
**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.

OBJETIVOS

Este trabalho teve por objetivo comparar a termotolerância de espécies arbóreas de Cerrado e da Mata Atlântica. Este estudo foi dividido em duas abordagens distintas, formando dois capítulos. No capítulo I, nosso objetivo foi comparar a termotolerância de espécies do Cerrado ocorrendo em duas formações vegetais distintas, porém localizadas lado a lado numa escala local, sendo o cerrado típico e o cerradão (formação savânica e formação florestal, respectivamente). No segundo capítulo, o objetivo foi comparar a termotolerância de espécies arbóreas de Cerrado e de Mata Atlântica (cerrado típico e floresta estacional semidecidual, respectivamente), que apesar de serem formações vegetais distintas, têm padrões sazonais de temperatura semelhantes. Com isso, nosso objetivo geral foi obter informações sobre a capacidade de termotolerância de formações savânicas e florestais discutindo sobre os efeitos do aumento de temperatura como potencial fator na distribuição destes grupos.

HIPÓTESES

As hipóteses testadas no presente estudo foram:

Capítulo I - Termotolerância em espécies arbóreas do cerrado típico e do cerradão.

1) Dentro do Cerrado e suas formações vegetais distintas, espécies típicas de cerrado típico (formação savânica) seriam mais termotolerantes que as espécies nativas de cerradão (formação florestal)?

R - Esperamos que espécies arbóreas de cerrado típico sejam mais termotolerantes quando comparadas às espécies arbóreas de cerradão, o que diminuiria a capacidade de expansão das espécies florestais, já que estas não seriam favorecidas diante de cenários futuros de aquecimento.

2) A característica de termotolerância foliar estaria relacionada a área foliar específica (AFE) e a espessura da folha, onde espécies com maior termotolerância apresentariam menor AFE e assim, maior espessura foliar?

R - Esperamos que as espécies mais termotolerantes sejam as espécies que apresentem menor AFE e maior espessura foliar, o que de acordo com a literatura serão as espécies de formações savânicas de cerrado típico.

3) O hábito foliar, independentemente da formação vegetal, influenciaria na termotolerância foliar frente a altas temperaturas?

R - Esperamos que espécies arbóreas perenes sejam mais termotolerantes que espécies decíduas, pois ao longo da vida útil da folha, esta teria sido exposta a uma variedade de temperaturas extremas, o que demonstraria o favorecimento de espécies perenes em cenários de aquecimento global.

Capítulo II - Termotolerância foliar de espécies arbóreas de cerrado típico e de floresta estacional semidecidual.

1) Dentre os dois sistemas sazonais distintos, espécies de cerrado típico (formação savânica do Cerrado) seriam mais termotolerantes que as espécies nativas de floresta estacional semidecidual (formação florestal da Mata Atlântica)?

R - Esperamos que espécies arbóreas de cerrado típico sejam mais termotolerantes quando comparadas às espécies arbóreas de floresta estacional semidecidual, o que poderia diminuir a atual capacidade de expansão de espécies florestais sob ambientes savânicos, não havendo assim o favorecendo do grupo florestal frente cenários futuros de aquecimento global.

2) A característica de termotolerância foliar estaria relacionada a área foliar específica (AFE) e à espessura da folha, onde espécies com maior termotolerância apresentariam menor AFE e assim, maior espessura?

R - Esperamos que as espécies mais termotolerantes sejam as espécies que apresentam menor AFE e maior espessura foliar, o que de acordo com a literatura serão as espécies de formações savânicas presentes no cerrado típico.

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.

CAPÍTULO I

TERMOTOLERÂNCIA EM ESPÉCIES ARBÓREAS DO CERRADO TÍPICO E DO CERRADÃO

INTRODUÇÃO

A sazonalidade climática é um importante fator ambiental afetando o funcionamento e a estruturação de ecossistemas ao redor do mundo, sendo as savanas e as florestas tropicais exemplos de sistemas sazonais que abrangem áreas significativas da superfície terrestre nos continentes sul americano e africano (Scholes e Archer 1997). Savanas tropicais são caracterizadas por apresentarem uma cobertura continua de gramíneas C4 e uma quantidade variável de plantas arbóreas C3, e essa variação descontinua na cobertura de lenhosas é que dá origem ao mosaico de fisionomias vegetais presentes nesse sistema (Beerling e Osborne 2006; Parr et al. 2014). Associadas às formações savânicas temos frequentemente formações florestais, que se caracterizam pela alta densidade de espécies arbóreas havendo assim a formação de dossel, o que diminui drasticamente a disponibilidade luminosa nos estratos herbáceos (Ribeiro e Walter 2008). No Brasil, os sistemas savânicos são representados pelo Cerrado que ocupava originalmente aproximadamente 23% do território do país.

Caracterizado por um período de seca sazonal (maio a setembro, Eiten 1972), o Cerrado é constituído por um diversificado leque de espécies vegetais com distintas características funcionais e morfológicas, onde estão presentes espécies decíduas e perenes (Eiten 1972). Esse complexo mosaico de vegetações é constituído por formações campestres como o campo limpo, savânicas como o cerrado típico e florestais como o cerradão (Ribeiro e Walter 2008). A grande variedade de formações vegetais se dá devido à ocorrência do bioma sob uma grande variedade de tipos de solo, relevo e clima (Oliveira Filho e Ratter 2002), aliados a ocorrência da precipitação sazonal e frequência de fogo, que são importantes fatores que estruturam a comunidade de lenhosas e gramíneas no sistema (Parr et al. 2014).

Dentro de escalas regionais, as distintas formações vegetais do Cerrado dividem a paisagem formando barreiras abruptas, mas que não são fixas (Cole 1992); dessa forma, mudanças ambientais e antrópicas podem alterar as fronteiras dentro desse mosaico de vegetações (Solbrig et al. 1996). Mudanças no regime de fogo, como por exemplo a diminuição da ocorrência deste evento, podem facilitar a introdução de espécies lenhosas de fisionomias florestais (como o cerradão) dentro de ambientes com fisionomias savânicas (Sankaran et al. 2005; Durigan e Ratter, 2006; Lehmann et al. 2014, Stevens et al. 2016) modificando a cobertura vegetal local e alterando severamente a estrutura da comunidade presente (Hoffmann 1996; Hoffmann et al. 2009). Tal mudança acarreta o aumento da densidade vegetal e consequentemente perdas de biodiversidade, já que a vegetação florestal pode substituir a vegetação savânica (Coutinho 1990; Bond e Parr 2010).

Mudanças ambientais também vão influenciar as dinâmicas de fronteiras entre formações savânicas e florestais, e o aquecimento global tem se mostrado um importante impulsionador de grandes mudanças. Segundo o Painel Internacional de Mudanças Climáticas (IPCC), o aquecimento global é definido como o aumento combinado das temperaturas médias, sendo estas do ar e da superfície do mar (IPCC 2007; IPCC 2019). É através desses relatórios que se constatou o aumento médio de 1°C na temperatura média global em relação a temperatura média presente no período pré-industrial (considerado de 1850 – 1900) porém, algumas regiões da superfície terrestre já apresentam um aumento de 1,5°C (IPCC 2019). Ainda mais alarmantes são as projeções estatísticas indicando que até o final do século XXI esse aumento será de 3°C a 6°C para os ecossistemas tropicais, incluindo os sistemas savânicos (IPCC 2014; IPCC 2019; Malhi et al. 2014). O aumento expressivo na temperatura média de 3 – 6°C trará alterações severas na disponibilidade de recursos e condições adequadas para as espécies em ambientes naturais (IPCC 2014).

Muitas são as especulações de como os sistemas savânicos seriam afetados pelo aumento de temperatura, especialmente o Cerrado, mas os estudos dentro dessa temática ainda são pouco relatados (Franco et al. 2014). Silva e colaboradores (2008) demonstraram que espécies florestais avançam sobre o cerrado típico em períodos quentes e com altas taxas de precipitação; em contraste, formações savânicas tendem a se expandir às custas de ambientes florestais em períodos frios e secos. Apesar dessa informação, ainda restam muitas dúvidas de como essas formações vegetacionais distintas serão afetadas, principalmente quais seriam as respostas fisiológicas das espécies componentes desses sistemas a esse aumento tão expressivo de temperatura (Franco et al. 2014), visto que espécies vegetais possuem uma faixa ideal térmica para manter suas funções fisiológicas, principalmente a fotossíntese (Björkman 1975) e caso essa faixa seja ultrapassada acarretam-se danos irreparáveis ao metabolismo da planta (Berry e Björkman 1980).

Dentre as funções fisiológicas das plantas, a fotossíntese é a mais sensível a variações na temperatura ambiente, visto que possui uma faixa ideal para seu funcionamento pleno (Björkman 1975). Espécies ocorrendo nos trópicos tem uma faixa de 18°C a 30°C para funcionamento ótimo da fotossíntese, sendo temperaturas muito superiores a este intervalo prejudiciais aos aparatos fotossintéticos, pois são responsáveis por causar o superaquecimento foliar e danos irreversíveis ao metabolismo (Berry e Björkman 1980; Ducruet et al. 2007). Porém, existem espécies que mesmo com o limite térmico teórico sendo ultrapassado continuam mantendo a atividade fotossintética, logo essas espécies são consideradas termotolerantes (Bilger et al. 1984; Smillie e Hetherington 1990). Em contrapartida, plantas que não possuem capacidade para tolerar o calor, quando expostas a altas temperaturas tem o aparato fotossintético prejudicado, sendo o

fotossistema II (PSII) um dos primeiros componentes a ser afetado neste processo (Qiu e Lu 2003). O excesso de temperatura causa o descarregamento das proteínas carreadoras (Qa, Qb), inativando assim o fluxo de elétrons do PSII para o fotossistema I (PSI, Bilger et al. 1984; Smillie e Hetherington 1990; Yamane et al. 2000), afetando severamente as taxas de crescimento e de sobrevivência das plantas expostas às altas temperaturas e que não possuem capacidade para tolerá-las (Berry e Björkman 1980).

Estudos anteriores indicam que espécies presentes em sistemas savânicos temperados apresentam uma termotolerância menor (queda de 50% da atividade fotossintética a partir de 45°C, Zhang et al. 2012) quando comparada às espécies presentes em fisionomias florestais, como as espécies arbóreas do estudo de Sastry et al. (2018) que apresentaram maior termotolerância (queda de 50% de atividade fotossintética somente a partir de 47,5°C). A nível global há pouquíssimos estudos de como a termotolerância pode se diferenciar entre distintas formações vegetais, levando em conta ainda possíveis relações entre a capacidade de tolerar o calor com características morfológicas e fenológicas dos grupos analisados (Tiwari et al. 2020).

A característica fisiológica de termotolerância, em alguns estudos, está associada a características morfológicas (Knight e Ackerly 2003; Godoy et al. 2011; Sastry et al. 2018) e fenológicas (Sastry e Barua 2017). Sastry e colaboradores (2018) encontraram relação entre a capacidade de termotolerância e a área foliar específica (AFE) para espécies arbóreas de florestas sazonalmente secas na Índia, de forma que quanto menor a AFE a planta apresentava, maior era sua termotolerância. No entanto, Zhang et al. (2012) não observaram relação entre a capacidade de tolerar altas temperaturas com a AFE em sistemas savânicos temperados. Em contrapartida, Sastry e Barua (2017) encontraram uma relação entre termotolerância e o hábito foliar para plantas de floresta sazonalmente seca na Índia, onde o grau de decíduidade foi altamente associado a tolerar ou não altas temperaturas. Espécies decíduas perdem grande parte do dossel durante a estação seca como uma estratégia para lidar com o estresse hídrico (Eamus 1999), apresentam maiores valores de AFE (Franco et al. 2005), menor vida útil foliar (Eamus 1999) e menor termotolerância quando expostas as altas temperaturas (Sastry e Barua, 2017). Em compensação, espécies perenes mantem a maior parte de sua copa ao longo do ano apresentando maior tempo de vida útil das folhas, maior investimento estrutural foliar (Eamus 1999; Wright et al. 2005; Fu et al. 2012), maior tolerância à seca (Markesteijn et al. 2011) e a altas temperaturas (Sastry e Barua, 2017).

