas C₄, além de herbáceas, arbustos e arbóreas com metabolismo C₃ e formações florestais compostas por arbóreas exclusivas de metabolismo C₃ (Ribeiro e Walter 2008). As formações vegetacionais do Cerrado diferem na composição e também em seu funcionamento, e isso está associado à frequência de fogo que é um fator determinante das fisionomias de savana e sua composição de espécies, assim como a herbivoria, tipos de solos, relevos e a precipitação sazonal (Oliveira Filho e Ratter 2002; Gottsberger e Silberbauer-Gottsberger 2006; Parr et al. 2014; Durigan e Ratter 2016).

É bem conhecido que a modificação no regime de fogo por ações antropogênicas vem acarretando influências sobre as populações de plantas e a estrutura das comunidades savânicas (Hoffmann 1996; Munhoz e Amaral 2010; Sato, Miranda e Maia 2010, Abreu et al. 2017). A supressão de incêndios tem levado ao aumento da densidade vegetal e perdas de biodiversidade, onde a vegetação florestal avança sobre regiões de savana típica substituindo as espécies vegetais nativas de savanas, especialmente as herbáceas (Coutinho 1990; Bond e Parr 2010; Hoffmann et al. 2012; Abreu et al. 2017). Na ausência de fogo o aparecimento de uma vegetação alta e uniforme tem substituído as vegetações

savânicas típicas em muitos locais, causando o adensamento dessa fitofisionomia (Pinheiro e Durigan 2009; Pinheiro, Azevedo e Monteiro 2010; Abreu et al. 2017), o que diminui a incidência de luz no ambiente e muda a estruturação do ecossistema (Pinheiro et al. 2016, Abreu et al. 2017).

Frequentemente, as invasões de espécies florestais nos ambientes savânicos se dão pelo contato direto entre as formações savânicas e as formações florestais (Durigan e Ratter 2006). No Brasil, as invasões de espécies florestais em direção a áreas de vegetação savânica do Cerrado são provocadas por espécies lenhosas de fisionomias florestais associadas ao mesmo, como o cerradão e a mata de galeria (Durigan e Ratter 2006; Pinheiro e Durigan 2009). Porém, nas regiões de ecótono ao sul da distribuição do Cerrado, essa invasão pode se dar por espécies lenhosas de florestas tropicais pluviais (Durigan e Ratter 2006). É recorrente, por exemplo, que em áreas de transição no estado de São Paulo, as formações distintas de Cerrado e da Mata Atlântica dividam a paisagem em escalas locais e regionais (Siqueira e Durigan 2007).

O domínio da Mata Atlântica se estende por todo o litoral brasileiro, ocorrendo assim sob uma grande diversidade de climas e relevos, o que ocasiona grande variedade de formações florestais como a floresta ombrófila densa, ombrófila mista, ombrófila aberta, estacional decidual e estacional semidecidual (Veloso et al. 1991; Campanili e Prochnow 2006). Florestas estacionais semidecíduais são caracterizadas pela presença de árvores de grande porte que perdem de 20 – 50% da sua copa durante a estação seca (Veloso et al. 1991; Oliveira-Filho e Fontes 2000; Campanili e Prochnow 2006). Esse tipo de formação vegetal ocorre com frequência no interior do estado de São Paulo em contato com áreas savânicas (Durigan et al. 1999; Durigan e Ratter 2006) onde, na ausência de fatores que barram a expansão florestal em ambientes abertos, como o fogo, espécies florestais invadem com sucesso as fisionomias abertas causando adensamento (Durigan e Ratter 2006).

A compreensão das causas que comandam a distribuição de espécies florestais e da savana tem importantes implicações no manejo dos ecossistemas savânicos mundiais, especialmente porque as florestas estão expandindo com grande rapidez sobre os sistemas savânicos (Silva et al. 2008; Hoffman et al. 2012; Murphy e Bowman 2012; Abreu et al. 2017; Stevens et al. 2017, Rosan et al. 2019). Sabe-se que o sucesso na invasão de espécies florestais em sistemas savânicos se dá pela ausência de fogo no sistema (Durigan e Ratter, 2006; Hoffmann et al. 2012) aliado a atributos fisiológicos de plantas florestais que conferem a estas rápida ocupação e altas taxas de sobrevivência como, por exemplo, maior crescimento (Rossatto et al. 2009), maiores taxas fotossintéticas durante o período da

estação chuvosa (Rossatto et al. 2013) e controle hídrico sazonal muito semelhante a espécies do Cerrado (Hao et al. 2008, Rossatto et al. 2013). Tais características funcionais afetam também a diversidade de espécies dos sistemas savânicos, pois um aumento da densidade de espécies arbóreas influencia na disponibilidade espacial e temporal de recursos luminosos (Rossatto e Rigobelo 2016), selecionando a comunidade de espécies herbáceas (Pinheiro et al. 2016) devido seus atributos morfológicos e fisiológicos selecionados para ambientes com alta luminosidade (Rossatto et al. 2018).

Num contexto de cenário de mudanças climáticas globais, tendo em vista a questão do aumento da temperatura, as espécies de plantas de formações florestais poderiam ser desfavorecidas por uma drástica diminuição em suas taxas fotossintéticas, especialmente porque estas plantas de origem florestal tendem a apresentar maiores valores de AFE (Hoffmann et al. 2005, Vitória et al. 2019), que teoricamente confere uma menor capacidade de termotolerância (Sastry et al. 2018). Assim, altas temperaturas poderiam atuar diretamente diminuindo esse processo de expansão de espécies arbóreas florestais em áreas de cerrado típico, por exemplo (Franco et al. 2014). Assim, estudos que levem em conta comparações entre a capacidade de termotolerância em folhas de espécies de savana e de floresta trarão importantes informações sobre a possibilidade de uma limitação para espécies florestais e manutenção de áreas savânicas, considerando apenas a questão do aumento da temperatura. De fato, há pouquíssimos relatos científicos sobre o efeito de altas temperaturas no funcionamento do aparato fotossintético foliar nas espécies típicas dos sistemas sazonais brasileiros (Tiwari et al. 2020; Araújo et al. 2021), de forma que se torna importante a compreensão destas respostas funcionais frente ao aquecimento global (Franco et al. 2014).

Portanto, este trabalho pretende expandir nosso conhecimento a respeito das respostas de termotolerância de plantas arbóreas de Cerrado (entre formações savânicas e florestais, considerando formações como cerrado típico e cerradão) e também de espécies arbóreas da Mata Atlântica (entre formações savânicas e florestais, no caso, espécies presentes em floresta estacional semidecidual). Investigamos aqui se espécies florestais presentes em cerradão e em floresta estacional semidecidual teriam menor capacidade de termotolerância a altas temperaturas em comparação às espécies típicas de savanas (cerrado típico), o que limitaria a sobrevivência e expansão das espécies florestais sobre áreas savânicas no futuro cenário previsto de aquecimento global.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abreu RCR, Hoffmann WA, V HL, Pilon NA, Rossatto DR, Durigan G (2017). The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Science Advances*, 3, E1701284.
- Araújo I, Marimon BS, Scalon MC, Fauset S, Junior BHM, et al. (2021). Trees at the Amazonia-Cerrado transition are approaching high temperature thresholds. *Environmental Research Letters*, 16 (3), 034047.
- Berry JA, Björkman O (1980). Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 31, 491–543.
- Björkman O (1975). Photosynthetic responses of plants from contrasting thermal environments. Thermal stability of the photosynthetic apparatus in intact leaves. *Carnegie Inst. Washington Yearb*, 74, 748-751.
- Bond WJ, Parr CL (2010). Beyond the forest edge: ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. *Biological Conservation*, 143, 2395-2404.
- Bukhov NG, Sabat SCL; Mohanty P (1990). Analysis of chlorophyll a fluorescence changes in weak light in heat-treated *Amaranthus* chloroplasts. *Photosynthesis Research*, 23, 81-87.
- Campanili M, Prochnow M (2006). *Mata Atlântica - Uma Rede pela Floresta*. Brasília: RMA.
- Corlett RT (2011). Impacts of warming on tropical lowland rainforests. *Trends in Ecology and Evolution*, 26, 606-613.
- Coutinho LM (1990). Fire in the ecology of the brazilian cerrado. Fire in the tropical biota – ecosystem processes and global challenges (Ed.J.G. Goldammer). Springer Verlag, Berlin: Ecological Studies, 8, 82-105.
- De Ronde JA, Cress WA, Krüger GHJ, Strasser RJ, Van Staden J (2004). Photosynthetic response of transgenic soybean plants, containing an *Arabidopsis* P5CR gene, during heat and drought stress. *Journal of Plant Physiology*, 161, 1211-1224.