Diante de todas as informações anteriores, o presente estudo busca analisar a termotolerância de espécies presentes em formações savânicas, no caso, o cerrado típico, e em formações florestais, no caso de estudo, o cerradão. Assim, buscamos entender se

existem diferenças na capacidade de termotolerância entre espécies savânicas e florestais, e quais seriam as implicações destas diferenças para ditar a dinâmica de fronteira entre estes sistemas. Esperamos encontrar espécies savânicas (cerrado típico) com maior termotolerância foliar em relação a espécies típicas de cerrado, visto que tais espécies seriam favorecidas em ambientes mais quentes por suas características morfológicas. Buscamos relacionar a termotolerância dos grupos distintos com características morfológicas (como a AFE e a espessura da folha), de forma que presumimos encontrar uma relação negativa entre atributos morfológicos e a termotolerância foliar.

Adicionalmente, testamos se o hábito foliar influenciaria na termotolerância, independentemente da vegetação. De acordo com a literatura citada acima presumimos que espécies arbóreas perenes sejam mais termotolerantes que espécie decíduas, pois ao longo da vida útil da folha esta teria sido exposta a uma variedade de temperaturas extremas, o que lhe conferiria maior termotolerância, levando ao favorecimento de espécies perenes em cenários de aquecimento global.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O presente estudo foi realizado na Estação Ecológica de Assis (EEA), localizada a 12 km da sede do Município de Assis, na região sudoeste do Estado de São Paulo (22°33'20" S e 50°21'27" W). A estação ecológica se apresenta entre altitudes de 500 a 588m. Segundo a classificação de Köppen, o clima na região da reserva ocorre numa transição entre Cwa e Cfa, dessa maneira, apresenta chuvas concentradas no verão, com uma precipitação média anual ao redor de 1.400 mm, tendo temperaturas médias ao redor de 22°C. Durante o período chuvoso, as temperaturas máximas podem chegar até 35°C (Durigan et al. 1999). Os solos são geralmente latossolos arenosos, ácidos e de baixa fertilidade (Juhász et al. 2006). A reserva apresenta formações vegetais de Cerrado, onde são encontradas fisionomias savânicas (cerrado típico) e fisionomias florestais (cerradão) (Durigan et al. 1999). A EEA é uma das principais reservas de Cerrado que passaram por severo adensamento da vegetação devido à ausência do fogo, de modo que vários estudos foram realizados a esse respeito nesta área (ver Durigan e Ratter 2006, Pinheiro et al. 2016, Rossatto e Rigobelo 2016, Pinheiro et al. 2018, Rossatto et al. 2018).

Seleção de espécies

Em dezembro de 2020 (durante a estação chuvosa), para testar diferenças na termotolerância entre espécies do cerrado típico e de cerradão, selecionamos 15 espécies características de cada tipo vegetacional (exclusivas de cada formação) ocorrentes na EEA (Tabela 1), seguindo a abundância de indivíduos em campo, bibliografia especializada para a área (Durigan et al. 1999, Durigan et al. 2004) e tamanho foliar adequado para realização das análises (espécies com presença de folíolos pequenos foram evitadas).

Tabela 1. Espécies lenhosas selecionadas para o estudo de termotolerância em espécies de cerrado típico e de cerrado e seu hábito foliar (de acordo com Souza et al. 2018).

Cerrado Típico		
Família	Espécie	Hábito Foliar
Annonaceae	<i>Annona coriacea</i> Mart.	Perene
Annonaceae	<i>Duguetia furfuracea</i> (A.St.-Hil.) Saff.	Perene
Annonaceae	<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	Perene
Araliaceae	<i>Schefflera vinosa</i> (Cham. & Schltdl.) Frodin & Fiaschi	Perene
Bombacaceae	<i>Eriotheca gracilipes</i> (K. Schum.) A. Robyns	Decídua
Bignoniaceae	<i>Tabebuia aurea</i> (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore	Decídua
Caryocaraceae	<i>Caryocar brasiliense</i> A.St.-Hil.	Decídua
Ebenaceae	<i>Diospyros hispida</i> A.DC.	Decídua
Fabaceae	<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	Perene
Fabaceae	<i>Senna rugosa</i> (G. Don) H.S. Irwin & Barneby	Decídua
Lamiaceae	<i>Aegiphilla integrifolia</i> (Jacq.) Moldenke	Decídua
Malpighiaceae	<i>Byrsonima intermedia</i> A. Juss.	Perene
Melastomataceae	<i>Miconia fallax</i> DC.	Perene
Myrtaceae	<i>Campomanesia adamantium</i> (Cambess.) O. Berg	Decídua
Rubiaceae	<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltdl.) K. Schum.	Decídua
Cerradão		
Família	Espécie	Hábito Foliar
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana catharinensis</i> A.DC.	Perene
Anacardiaceae	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Perene
Asteraceae	<i>Gochnatia polymorpha</i> (Less.) Cabrera	Perene
Combretaceae	<i>Terminalia brasiliensis</i> (Cambess. Ex A. St.-Hil.) Eichler	Decídua
Euphorbiaceae	<i>Mabea fistulifera</i> Mart.	Decídua
Euphorbiaceae	<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	Decídua
Fabaceae	<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Decídua
Fabaceae	<i>Platypodium elegans</i> Vogel	Perene
Fabaceae	<i>Sclerolobium paniculatum</i> Vogel	Decídua
Lauraceae	<i>Ocotea corymbosa</i> (Meisn.) Mez	Perene
Melastomataceae	<i>Miconia ligustroides</i> (DC.) Naudin	Perene
Peraceae	<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill.	Decídua
Primulaceae	<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	Perene
Siparunaceae	<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	Decídua
Vochysiaceae	<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	Perene

Ensaio de tolerância foliar às altas temperaturas

Foram selecionados dois indivíduos adultos de cada espécie, onde foram coletados ramos contendo uma variedade de número de folhas. Os ramos foram levados ao laboratório em sacos plásticos pretos, e colocados em béqueres contendo água destilada. Nestes ramos foram coletadas 8 folhas totalmente expandidas do terceiro ou quarto nó (folhas que expandiram ao final da estação seca anterior, entre julho e outubro de 2020) de cada indivíduo estudado. As folhas coletadas não apresentavam sinal de herbivoria ou outros danos. Primeiramente medimos a fluorescência da clorofila utilizando o analisador portátil de fluorescência (MINI-PAM II; Heinz Walz, Effeltrich, Germany); para isso cada folha foi previamente aclimatada no escuro a $25 \pm 1.52^\circ\text{C}$ por 30 minutos. A fluorescência mínima (F_0) e máxima (F_M) em folhas adaptadas ao escuro foi mensurada. A partir destes dados, foi calculada a razão $F_V:F_M$ (rendimento quântico máximo do fotossistema II) como: $F_V:F_M = (F_M - F_0)/F_M$.

Após a medição inicial, as folhas foram colocadas individualmente em sacos plásticos com fecho (do tipo ziplock), sendo colocada uma folha por temperatura a ser estudada. Todo o ar de dentro dos sacos plásticos foi retirado e estes foram então imersos em um banho termostatzado (Marca Tecnal Modelo TE-2005) onde as folhas foram expostas a diferentes temperaturas (30, 35, 40, 45, 50, 55, 60 e 65°C) por um período de tempo de 40 minutos. Após esse período, medições de $F_V:F_M$ foram novamente tomadas nos fornecendo assim o rendimento quântico máximo do fotossistema II de cada indivíduo analisado a cada temperatura de exposição. O processo foi repedido para cada formação vegetal distinta do Cerrado (cerrado típico x cerradão). Estudos prévios realizados por Curtis et al. (2014) e Sastry et al. (2018) demonstraram a eficiência deste protocolo.

Parâmetros morfológicos

Para relacionar os parâmetros morfológicos com a termotolerância foram tomadas medidas de espessura foliar, área foliar (AF), massa seca e área foliar específica (AFE) em folhas coletadas do mesmo ramo utilizado para realizar as análises de termotolerância. A espessura foliar foi medida usando o paquímetro digital, onde posicionamos bico móvel da ferramenta no limbo foliar (nervuras foram evitadas) e fechamos (sem pressionar), assim foram tomadas as medidas em milímetros de espessura da folha amostrada (3 folhas por indivíduo). Já a AF (cm^2) foi determinada em 3 folhas totalmente expandidas de cada indivíduo amostrado e foi calculada utilizando um scanner de mesa de alta resolução (4800 x 9600dpi) e o software gratuito ImageJ (Abràmoff et al. 2004). AFE foi calculada a partir da

razão entre AF obtida pelo método citado anteriormente, com a massa seca da folha obtida após secagem das folhas em estufa, a 70°C por 3 dias, seguida de pesagem em balança de precisão ($\pm 0,0001$ g).

Análises Estatísticas

Uma curva logística sigmoidal de quatro parâmetros foi ajustada aos dados obtidos de $F_V:F_M$ a diferentes temperaturas para cada espécie, utilizando o software SigmaPlot 11.0 (Sastry et al. 2018). Desta curva foram extraídas equações para determinar os valores de temperatura em que a folha perde 50% de sua capacidade fotossintética (T_{50}). Este parâmetro é amplamente utilizado para indicar o grau de termotolerância em espécies vegetais ao redor do mundo (Knight e Ackerly 2003; Godoy et al. 2011; Sastry e Barua 2017; Sastry et al. 2018). Todos os dados morfológicos e fisiológicos foram testados quanto às premissas de normalidade e homogeneidade de variâncias no mesmo software. Diferenças entre os parâmetros coletados (T_{50} , AFE e espessura foliar) foram comparadas entre os grupos funcionais estudados (cerrado típico x cerradão e perene x decídua) com uma ANOVA de dois fatores, comparando as médias dos parâmetros analisados para cada fisionomia. Relações lineares bi-variadas foram testadas entre os parâmetros morfológicos e o T_{50} utilizando uma regressão linear simples no software SigmaPlot 11.0.

RESULTADOS

As fisionomias estudadas não diferiram quanto a capacidade de suportar altas temperaturas pois não houve efeito do ambiente (cerrado x cerradão) sobre a termotolerância foliar ($F= 0,072$ $P= 0,7911$). Contudo, foi observado efeito do grupo fenológico (perene x decídua, $F= 5,684$ $P= 0,025$) sobre a termotolerância, porém o efeito do ambiente não depende da fenologia foliar, não havendo assim uma interação entre esses parâmetros e a termotolerância ($F= 0,00401$ $P= 0,950$). Desta forma, a capacidade de suportar altas temperaturas não difere entre as fisionomias de Cerrado analisadas (cerrado típico x cerradão) mas a divisão das espécies estudadas de acordo com a fenologia foliar, nos demonstra que espécies perenes são mais termotolerantes que espécies decíduas independentemente do ambiente.

Termotolerância foliar

Os valores de $F_V:F_M$ foram similares entre as espécies comparadas na faixa de 25°C e 40°C, com valores ao redor de 0,800 para essa faixa de temperatura (Fig. 1). Entretanto, a partir de 40°C houve um declínio acentuado dos valores de $F_V:F_M$ (Fig. 1), sendo reduzidos a valores muito próximos de zero a partir de 55°C para as espécies arbóreas tanto de cerrado típico como de cerradão (Fig. 1).