- Ducruet J, Peeva V (2007). Chlorophyll thermofluorescence and thermoluminescence as complementary tools for the study of temperature stress in plants. *Photosynthesis Research*, 93, 159-171.
- Durigan G, Bacic MC, Franco GADC, Siqueira MF de. (1999). Inventário florístico do cerrado na Estação Ecológica de Assis, SP. *Hoehnea*, 26, 149-172.
- Durigan G, Ratter JA (2006). Successional changes in cerradão and cerrado/forest ecotonal vegetation in western São Paulo State, Brazil, 1962-2000. *Edinburgh Journal of Botany*, 63 (1), 119-130.
- Durigan G, Ratter JA (2016). The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. *Journal of Applied Ecology*, 53 (1), 11-15.
- Eamus D (1999). Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 11-16.
- Eiten G (1972). The Cerrado Vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38, 201.
- Franco AC (2002). Ecophysiology of woody plants. In: Oliveira Ps, Marquis Rj (Eds) *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. Columbia University Press, 178-197.
- Franco AC, Rossatto DR, De Carvalho Ramos Silva L, Da Silva Ferreira C. (2014). Cerrado vegetation and global change: the role of functional types, resource availability and disturbance in regulating plant community responses to rising co2 levels and climate warming. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 26 (1), 19-38.
- Furley PA (1992). Edaphic changes at the forest-savanna boundary with particular reference to the neotropics. In: Furley, P. A., Proctor, J. & Ratter, J.A. (eds.) *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. Chapman & Hall. London, 91-117.
- Godoy O, De Lemos-Filho JP, Valladares F (2011). Invasive species can handle higher leaf temperature under water stress than mediterranean natives. *Environmental and Experimental Botany*, 71 (2), 207-214.

Goldstein G, Sarmiento G, Meinzer F (1986). Patrones diarios y estacionales en las relaciones hídricas de árboles siempreverdes de la sabana tropical. *Acta Oecologica/Oecologia Plantarum*, 7, 107-119.

Gottsberger G, Silberbauer-Gottsberger I (2006). *Life in the Cerrado: A South American tropical seasonal ecosystem. Vol I Origin, Structure, Dynamics and Plant Use*. Reta Verlag, 280.

Hansen J, Sato M, Ruedy R (2012). Perception of climate change. *PNAS of The United States of America*, 109, E2415-E2423.

Hao GY, Hoffmann WA, Scholz FG, Bucci SJ, Meinzer FC, Franco, et al. (2008). Stem and leaf hydraulics of congeneric tree species from adjacent tropical savanna and forest ecosystems. *Oecologia*, 155 (3), 405-415.

Hoffmann WA (1996). The effect of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *Journal of Ecology*, 84, 383–393.

Hoffmann WA, Franco AC, Moreira MZ, Haridasan M (2005). Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology*, 19 (6), 932-940.

Hoffmann WA, Geiger EL, Gotsch SG, Rossatto DR, et al. (2012) Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology Letters* (Print), 15, 759-768.

IPCC (2007). Summary for Policymakers. In Parry ML, Canzianik OF, Palutikof JP Van Der Linden PJ, e Hanson CE (Eds.), *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of working Group II to The Fourth Assessment Report of The Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, 7-22.

IPCC (2014). Summary for policymakers. In: field, C.B., Barros, V.R., Dokken,D.J. (eds.), *Climate change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability. Part: global and sectoral aspects. Contribution of working group ii to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Cambridge University Press, 1-32.

IPCC (2019). Chapter 1: Framing and Context. In Idris, I. E.; Fischlin A.; Gao, X. (Eds.), Global Warming of 1.5 °C. Contribution of working group i, ii and iii to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press, 51-91.

Knight CA, Ackerly DD (2003). Evolution and plasticity of photosynthetic thermal tolerance, specific leaf area and leaf size: congeneric species from desert and coastal environments. *New Phytologist*, 160, 337-347.

Leigh A, Sevanto S, Close JD, Nicotra AB (2017). The influence of leaf size and shape on leaf thermal dynamics: does theory hold up under natural conditions? *Plant, Cell & Environment*, 40, 237-248.

Malhi Y, Gardner TA, Goldsmith GR, Silman MR, Zelazowski P (2014). Tropical forests in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources*, 39, 125-159.

Munhoz CBR, Amaral AG (2010). Efeito do fogo no estrato herbáceo-subarbustivo do cerrado. Efeitos do regime do fogo sobre a estrutura de comunidades de cerrado: projeto fogo (org. Ed. H.s. Miranda), Ibama, 93-102.

Murphy BP e Bowman DM (2012). What controls the distribution of tropical forest and savanna? *Ecology Letters*, 15 (7), 748-758.

Niu S, Luo Y, Li D, Smith MD (2014). Plant growth and mortality under climatic extremes: an overview. *Environmental and Experimental Botany*, 98, 13-19.

Oliveira Filho AT, Fontes MAL (2000). Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica*, 32, 793-810.

Oliveira Filho AT, Ratter JA (2002). Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado Biome. In: Oliveira, P. S. and Marquis, R. J. (Eds.). *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. Columbia University Press, 91-120.

Parr CL, Lehmann CER, Bond WJ, Hoffmann WA, Andersen AN (2014). Tropical grassy biomes: misunderstood, neglected, and under threat. *Trends in Ecology & Evolution*, 29, 205-213.