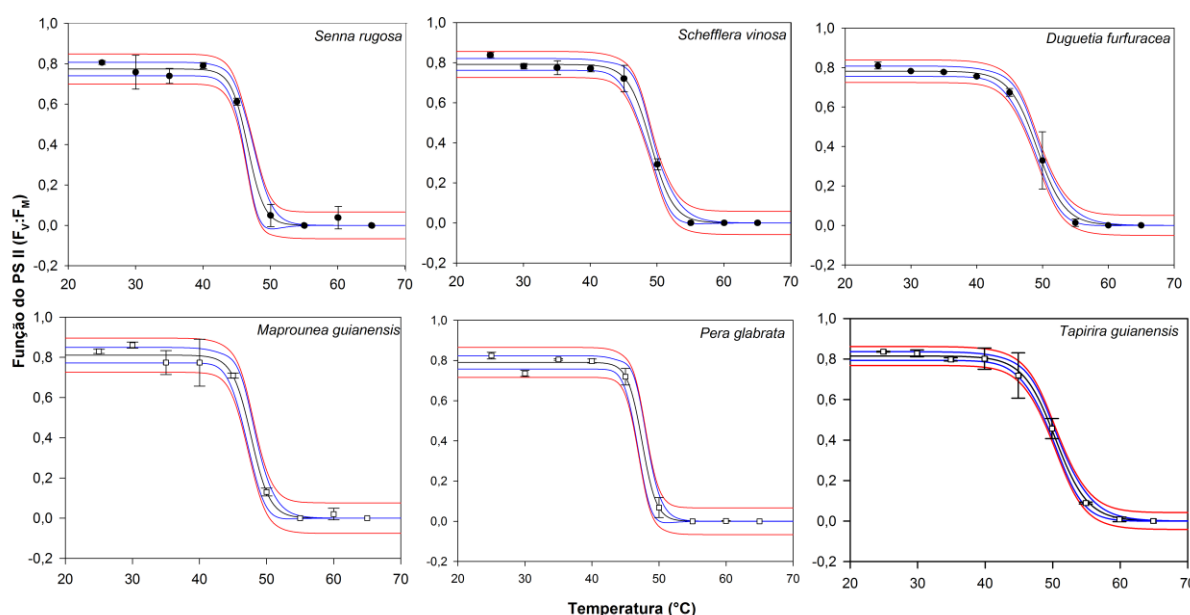


Figura 1. Resposta da função do PSII ($F_V:F_M$) em razão da temperatura (°C) em seis espécies arbóreas estudadas presentes em distintas formações vegetais de Cerrado. Os círculos fechados representam as espécies arbóreas do cerrado típico e os quadrados vazados representam as espécies arbóreas do cerradão. Linhas vermelhas representam o intervalo de 95% de confiança, com médias seguidas de desvio padrão ($n = 2$).

A temperatura na qual a $F_V:F_M$ foi reduzida para 50% da sua capacidade fotossintética (T_{50}) para espécies de cerrado típico foi de $49,80 \pm 0,49^\circ\text{C}$ e para as espécies de cerradão foi de $49,71 \pm 0,71^\circ\text{C}$ (Fig. 2A). Os valores encontrados de T_{50} para as espécies arbóreas dos dois ambientes distintos foram muito semelhantes, indicando a mesma capacidade de tolerar temperatura por parte das espécies analisadas (Fig. 2A, $F = 0,072$ $P = 0,791$).

Espécies arbóreas de cerrado típico apresentaram maior espessura foliar quando comparadas com espécies arbóreas de cerradão ($F = 13,830$ $P < 0,001$, Fig. 3B). Já analisando a área foliar específica, espécies do ambiente florestal estudado (cerradão) e espécies de cerrado típico apresentaram valores muito semelhantes de AFE, que não diferiram entre si de forma significativa ($F = 0,769$ $P = 0,356$, Fig. 3C).

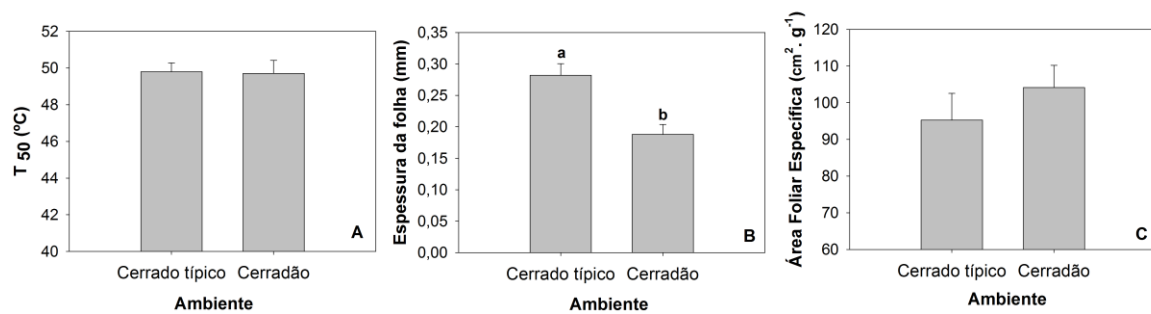


Figura 2. Comparações entre os valores de (A) T_{50} (°C), (B) espessura foliar (mm) e (C) área foliar específica (cm².g⁻¹) entre espécies de cerrado típico e de cerradão. Barras indicam o erro médio padrão e letras diferentes indicam diferença estatisticamente significativa ($p < 0,05$).

Relação entre T_{50} e características morfológicas das folhas

Não foram encontradas relações lineares significativas entre os valores de T_{50} e os parâmetros morfológicos analisados para as espécies arbóreas de cerrado típico ($r^2 = 0,0001$ $P = 0,967$; $r^2 = 0,007$ $P = 0,768$. Fig. 3). Também não foram encontradas relações significativas para as espécies arbóreas florestais ($r^2 = 0,041$ $P = 0,469$; $r^2 = 0,251$ $P = 0,055$. Fig. 3).

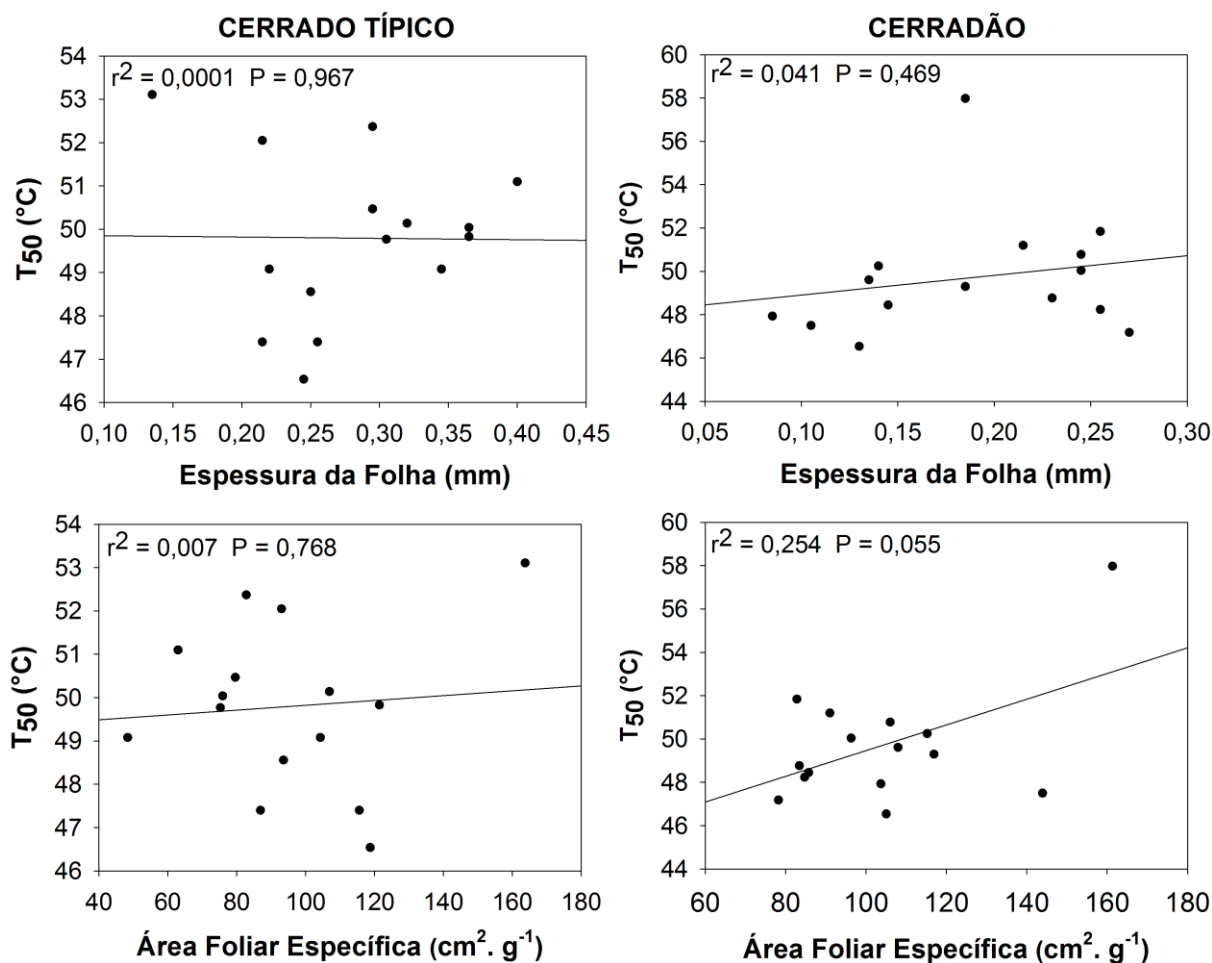


Figura 3. Relação entre o T_{50} (°C) e os parâmetros morfológicos foliares como: espessura da folha (mm) e área foliar específica ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$). Gráficos a direita referem-se a espécies arbóreas de cerrado típico e gráficos a esquerda referem-se a espécies naturais do cerradão.

Termotolerância e o hábito foliar

Apesar da ausência de diferença quando se analisa a origem das espécies (cerrado típico x cerradão), foram encontradas diferenças nos valores de T_{50} de distintos hábitos foliares. Espécies decíduas apresentaram menor termotolerância, com T_{50} de $48,79 \pm 0,45^\circ\text{C}$ (Fig. 4A). As espécies perenes se apresentaram mais termotolerantes com valores de T_{50} $50,71 \pm 0,64^\circ\text{C}$ ($F = 5,684$ $P = 0,025$, Fig. 4A). Os valores de espessura foliar ($F = 0,560$ $P = 0,46$, Fig. 4B) e área foliar específica ($F = 0,21$ $P = 0,65$, Fig. 4C), no entanto, se assemelharam, entre espécies perenes e decíduas.

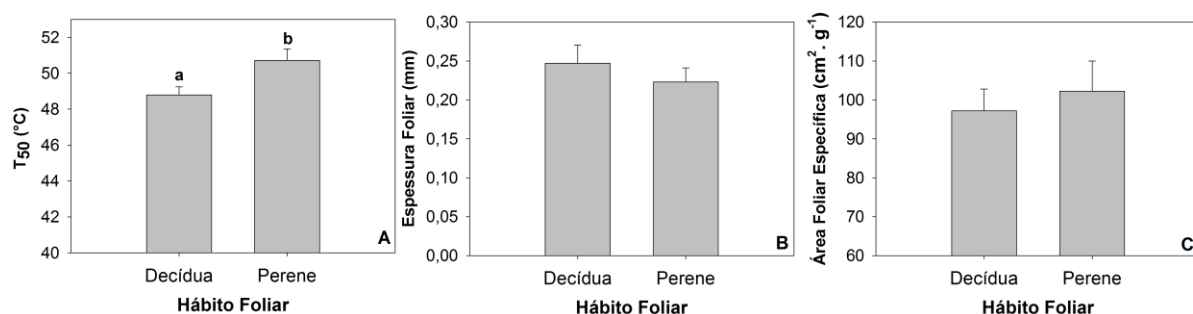


Figura 4. Comparações entre os valores de (A) T_{50} (°C), (B) espessura foliar (mm) e (C) área foliar específica ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$) entre espécies perenes e decíduas presentes no Cerrado. Barras indicam o erro médio padrão e letras diferentes indicam diferença estatisticamente significativa ($p < 0,05$).

Relação entre T_{50} e características fenológicas foliares

Foram encontradas relações lineares significativas entre os valores de T_{50} e a espessura foliar para espécies decíduas ($r^2 = 0,345$ $P = 0,021$, Fig. 5), indicando que para espécies decíduas, quanto mais espessas mais termotolerantes as folhas se apresentam. Apesar dos parâmetros morfológicos estarem correlacionados, não encontramos relações lineares significativas para o T_{50} e a AFE ($r^2 = 0,217$ $P = 0,080$, Fig. 5), contudo notamos uma tendência de relação negativa entre a termotolerância e a AFE, indicando que quanto maior a AFE, menor a termotolerância para espécies decíduas.

Adicionalmente, não encontramos relações significativas para os valores de T_{50} e a espessura foliar para espécies perenes ($r^2 = 0,032$ $P = 0,520$, Fig. 5). Entretanto, verificamos a existência de relação linear positiva significativa para a termotolerância de espécies perenes e a AFE ($r^2 = 0,406$ $P = 0,011$, Fig. 5), indicando que espécies que apresentam maior AFE apresentam também uma maior termotolerância à altas temperaturas.

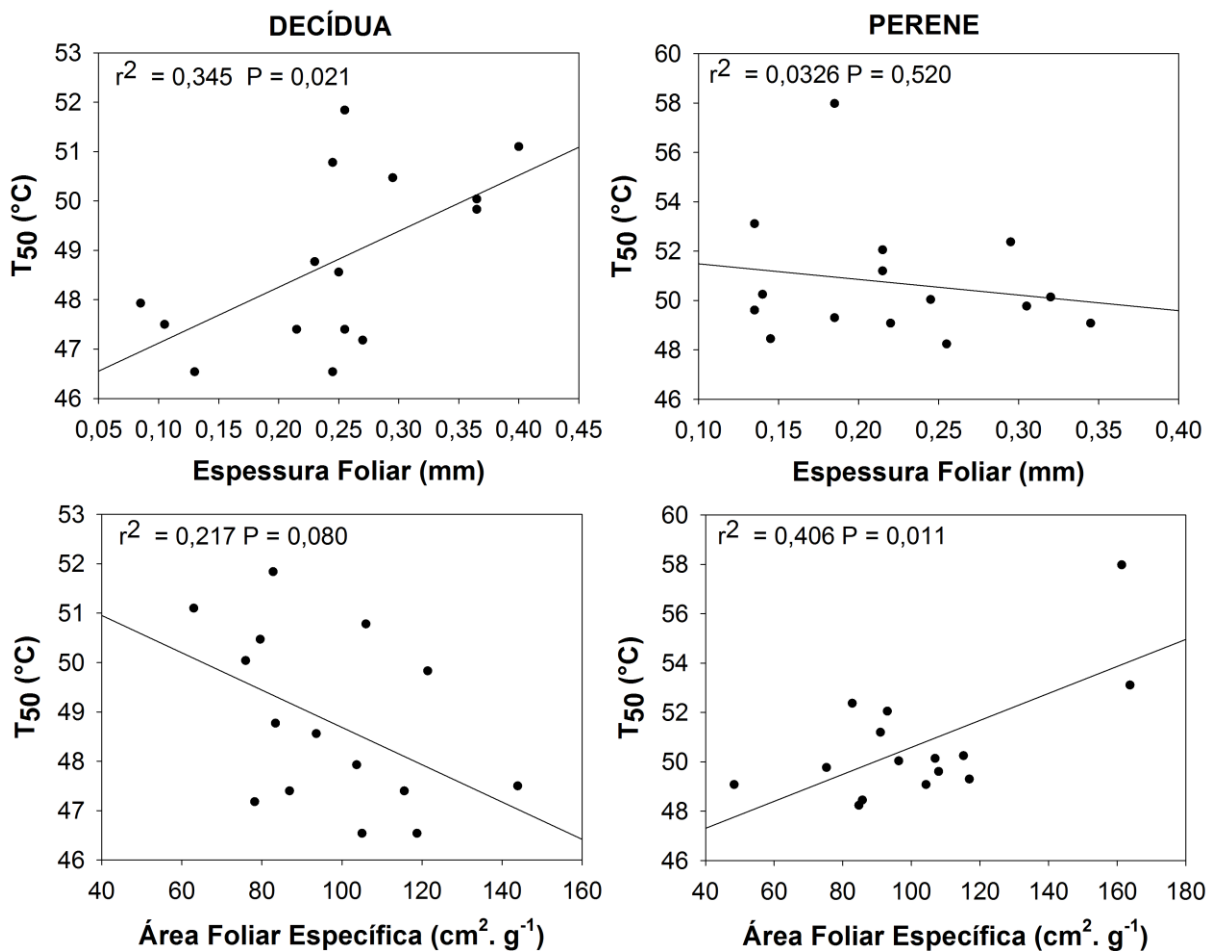


Figura 5. Relação entre o T_{50} (°C) e os parâmetros morfológicos foliares como: espessura da folha (mm) e área foliar específica ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$). Gráficos a direita referem-se a espécies arbóreas de decíduas e gráficos à esquerda referem-se a espécies perenes.

DISCUSSÃO

Os resultados encontrados não corroboram com a hipótese inicial prevista neste capítulo, onde esperávamos encontrar maior termotolerância para as espécies de cerrado típico quando comparadas às espécies de cerradão. No entanto, o hábito foliar se mostrou associado a termotolerância, havendo diferenciação na capacidade de tolerar altas temperaturas nas diferentes fenologias foliares analisadas, indicando que espécies perenes, independentemente de sua origem, são mais termotolerantes que espécies decíduas quando expostas as altas temperaturas. Adicionalmente, parâmetros morfológicos não foram relacionados com a termotolerância de acordo com a origem da planta, porém espécies perenes com maior valor de AFE tenderam a ser mais termotolerantes, enquanto que espécies decíduas tenderam ser menos termotolerantes de acordo com aumento da AFE.

Termotolerância em espécies de savana e de floresta

Os valores obtidos para a termotolerância indicam que em um cenário de mudanças climáticas, as espécies das duas formações seriam afetadas de uma mesma maneira pelo aquecimento global. Ao compararmos o valor de T_{50} obtido para espécies de cerrado típico e cerradão no presente estudo com resultados obtidos em pesquisas sobre termotolerância de espécies arbóreas de florestas tropicais ao redor do mundo, encontramos que os nossos resultados estão dentro da faixa esperada para espécies arbóreas tropicais (entre 48°C a 51°C, Tiwari et al. 2020) e se assemelham aos valores de T_{50} encontrados para espécies de floresta tropical sazonal localizada ao sul da Amazônia (49,5°C, Tiwari et al. 2020). Adicionalmente, ao analisar o valor de T_{50} obtido para espécies de cerrado típico no presente estudo com resultados obtidos em pesquisas da mesma temática, nossos resultados também coincidem com o valor encontrado para plantas presentes nos chaparrales californianos (49,98°C; Knight e Ackerly 2003), um ambiente sazonal temperado considerado quente. Entretanto, os valores obtidos aqui se mostram muito maiores que o valor de T_{50} encontrado para espécies lenhosas típicas de savanas na China (45,2 °C, Zhang et al. 2012). Tais diferenças em relação às savanas da China devem estar relacionadas ao fato desta última ter sido estudada em clima temperado, denotando assim uma menor capacidade de tolerar altas temperaturas.

Dentre os parâmetros morfológicos avaliados, espécies presentes no cerrado típico apresentaram maior espessura foliar quando comparadas aos valores de espessura foliar apresentados pelas espécies de cerradão, resultado este já esperado visto que espécies de ambientes com altas irradiâncias luminosas, que é o caso do cerrado típico, apresentam folhas mais espessas como uma característica evolutiva para lidar com altas irradiâncias (Rossatto e Kolb 2010, Rossatto et al. 2015, Vitória et al. 2019). O mesmo não foi observado para a área foliar específica (AFE); apesar destes dois parâmetros morfológicos serem negativamente correlacionados (Vile et al. 2005), não encontramos diferença nos valores de AFE. Esperávamos encontrar valores maiores de AFE para as espécies de cerradão, visto que espécies presentes em ambientes sombreados apresentam maior valor de AFE como uma adaptação evolutiva para capturar a luz difusa presente no ambiente (Hoffmann et al. 2005; Rossatto et al. 2013).

Considerando estudos como de Knight e Ackerly (2003) e Sastry et al. (2018), esperávamos encontrar uma relação entre parâmetros morfológicos e a termotolerância, mas o mesmo não foi observado. Não foram encontradas relações lineares significativas entre os valores de T_{50} e espessura da folha e AFE, nem para as espécies de cerrado típico, nem para as espécies de cerradão. Zhang et al. (2012) observaram uma relação positiva

entre o tempo de vida útil foliar e a termotolerância, mas o mesmo não foi observado para a AFE em formações savânicas. O'Sullivan et al. (2017) também não encontraram relação entre a termotolerância e a AFE na análise global que fizeram sobre termotolerância e ainda, Sastry e Barua (2017) sugerem que a relação entre AFE e a termotolerância pode estar restrita a ambientes específicos, quentes e áridos. Dessa forma, AFE e a termotolerância parecem ser parâmetros independentes para plantas das fisionomias do Cerrado.

Ponderamos a necessidade de avaliarmos a termotolerância de espécies de cerrado típico e espécies de cerradão frente ao estresse hídrico, já que segundo a literatura a distribuição da pluviosidade ajuda a proliferação de espécies arbóreas dentro de ambientes savânicos, o que então ajudaria a invasão de espécies de cerradão em áreas de cerrado típico (Berry e Kulmatiski 2017). A escassez hídrica parece ser um fator importante para barrar o avanço florestal dentro de fisionomias mais abertas e, portanto, pode também estar aliada a uma maior termotolerância de espécies que conseguem melhor lidar com a sazonalidade de chuvas.

Termotolerância e hábito foliar

Ao avaliarmos os valores de T_{50} pela ótica do hábito foliar das espécies arbóreas estudadas, encontramos que espécies decíduas apresentaram T_{50} (48,79°C) menor do que o das espécies perenes (50,71°C), indicando assim que espécies perenes são mais termotolerantes. Nossos resultados se assemelham aos encontrados por Sastry e Barua (2017) para espécies arbóreas de florestas sazonalmente secas, onde os autores verificaram maior termotolerância em plantas perenes, apresentando um T_{50} ao redor de 50,5°C. Já os nossos valores de T_{50} para espécies decíduas são superiores quando comparados às espécies arbóreas decíduas de florestas do mesmo estudo (T_{50} de 45,5°C, Sastry e Barua, 2017).

Nossos dados morfológicos não corroboram com os dados apresentados na literatura. Segundo estudos anteriores, a espessura da folha e a AFE são correlacionados, indicando que folhas espessas frequentemente apresentariam menor AFE (Reich et al. 1997; Curtis et al. 2012; Leigh et al. 2012). Em contrapartida, nossos valores obtidos para espessura da folha e AFE não diferiram estatisticamente entre as fenologias foliares analisadas, evidenciando assim que o hábito foliar não interferiu nos dados morfológicos. Diferenças em AFE e espessura seriam esperadas entre espécies decíduas e perenes do cerrado: perenes apresentariam folhas mais espessas com menor AFE, enquanto decíduas

apresentariam maior AFE e menor espessura (Scalon et al. 2014, Scalon et al. 2017). Entretanto essa diferença pode ter sido diluída pela presença de plantas de cerrado típico e de cerradão dentro dos grupos fenológicos.