- Pinheiro ES, Durigan G (2009). Dinâmica Espaço-Temporal (1962-2006) Das Fitofisionomias Em Unidade De Conservação Do Cerrado No Sudeste Do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 32, 441-454.
- Pinheiro LFS, Kolb RM, Rossatto DR (2016). Changes in irradiance and soil properties explain why typical non-arboreal savanna species disappear under tree encroachment. *Australian Journal of Botany* (Print), 64 (4), 333-341.
- Pinheiro MHO, Azevedo TSD, Monteiro R (2010). Spatial-Temporal distribution of fire-protected savanna physiognomies in Southeastern Brazil. *Anais Da Academia Brasileira De Ciências*, 82, 379-395.
- Prior LD, Bowman DMJS, Eamus D (2004). Seasonal differences in leaf attributes in Australian tropical tree species: family and habitat comparisons. *Functional Ecology*, 18, 707-718.
- Qiu N, Lu C (2003). Enhanced tolerance of photosynthesis against high temperature damage in salt-adapted halophyte *Atriplex centralasiatica* plants. *Plant, Cell and Environment* 26, 1137-1145.
- Ribeiro JF, Walter BMT (2008). As principais fitofisionomias do Bioma Cerrado. In.: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF. *Ecologia e flora*. Brasília: EMBRAPA, 1, 152-212.
- Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421 (6918), 57-60.
- Rosan TM, Aragão LEOC, Oliveras I, Phillips OL, Malhi Y, et al. (2019). Extensive 21st-century woody encroachment in South America's savanna. *Geophysical Research Letters*, 46, 6594-6603.
- Rossatto DR, Araújo PE de, Porfírio da Silva BH, Franco AC (2018). Photosynthetic responses of understory savanna plants: Implications for plant persistence in savannas under tree encroachment. *Flora*, 240, 34-39.

Rossatto DR, Hoffmann WA, Franco AC (2009). Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest–savanna boundary. *Functional Ecology*, 23 (4), 689-698.

Rossatto DR, Hoffmann WA, Ramos Silva LC, Haridasan M, Sternberg LSL, Franco AC (2013) Seasonal variation in leaf traits between congeneric savanna and forest trees in Central Brazil: implications for forest expansion into savanna. *Trees* (Berlin. Print), 27, 1139-1150.

Rossatto DR, Rigobelo EC (2016). Tree encroachment into savannas alters soil microbiological and chemical properties facilitating forest expansion. *Journal of Forestry Research*, 27(5), 1047-1054.

Sánchez-Gómez D, Valladares F, Zavala MA (2006). Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytologist*, 170, 795-806.

Sastry A, Guha A, Barua D (2018). Leaf thermotolerance in dry tropical forest tree species: relationships with leaf traits and effects of drought, *AoB Plants*, 10, plx070.

Sastry A., Barua D (2017). Leaf thermotolerance in tropical trees from a seasonally dry climate varies along the slow-fast resource acquisition spectrum. *Scientific Reports*, 7, 11246.

Sato MN, Miranda HS, Maia JMF (2010). O fogo e o estrato arbóreo do cerrado: efeitos imediatos e de longo prazo. Efeitos do regime do fogo sobre a estrutura de comunidades de cerrado: projeto fogo (Org Ed. H.S. Miranda), Ibama, 77-91.

Silva LCR, Sternberg L, Haridasan M, Hoffmann WA, et al. (2008). Expansion of gallery forests into central Brazilian savannas. *Global Change Biology*, 14 (9), 2108-2118.

Siqueira MFD e Durigan G (2007). Modelagem da distribuição geográfica de espécies lenhosas de cerrado no Estado de São Paulo. *Brazilian Journal of Botany*, 30 (2), 233-243.

- Song L, Chow WS, Sun L, Li C, Peng C (2010). Acclimation of photosystem ii to high temperature in two wedelia species from different geographical origins: implications for biological invasions upon global warming. *Journal of Experimental Botany*, 61 (14), 4087-4096.
- Stevens N, Lehmann CER, Murphy BP, Durigan G (2017). Savanna woody encroachment is widespread across three continents. *Global Change Biology*, 23, 235-244.
- Tiwari R, Gloor E, Cruz W JA, et al. (2020). Photosynthetic quantum efficiency in south-eastern Amazonian trees may be already affected by climate change. *Plant Cell and Environment*, 43, 1-12.
- Veloso HP, Rangel Filho ALR, Lima JCA (1991). *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. Rio de Janeiro: CDDI Departamento de Editoração, 123.
- Vitória AP, Alves LF, Santiago LS (2019). Atlantic forest and leaf traits: an overview. *Trees*, 33 (6), 1535-1547.
- Yamada M, Hidaka T, Fukamachi H (1996). Heat tolerance in leaves of tropical fruit crops as measured by chlorophyll fluorescence. *Scientia Horticulturae*, 67, 39-48.
- Yamane Y, Shikanai T, Kashino Y, Koike H, Satoh K (2000). Reduction of Qa in the dark: another cause of fluorescence fo increases by high temperatures in higher plants. *Photosynthesis Research*, 63, 23-34.