Apesar desta ausência de diferença nos valores médios, encontramos uma relação positiva entre espessura foliar e termotolerância para espécies decíduas, de forma que para este grupo fenológico, um aumento na espessura é capaz de aumentar a termotolerância foliar. Para as espécies perenes, encontramos uma relação linear positiva indicando que espécies perenes com maior AFE seriam também mais termotolerantes. Nossos resultados não coincidem com os de alguns estudos na mesma linha de pesquisa (Knight e Ackerly 2003; Curtis et al. 2012; Sastry e Barua 2017) que indicam que menor investimento em AFE está atrelado a uma vida útil foliar mais longa (Wright et al. 2004) e a proteções contra danos térmicos (Curtis et al., 2012) conferindo assim uma maior termotolerância (Knight e Ackerly 2003; Curtis et al. 2012; Sastry e Barua 2017), ao menos para as perenes. No entanto, mesmo com essa divergência, de acordo com os dados apresentados no presente estudo, o hábito foliar e a AFE interferem na termotolerância das espécies arbóreas do Cerrado.

Nossos resultados, juntamente com resultados apresentados por estudos sobre a mesma temática (Sastry e Barua 2017) evidenciam uma forte relação entre a termotolerância com o hábito foliar da espécie. A capacidade de suportar altas temperaturas parece estar associada a ampla gama de condições ambientais que folhas perenes experimentam ao longo da sua vida útil (Eamus 1999). Espécies perenes apresentam maior vida útil e investimento estrutural foliar (Aerts 1995). Possuem maior tolerância à seca, mantendo a cobertura de dossel sob esses períodos secos (Eamus 1999, Markesteijn et al 2011), e apresentam menores taxas fotossintéticas nesses períodos sob estresse (Reich et al. 1992). Em geral, espécies perenes tendem a tolerar condições de estresse (Aerts 1995) e essas características fisiológicas conferem a esse grupo fenológico também maior termotolerância sob altas temperaturas (Sastry e Barua 2017). Assim, espécies perenes de Cerrado levarão vantagem sobre as espécies decíduas diante das futuras condições de altas temperaturas ambientais impostas pelo aquecimento global.

Implicações para dinâmica savana-floresta

Diante dos dados apresentados, acreditamos que o cenário proposto pelo aquecimento global não irá afetar drasticamente as dinâmicas entre cerrado – cerradão, tendo em vista que não houveram diferenças significativas na termotolerância para as

fisionomias analisadas. Entretanto este estudo analisou somente o efeito da temperatura isolado, ignorando aspectos relacionados à disponibilidade hídrica. Os relatórios do IPCC sugerem um aumento de eventos extremos com maior frequência (IPCC 2014; IPCC 2019), com isso ondas de calor acompanhadas com secas extremas ficarão mais frequentes (IPCC 2019) e nessas circunstâncias os valores de termotolerância podem diferir entre as duas formações vegetais analisadas. Por este cenário, as espécies florestais seriam mais prejudicadas, tendo em vista sua maior necessidade de disponibilidade de água para atingir seu ótimo fisiológico (Rossatto et al. 2013). Há a necessidade de mais testes, induzindo desta vez o déficit hídrico, que podem trazer diferentes resultados pois diante da literatura acreditamos que espécies savânicas e florestais podem apresentar respostas foliares distintas frente a altas temperaturas em interação com estresse hídrico (Sastry et al. 2018).

O que fica claro, porém, com nossos resultados, é que a composição funcional relacionada com o hábito foliar poderia afetar mais os ambientes estudados do que propriamente a origem (savana x floresta) das espécies. Espécies perenes seriam favorecidas, enquanto que decíduas seriam prejudicadas. Em termos funcionais, ambos, cerrado típico e cerradão apresentam tanto espécies decíduas como perenes (Furley 1999) assim, mudanças na dinâmica entre essas fisionomias sob altas temperaturas ocorrerão somente se uma das formações vegetais apresentar maior número de espécies perenes ou decíduas que a outra.

CONCLUSÃO

Em conclusão, os dados aqui apresentados indicam que, apesar de diferenças morfológicas e de termotolerância entre as folhas de espécies do cerrado típico e cerradão não serem encontradas, há um claro efeito da fenologia foliar na capacidade de termotolerância, independentemente da origem da espécie (cerrado ou cerradão).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abràmoff MD, Magalhães PJ, Ram SJ (2004). Image processing with ImageJ. *Biophotonics international*, 11 (7), 36-42.
- Aerts R. (1995) The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 402-407.

- Beerling DJ, Osborne CP (2006). The origin of the savanna biome. *Global Change Biology*, 12, 11, 11.
- Berry JA, Björkman O (1980). Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 31, 491-543.
- Berry RS e Kulmatiski A (2017). A savanna response to precipitation intensity. *PLOS ONE*, 12, 4, 4.
- Bilger HW, Schreiber U, Lange OL (1984). Determination of leaf heat resistance: Comparative investigation of chlorophyll fluorescence changes and tissue necrosis methods. *Oecologia*, 63, 256-262.
- 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, 748-51
- Bond WJ, Parr CL (2010). Beyond the forest edge: ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. *Biological Conservation*, 143, 2395-2404.
- Cole MM (1992). Influence of physical factor on the nature and dynamics of forest-savanna boundaries. In: P.A. Furley.; J. Proctor e J. Ratter (eds.). *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. London, Chapman and Hall, 63-75.
- 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.
- Curtis EM, Knight C, Petrou K, Leigh A (2014). A comparative analysis of photosynthetic recovery from thermal stress: a desert plant case study. *Oecologia*, 175 (4), 1051-1061.
- Curtis EM, Leigh A, Rayburg S (2012). Relationships among leaf traits of Australian arid zone plants: Alternative modes of thermal protection. *Australian Journal of Botany*, 60, 471-483.
- 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, Baitello JB, Franco GADC, Siqueira MF (2004). *Plantas do Cerrado: imagens de uma paisagem ameaçada*. Páginas & Letras Editora e Gráfica Ltda.
- 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, 119-130.
- 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, Busamante M, Caldas LS, Goldstein G, Meinzer FC, et al. (2005) Leaf functional traits of neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees*, 19, 326-335.
- Franco AC, Rossatto DR, de Carvalho Ramos Silva L, et al. (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.
- Fu PL, Jiang YJ, Wang AY, Brodribb TJ, Zhang JL, Zhu SD, Cao KF (2012). Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. *Annals of Botany*, 110, 189-199.
- Furley PA (1999). The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography*, 8, 223- 241.
- 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.
- Hoffmann WA (1996). The effect of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *Journal of Ecology*, 84, 383-393.

- Hoffmann WA, Adasme R, Haridasan M, de Carvalho MT. et al. (2009). Topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna-forest boundaries under frequent fires in central Brazil. *Ecology*, 90, 1326-1337.
- 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, 932-940.
- 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.
- Juhász CEP, Cursi PR, Cooper M, et al. (2006). Soil water dynamics in a toposequence under savanna woodland (cerradão) in Assis, SP, Brazil. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 30, 401-412.
- 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.
- Lehmann CER, Michael Anderson T, Sankaran M, Higgins SI, et al. (2014). Savanna vegetation-fire-climate relationships differ among continents. *Science*, 343, 548-552.
- Leigh A, Sevanto S, Ball MC, Close JD, Ellsworth DS, et al. (2012). Do Thick leaves avoid thermal damage in critically low wind speeds? *New Phytologist*, 194, 477-487.
- 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.

- Markestijn L, Poorter L, Bongers F, Paz H, Sack L (2011) Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. *New Phytologist*, 191 (2), 480-495.
- 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*. New York: Columbia University Press, 91-120.
- O'sullivan OS, Heskell MA (2017). Thermal limits of leaf metabolism across biomes. *Global Change Biology*, 23, 209-223.
- 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 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*, 64 (4), 333-341.
- Pinheiro LFS, Kolb RM, Rossatto DR (2018). Leaf anatomical traits of non-arboreal savanna species along a gradient of tree encroachment. *Acta Botanica Brasilica*, 32 (1), 28-36.
- 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.
- Reich P, Walters MB (1992). Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 62 (3), 365-392.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1997). From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94, 13730-13734.
- Ribeiro JF, Walter BMT (2008). As principais fitofisionomias do Bioma Cerrado. In.: Sano, S. M; Almeida, S. P; Ribeiro, J. F. *Ecologia e flora*. Brasília: EMBRAPA, 1, 152-212.
- Rossatto DR e Kolb RM (2010). *Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera (Asteraceae) changes in leaf structure due to differences in light and edaphic conditions. *Acta Botanica Brasilica*, 24 (3), 605-612.

- Rossatto DR, De Araújo PE, 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, 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, Kolb RM, Franco AC (2015). Leaf anatomy is associated with the type of growth form in neotropical savanna plants. *Botany*, 93 (8), 507-518.
- 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.
- Sankaran M, Hanan NP, Scholes RJ, Ratnam J, et al. (2005). Determinants of woody cover in African savannas. *Nature*, 438, 846-849.
- 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.
- Scalon MC, Haridasan M, Franco AC (2017). Influence of long-term nutrient manipulation on specific leaf area and leaf nutrient concentrations in savanna woody species of contrasting leaf phenologies. *Plant and Soil*, 421 (1), 233-244.
- Scalon MC, Rossatto DR, Franco AC (2014). Do litter manipulations affect leaf functional traits of savanna woody plants? *Plant ecology*, 215 (1), 111-120.
- Scholes RJ e Archer SR (1997). Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 28, 517-544
- 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.

- Smillie RM, Hetherington SE (1990). Screening for stress tolerance by chlorophyll fluorescence. In: Y. Hasimoto, P.J. Kramer, H. Nonami and B.R. Strain (Editors), *Measurement Techniques in Plant Science*. Academic Press, 229-261.
- Solbrig OT (1996) The Diversity of the Savanna Ecosystem. In: Solbrig OT, Medina E, Silva JF (eds) *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes*. Ecological Studies (Analysis and Synthesis), 121.
- Souza VC, Flores T, Colletta G, Coelho R (2018). *Guia das plantas do Cerrado*. Taxon Brasil, Editora e Livraria.
- 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 J A, 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.
- Vile D, Garnier E, Shipley B, Laurent G, Navas ML, Roumet C, et al. (2005). Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of botany*, 96 (6), 1129-1136.
- Vitória AP, Alves LF e Santiago LS (2019). Atlantic forest and leaf traits: an overview. *Trees*, 33 (6), 1535-1547.
- Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JHC, et al. (2005). Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist*, 166, 485-497.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly D (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821-827.
- 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.
- Zhang J, Poorter L, Hao G, Cao K (2012). Photosynthetic thermotolerance of woody savanna species in China is correlated with leaf life span. *Annals of Botany*, 110 (5), 1027–1033.

CAPÍTULO II

TERMOTOLERÂNCIA FOLIAR DE ESPÉCIES ARBÓREAS DE CERRADO TÍPICO E DE FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL

INTRODUÇÃO

Os ecossistemas tropicais sazonais são caracterizados por apresentarem regimes climáticos distintos dos sistemas tropicais úmidos. Nestes sistemas, a sazonalidade climática está intimamente ligada a temperatura, precipitação e umidade, assim, apresentam uma divisão clara entre a estação chuvosa, onde há maior frequência de chuvas e a estação seca, onde as chuvas são escassas ou inexistentes (Nimer 1989). Os sistemas sazonais podem apresentar similaridades climáticas, mas podem diferir entre si quanto às formações vegetacionais que cada um é constituído, sendo parte de biomas tão distintos como a Mata Atlântica e o Cerrado (Veloso et al. 1991; Ribeiro e Walter 2008). No Brasil, podemos encontrar as florestas estacionais semidecíduais que são formações florestais tropicais associadas ao bioma Mata Atlântica e as formações savânicas associadas ao bioma Cerrado.

O bioma Mata Atlântica estende-se ao longo do litoral brasileiro, abrangendo toda a região costeira do estado da Bahia até a região sul do país (Durigan et al. 2000), apresentando grandes variações no relevo e nos regimes de chuvas devido sua grande extensão, variações estas que contribuem diretamente para a grande biodiversidade presente (Oliveira-Filho e Fontes 2000; Silva e Casteleti 2003) sendo este considerado um dos hotspots mundiais (Myers et al. 2000). Devido a sua riqueza de espécies é também um dos mais ameaçados ecossistemas florestais brasileiros (MMA 2002), onde atualmente é encontrado menos de 12% da sua cobertura original, incluindo áreas regeneradas e áreas florestais altamente fragmentadas (Ribeiro et al. 2011). Dentro das formações florestais que constituem a Mata Atlântica temos as florestas estacionais semidecíduas (Veloso et al. 1991; Oliveira-Filho e Fontes 2000), florestas encontradas principalmente no interior, sendo formada por árvores de grande porte que perdem de 20 – 50% de sua copa durante a estação seca como forma de regulação de seu balanço hídrico (Veloso et al. 1991).

Assim como as formações de floresta estacional semidecidual, o Cerrado é caracterizado por uma sazonalidade, apresentando anualmente um período de seca que se estende pelos meses de maio a setembro (Eiten 1972). É formado por um mosaico vegetal constituído de diferentes fitofisionomias que diferem na composição e também em seu funcionamento, sendo elas formações vegetais campestres, savânicas e florestais (Ribeiro e Walter 2008). Dentre as formações do Cerrado, temos as formações savânicas constituídas principalmente de cerrado típico, onde o efeito combinado do fogo e da sazonalidade hídrica influencia os padrões de uso de água e de nutrientes e também da

vegetação, pois a frequência de fogo é um fator determinante das fisionomias de savana e sua composição de espécies (Coutinho 1982; Coutinho 1990).

Frequentemente dentro das escalas regionais da paisagem, esses dois biomas estão em contato e os limites de savana-floresta não são estáveis (Hoffmann et al. 2004), especialmente nas regiões mais ao sul de distribuição do bioma, como no estado de São Paulo (Oliveira-Filho e Fontes, 2000; Durigan e Ratter 2006). As fisionomias savânicas do Cerrado e as florestais semidecíduas da Mata Atlântica ocorrem no interior do estado de São Paulo sob condições climáticas semelhantes, apresentando taxas de precipitação e temperaturas médias similares, com um período similar de seca sazonal (Durigan e Ratter 2006). Contudo, as espécies dessas duas formações vegetais distintas diferem quanto suas características morfológicas e fisiológicas (Poorter 2009). Folhas de espécies florestais apresentam menor espessura e altas concentrações de clorofilas, sendo especializadas em captar a luz difusa do ambiente (Valladares et al. 2002; Rossatto et al. 2018), apresentam maior valor de área foliar específica (AFE) e menor capacidade fotossintética (Hoffman et al. 2005; Markesteijn et al. 2007; Rossatto et al. 2018). Em contrapartida, folhas de espécies de ambientes savânicos do cerrado típico são mais espessas (Rossatto et al. 2015), apresentando menor AFE e maior capacidade fotossintética (Hoffman et al. 2005; Rossatto et al. 2018). Por possuírem características morfofisiológicas tão distintas, espécies destas duas formações vegetais também podem diferir quanto a capacidade de tolerar altas temperaturas, podendo assim este fator influenciar na estruturação das mesmas (Hoffmann e Franco 2003; Ratnam et al. 2011; Hoffmann et al. 2012).

Muitos fatores limitam a expansão das árvores de sistemas florestais em ambientes abertos, como o fogo (Bond 2008; Hoffmann et al. 2012) e déficits hídricos sazonais (Furley 1992; Ruggiero et al. 2002; Prior et al. 2004). Porém, diante da ação antrópica os ciclos de incêndios têm se modificado e a vegetação florestal avançado substancialmente sobre regiões savânicas nos últimos 30 anos devido a retirada dos incêndios do sistema (Durigan e Ratter 2016). Árvores típicas de floresta substituem as espécies vegetais nativas de cerrado típico, especialmente as herbáceas, levando ao aumento da densidade vegetal e drásticas perdas de biodiversidade local (Coutinho 1990; Bond e Parr 2010; Hoffmann et al. 2012; Abreu et al. 2017). Apesar desse conhecimento, poucos estudos têm abordado questões relacionadas às mudanças climáticas e seus possíveis efeitos na dinâmica savana-floresta: sabe-se que durante períodos úmidos e quentes, as florestas expandiram sobre as áreas de cerrado e ao contrário, em períodos secos, houve expansão do cerrado sobre as regiões de floresta (Silva et al. 2008), tal fenômeno parece atualmente ligado a

ações antrópicas e fortemente associado às mudanças climáticas globais (Phelps et al. 2020).

Levando em conta os relatórios do Painel Internacional sobre Mudanças Climáticas (IPCC), os sistemas tropicais sazonais experimentarão temperaturas extremas com maior frequência (IPCC 2014; IPCC 2019). Projeções para o futuro sugerem que as temperaturas médias anuais em ecossistemas tropicais aumentem entre 3 – 6°C ao longo do século XXI (Malhi et al. 2014; IPCC 2014), de forma que os sistemas sazonais podem apresentar temperaturas máximas ao redor de 38 a 41°C. Com o aumento da temperatura nos trópicos, as espécies da vegetação presente nesses ambientes experimentarão temperaturas acima do ideal para o desenvolvimento das suas funções fisiológicas, acarretando especialmente no superaquecimento foliar e estresse térmico às espécies que não possuem características de tolerar altas temperaturas (Corlett 2011; Sastry et al. 2018).

O primeiro aspecto fisiológico afetado da planta sob estresse térmico é a atividade fotossintética, pois plantas possuem normalmente um intervalo de temperatura para o funcionamento foliar ótimo (entre 18°C e 30°C, Berry e Björkman 1980). Temperaturas acima desse limite fisiológico seriam consideradas responsáveis por um superaquecimento foliar (Berry e Björkman 1980). No entanto, as plantas diferem quanto sua capacidade de tolerar altas temperaturas, sendo as espécies vegetais consideradas tolerantes a altas temperaturas as que são capazes de manter sua atividade de transporte eletrônico inalterada quando expostas a essas condições (Bilger et al. 1984; Smillie e Hetherington 1990). Essa capacidade muitas vezes está associada também a características morfológicas específicas (Godoy et al. 2011). Acredita-se que a termotolerância foliar está relacionada negativamente com a área foliar específica (AFE) indicando que folhas que apresentam valores menores de AFE são mais termotolerantes, e apresentam valores altos de $F_v:F_m$ após exposição a altas temperaturas, pois não tiveram seus aparatos fotossintéticos danificados (Knight e Ackerly, 2003; Michaletz et al., 2016; Sastry et al., 2018).

Dessa maneira, medir a termotolerância foliar das plantas de sistemas tropicais sazonais e coletar dados de atributos morfológicos trará informações importantes sobre a capacidade das espécies de tolerar estresses térmicos. Acreditamos que espécies savânicas serão mais termotolerantes, pois apresentam menor valor de AFE, sendo estes fatores correlacionados segundo estudos anteriores (Knight e Ackerly, 2003; Michaletz et al. 2016; Sastry et al. 2018). Com nossos resultados esperamos preencher lacunas sobre o conhecimento da termotolerância de espécies tropicais, que ainda são muitos escassos (Geange et al. 2021). Adicionalmente esperamos compreender como ficará a dinâmica de

fronteiras entre savana-floresta estacional semidecidual frente os cenários propostos de aquecimento ocasionado pelas mudanças climáticas.

Assim, o presente estudo teve por objetivo comparar a termotolerância de espécies arbóreas de cerrado típico e de floresta estacional semidecidual, testando se espécies típicas de cerrado típico seriam mais termotolerantes que as espécies nativas de formações florestais, pois apresentarão menores valores de AFE e maiores valores de $F_v:F_m$ para uma mesma temperatura.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O presente estudo foi realizado em uma área de cerrado típico e uma área de floresta estacional semidecidual, ambas localizadas no estado de São Paulo. Os dois locais caracterizam-se por sazonalidade nas temperaturas, com ocorrência de altas temperaturas durante o verão (ao redor de 35°C). A Figura 1 demonstra o padrão sazonal para as temperaturas ambientais mínimas, médias e máximas para as duas áreas de estudo ao longo do ano de 2020. Os dados para compor o gráfico referente às temperaturas de Assis – SP foram retirados do Centro Integrado de Informações Agrometeorológicas (CIIAGRO, Fig. 1A) e os dados para compor o gráfico referente as temperaturas de Jaboticabal – SP foram retirados da Estação Agroclimatológica presente no campus da FCAV – UNESP (Fig. 1B).

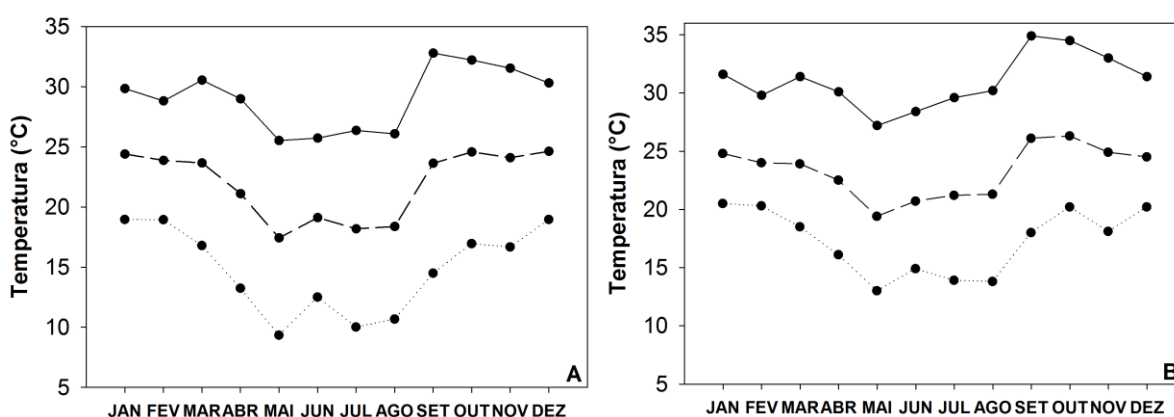


Figura 1: Temperaturas ambientais médias (linha tracejada), máximas (linha sólida) e mínimas (linha pontilhada) para as duas áreas de estudo, onde A refere-se a temperaturas de Assis – SP e B refere-se a Jaboticabal – SP.

A área de savana está localizada na Estação Ecológica de Assis (EEA), em Assis-SP, enquanto que a área de floresta estacional semidecidual está localizada no campus da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias (FCAV), em Jaboticabal – SP.

A Estação Ecológica de Assis (EEA) localiza-se a 12 km da sede do Município de Assis, na região sudoeste do Estado de São Paulo (22° 33'20" S e 50° 21'27" W). A reserva se apresenta entre altitudes de 500 a 588 m. O clima na região da reserva ocorre numa transição entre Cwa e Cfa, segundo a classificação de Köppen. Apresenta chuvas concentradas no verão, com uma precipitação média anual de 1.400 mm, tendo temperaturas médias ao redor de 22°C. Durante o período chuvoso, as temperaturas máximas podem chegar até 35°C durante o meio dia (Durigan et al. 1999). Os solos são geralmente latossolos arenosos, ácidos e de baixa fertilidade (Juhász et al. 2006). Nesta reserva são encontradas fisionomias savânicas representadas pelo cerrado típico e fisionomias florestais de Cerrado, além de áreas de transição onde estão presentes espécies vegetais de cerrado típico e espécies de floresta estacional semidecidual (Durigan et al. 1999).

A Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias (FCAV) – UNESP, está localizada no município de Jaboticabal, na região sudoeste do Estado de São Paulo (48° 17'09" S, 21° 14'05" O). A faculdade apresenta uma área de floresta estacional semidecidual secundária com relevo suave e ondulado, estando a cerca de 620 m de altitude. Segundo dados da estação agroclimatológica da unidade, a região apresenta um clima tropical típico (Souza et al. 2003) com temperaturas médias em torno de 22°C, podendo chegar até a 35 °C no período chuvoso que correspondem aos meses de setembro a maio. A precipitação média anual fica em torno de 1.416 mm (média histórica entre 1971 – 2014). Os solos são classificados em latossolo vermelho eutroférico, altamente férteis e pertencentes à província geomórfica das Cuestas Basálticas (Embrapa 1999).

Seleção de espécies e coleta do material

Para testar diferenças na termotolerância entre espécies arbóreas típicas de cerrado típico e de floresta estacional semidecidual, foram selecionadas 15 espécies características de cada tipo vegetacional ocorrentes na EEA e na FCAV (Tabela 1) no ano de 2019 e de 2020 (nos meses da estação chuvosa), seguindo bibliografia especializada para a área de savana (Durigan et al. 2004) e de floresta estacional semidecidual (Ramos et al. 2015). O padrão de escolha das espécies foi baseado no tamanho foliar adequado para que as

análises pudessem ser realizadas. Espécies com folhas muito pequenas ou muito grandes foram evitadas.

Tabela 1. Espécies lenhosas selecionadas para o estudo de termotolerância de espécies de cerrado típico e de floresta estacional semidecidual. Classificação das espécies por fisionomia de acordo com Durigan et al. (1999), Ramos et al. (2007) e Ramos et al. (2015).

Cerrado típico	
Família	Espécie
Annonaceae	<i>Annona coriacea</i> Mart.
Annonaceae	<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.
Araliaceae	<i>Schefflera vinosa</i> (Cham. & Schltdl.) Frodin & Fiaschi
Asteraceae	<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker
Bignoniaceae	<i>Tabebuia aurea</i> (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S.Moore
Caryocaraceae	<i>Caryocar brasiliense</i> A.St.-Hil.
Ebenaceae	<i>Diospyros hispida</i> A.DC.
Fabaceae	<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel
Fabaceae	<i>Senna rugosa</i> (G.Don) H.S.Irwin & Barneby
Lamiaceae	<i>Aegiphila integrifolia</i> (Jacq.) Moldenke
Malpighiaceae	<i>Byrsonima intermedia</i> A.Juss.
Malvaceae	<i>Eriotheca gracilipes</i> (K.Schum.) A.Robyns
Melastomataceae	<i>Miconia fallax</i> DC.
Myrtaceae	<i>Campomanesia adamantinum</i> (Cambess.) O.Berg
Rubiaceae	<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltdl.) K.Schum.
Floresta estacional semidecidual	
Família	Espécie
Bignoniaceae	<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos
Bignoniaceae	<i>Zeyheria tuberculosa</i> (Vell.) Bureau ex Verl.
Caricaceae	<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A. DC.
Fabaceae	<i>Bauhinia longifolia</i> (Bong.) Steud.
Fabaceae	<i>Hymenaea courbaril</i> L.
Fabaceae	<i>Platypodium elegans</i> Vogel
Fabaceae	<i>Pterogyne nitens</i> Tul.
Lecythidaceae	<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze
Meliaceae	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.
Meliaceae	<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer
Moraceae	<i>Ficus eximia</i> Schott
Phytolaccaceae	<i>Gallesia integrifolia</i> (Spreng.) Harms
Piperaceae	<i>Piper amalago</i> L.
Rutaceae	<i>Esenbeckia leiocarpa</i> Engl.
Solanaceae	<i>Solanum mauritianum</i> Scop.

Ensaio de tolerância foliar às altas temperaturas

Para os testes de exposição às altas temperaturas foram selecionados dois indivíduos de cada espécie e coletados ramos contendo muitas folhas. Em laboratório os ramos foram colocados em um bquer com água destilada. Foram coletadas 8 folhas totalmente expandidas de cada indivíduo, sem sinal de dano aparente e que estavam localizadas do terceiro a quarto nó em ramos. As coletas de dados ocorreram nos meses da estação chuvosa (entre setembro de 2019 e fevereiro de 2020, época em que a maior parte das espécies está com folhas novas, que se expandiram no período entre setembro e novembro de 2019).

Inicialmente, determinou-se nas folhas coletadas a fluorescência da clorofila utilizando um analisador portátil de fluorescência (MINI-PAM II; Heinz Walz, Effeltrich, Germany) em cada folha previamente aclimatada ao escuro, a $25 \pm 1.52^\circ\text{C}$, por 30 minutos. A fluorescência mínima (F_0) e máxima (F_M) em folhas adaptadas ao escuro foi mensurada. A partir destes dados, foi calculada a razão $F_v:F_M$ (rendimento quântico máximo do fotossistema II) como: $F_v:F_M = (F_M - F_0)/F_M$.

Após a mensuração inicial, as folhas foram individualmente colocadas em sacos plásticos com fecho do tipo ziplock, sendo colocada uma folha por temperatura a ser estudada. Foi retirado todo o ar de dentro dos sacos plásticos e estes foram imersos em um banho termostatizado (Marca Tecnal Modelo TE-2005) onde as folhas foram expostas a diferentes temperaturas: 30, 35, 40, 45, 50, 55, 60 e 65°C por um período de tempo de 40 minutos em cada temperatura. Para cada temperatura foi utilizada uma folha diferente de um mesmo indivíduo, porém com características morfológicas similares. As folhas utilizadas para cada temperatura possuíam características similares em termos de tamanho e posição nos ramos. Após esse período de exposição a temperaturas no banho termostatizado, medições de $F_v:F_M$ foram novamente tomadas. Este protocolo foi repetido para cada uma das formações estudadas (cerrado típico x floresta estacional semidecidual). Estudos prévios demonstraram a eficiência deste tipo de protocolo para mensuração de termotolerância foliar em espécies florestais (Curtis et al. 2014; Sastry e Barua 2017; Sastry et al. 2018).

Parâmetros morfológicos

Para relacionar os parâmetros morfológicos com a termotolerância foram tomadas medidas de área foliar (AF) e área foliar específica (AFE) e espessura foliar. Determinou-se a AF (cm²) a partir de 3 folhas totalmente expandidas de cada indivíduo amostrado com o uso de um scanner de mesa de alta resolução (4800 x 9600dpi) e o software gratuito ImageJ (Abràmoff et al. 2004). Para as medidas de espessura foliar foram medidas 3 folhas por indivíduo, fazendo o uso de paquímetro digital, onde posicionamos bico móvel da ferramenta no limbo foliar, evitando nervuras, e fechamos (sem pressionar), assim foram tomadas as medidas em milímetros. A AFE foi calculada a partir da razão entre AF obtida pelo método citado anteriormente, com a massa seca da folha obtida após secagem das folhas em estufa, a 70°C por 3 dias, seguida de pesagem em balança de precisão ($\pm 0,0001$ g).

Análises Estatísticas

Uma curva logística sigmoidal de quatro parâmetros foi ajustada aos dados obtidos de $F_v:F_m$ a diferentes temperaturas para cada espécie, utilizando o software SigmaPlot 11.0. Desta curva foram determinados os valores de temperatura em que a folha perde 50% de sua capacidade fotossintética (T_{50}), esse parâmetro é amplamente utilizado para demonstrar a termotolerância em espécies vegetais (ver Knight e Ackerly 2003; Godoy et al. 2011; Sastry e Barua 2017; Sastry et al. 2018). Todos os dados morfológicos e fisiológicos foram testados quanto às premissas de normalidade e homogeneidade de variâncias no mesmo software. Diferenças entre os parâmetros coletados (T_{50} , AFE e espessura foliar) foram comparadas entre os grupos funcionais estudados (cerrado típico x floresta estacional semidecidual) com uma ANOVA simples. Relações lineares bi-variadas foram testadas entre os parâmetros morfológicos e o T_{50} utilizando uma regressão linear simples no software SigmaPlot 11.0.

RESULTADOS

Termotolerância foliar

Os valores de $F_v:F_m$ foram muito similares (ao redor de 0,800) entre as espécies comparadas na faixa de 25 e 40°C (Fig. 2). Entretanto, a partir de 40°C houve um declínio acentuado dos valores de $F_v:F_m$ (Fig. 2), sendo reduzidos a valores muito próximos de zero

à 55°C para as espécies arbóreas da floresta estacional semidecidual e de cerrado típico (Fig. 2). A temperatura na qual a $F_v:F_m$ foi reduzida para 50% da sua capacidade fotossintética (T_{50}) para espécies de floresta tropical semidecidual foi de $47,78 \pm 0,51^\circ\text{C}$, indicando menor termotolerância comparada às espécies de cerrado típico que apresentaram o T_{50} de $49,36 \pm 0,59^\circ\text{C}$ (Fig. 3A). Apesar dessa diferença no valor médio, as médias foram estatisticamente similares ($F = 3,984 = P = 0,056$).

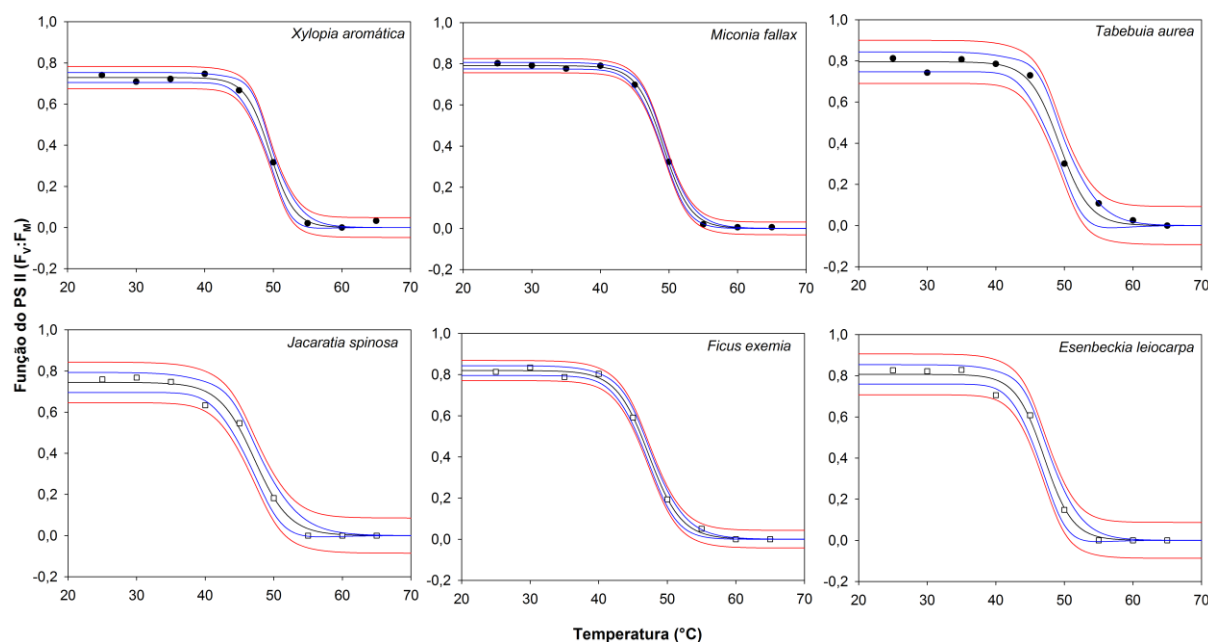


Figura 2. Resposta da função do PSII ($F_v:F_m$) em razão da temperatura ($^\circ\text{C}$) em seis espécies arbóreas estudadas presentes em distintas formações vegetais de cerrado típico e floresta estacional semidecidual. Os círculos fechados representam as espécies arbóreas do cerrado típico e os quadrados vazados representam as espécies arbóreas da floresta estacional semidecidual. Linhas vermelhas representam o intervalo de 95% de confiança.

Características morfológicas das folhas e sua relação com a termotolerância

Espécies arbóreas de cerrado típico apresentaram maior espessura foliar quando comparadas com espécies arbóreas de floresta estacional semidecidual ($F = 5,584$ $P = 0,025$, Fig. 3B). Em relação à área foliar específica, espécies de ambientes florestais se sobressaíram quando comparadas às espécies presentes em áreas de cerrado típico apresentando maiores valores de AFE ($F = 60,684$ $P < 0,001$, Fig. 3C).

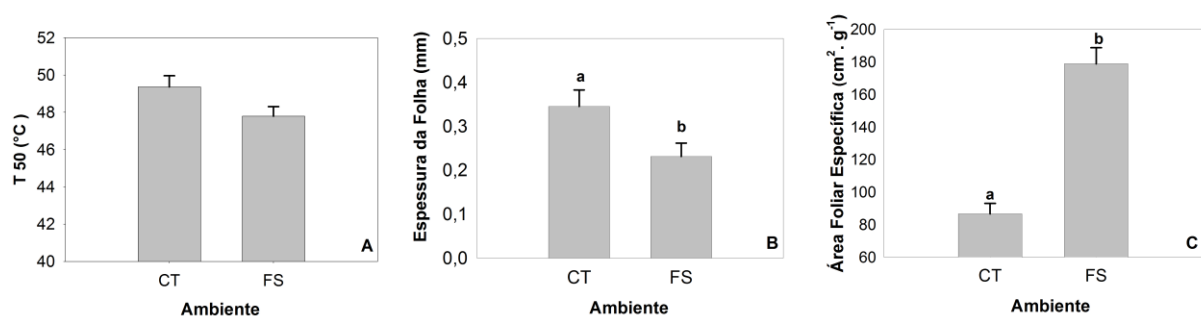


Figura 3. Comparações entre os valores de (A) T₅₀ (°C), (B) espessura foliar (mm) e (C) área foliar específica (cm².g⁻¹) entre espécies de cerrado típico (CT) e de floresta estacional semidecidual (FS). Barras indicam o erro médio padrão e letras diferentes indicam diferença estatisticamente significativa ($p < 0,05$).

Não foram encontradas relações lineares significativas entre os valores de T₅₀ e os parâmetros morfológicos analisados para as espécies arbóreas de cerrado típico ($r^2 = 0,067$ $P = 0,35$; $r^2 = 0,157$ $P = 0,14$. Fig. 4). Também não foram encontradas relações significativas para as espécies arbóreas florestais ($r^2 = 0,012$ $P = 0,70$; $r^2 = 0,045$ $P = 0,45$. Fig. 4).

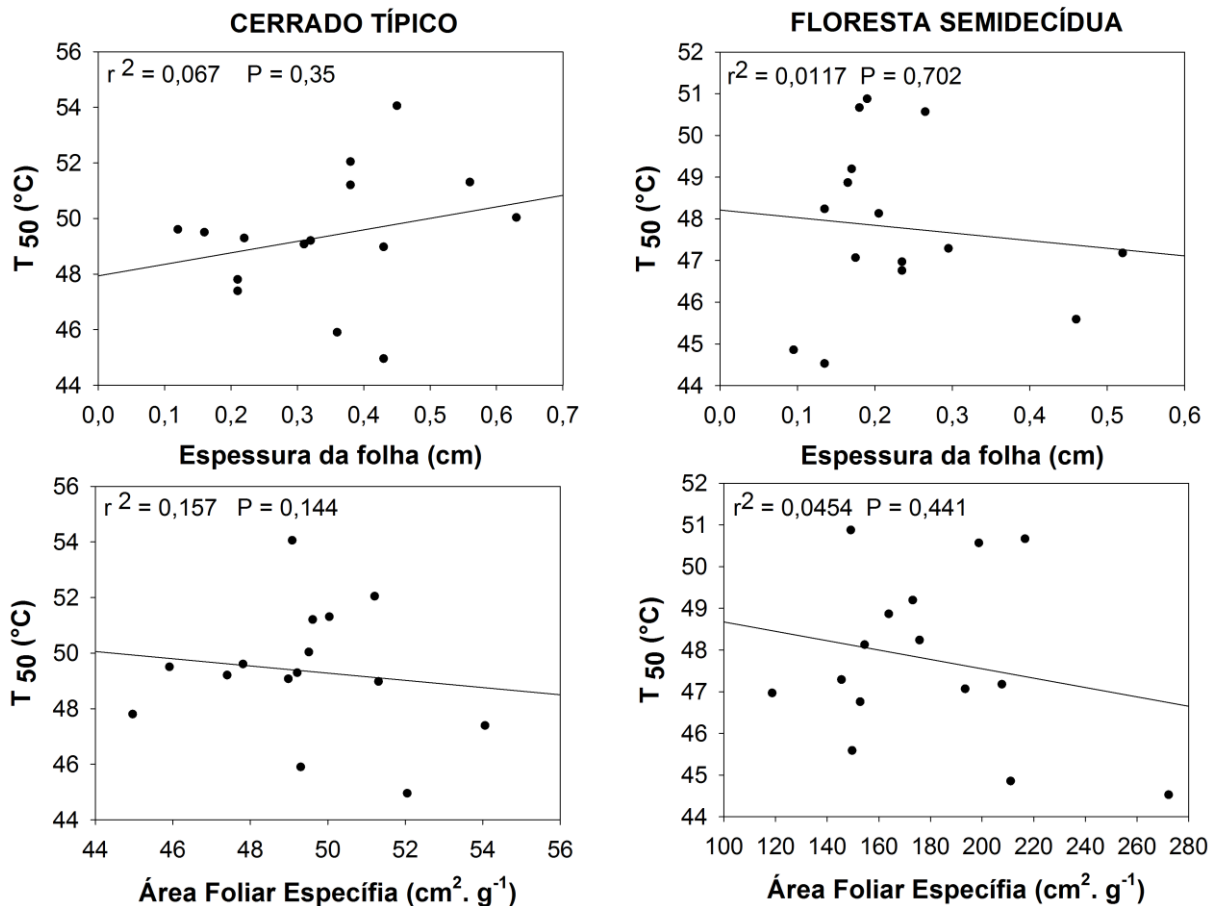


Figura 4. Relação entre o T50 (°C) e os parâmetros morfológicos foliares como: espessura da folha (mm) e área foliar específica (cm².g⁻¹). Gráficos a direita referem-se ao cerrado típico e gráficos a esquerda referem-se a floresta estacional semidecidual.

DISCUSSÃO

Os resultados encontrados não corroboram com a hipótese inicial do estudo, onde se esperava que espécies de cerrado típico fossem mais termotolerantes, o que, juntamente com outros fatores já conhecidos (como a ocorrência de incêndios regulares nas áreas de savanas), ajudaria a barrar o avanço florestal dentro de ambientes savânicos como o de cerrado típico. Assim, num cenário de aquecimento global, nenhuma formação seria favorecida em relação a outra.

Comparando os valores encontrados no presente estudo para termotolerância de espécies típicas de cerrado (49,36°C) com estudos realizados para outros sistemas temperados e tropicais, os dados atuais se assemelham aos valores encontrados para plantas do chaparral na Califórnia (49,98°C; Knight e Ackerly 2003) e é maior que o valor de T₅₀ encontrado para espécies lenhosas típicas de savanas temperadas na China (45,2 °C,

Zhang et al. 2012). Já o valor de T_{50} encontrado nesse estudo para espécies de florestas semidecíduas (47,78°C) se assemelha ao valor encontrado para espécies arbóreas de floresta sazonalmente seca do norte da Índia (47,5°C, Sastry et al. 2018) e é maior que o valor encontrado para as espécies decíduas dessa localidade (45,5°C, Sastry e Barua 2017).

Baseado em trabalhos publicados anteriormente (Zhang et al. 2012; Sastry et al. 2018) esperávamos encontrar valores maiores de termotolerância para espécies savânicas quando comparadas às espécies de floresta estacional semidecidual. Se analisarmos o macro clima dos dois ambientes, as duas fisionomias compartilham períodos sazonais na mesma época do ano, apresentando temperatura ambiente (Fig. 1) e regimes de chuvas muito similares (Ribeiro e Borghetti 2013) e essa pode ser a razão pela qual não apresentam diferenças em seus valores de termotolerância à temperaturas extremas. Além disso, a termotolerância das espécies estudadas aparenta estar vinculada a disponibilidade hídrica do sistema (Sastry et al. 2018). Ponderamos a necessidade de experimentos simulando estresse hídrico para verificar se alguma das formações poderia ser beneficiada pelo aumento da temperatura e a diminuição da precipitação diante das alterações climáticas previstas, tendo em vista que espécies florestais parecem ser mais intolerantes a variações na disponibilidade de água no solo (Vogt et al. 2016, Bottero et al. 2017)

Avaliando os parâmetros morfológicos analisados, espécies de cerrado típico apresentaram maior espessura foliar quando comparadas com espécies florestais, fator já esperado quando comparamos plantas de cerrado típico e de florestas, sendo estas fisionomias tão distintas (Rossatto et al. 2013). Entretanto, não houve relação significativa que comprovasse a hipótese que folhas mais espessas contariam com uma maior tolerância ao calor. Já os valores de AFE foram maiores para espécies presentes em ambientes de florestas quando comparados com valores apresentados por espécies de cerrado típico. É bem conhecido na literatura que espécies florestais apresentam maior AFE por resultado de pressões seletivas para capturar a luz difusa presente em ambientes florestados (Valladares e Niinemets 2008; Hoffmann et al. 2005; Rossatto et al. 2009; Rossatto et al. 2013)

Respalando os dados apresentados por Knight e Ackerly (2003) e Sastry et al. (2018) esperávamos encontrar a AFE correlacionada negativamente com a termotolerância. Presumimos que espécies com maior massa por centímetro de área (AFE) apresentariam menor termotolerância quando exposta às altas temperaturas dos experimentos, havendo assim uma relação negativa entre os parâmetros. Não verificamos a presença dessa relação através dos nossos resultados, assim como Zhang et al. (2012) também não encontraram relação entre os parâmetros e sugerem que a termotolerância e a AFE sejam fatores independentes dentro de sistemas savânicos.

Com os resultados obtidos, frente ao panorama previsto de aquecimento global, a temperatura e parâmetros morfológicos explorados não estariam intimamente ligados a dinâmica de espécies arbóreas adultas, ao menos nesses dois tipos de ambientes estudados. Entretanto, os dados deste estudo foram obtidos com indivíduos adultos, já estabelecidos em campo. O que poderia haver é uma influência destas temperaturas nas taxas de germinação e no funcionamento foliar durante o estabelecimento de plântulas, já que alterações climáticas extremas podem afetar todas as etapas de desenvolvimento das espécies vegetais (Maraghni et al. 2010; Bewley et al. 2013). Estudos que compararam a taxa de germinação de espécies de fisionomias savânicas e florestais encontraram que espécies presentes em áreas de savana exibem maior taxa de germinação em temperaturas mais elevadas (Socolowski e Takaki 2004; Garcia et al. 2007; Ribeiro e Borghetti 2013) sendo mais termotolerantes e podendo ser favorecidas diante do cenário de aquecimento global, sendo assim, acreditamos que isso seria bem aplicado também para o cerrado típico.

Portanto, conclui-se que se houver aumento da temperatura, na ausência do estresse hídrico, esta não estará favorecendo um tipo funcional específico (planta de floresta ou de cerrado), sendo incapaz de modificar as dinâmicas de fronteiras entre cerrado típico e floresta estacional semidecidual. Mudanças na composição das fisionomias estudadas provavelmente ocorrerão quando o aquecimento acompanhar a diminuição da precipitação (Engler et al. 2011; IPCC 2014) beneficiando as espécies de cerrado típico (Malhi et al. 2009). Porém modelagens quanto a disponibilidades de chuvas são incertas diante das mudanças climáticas (IPCC 2014; IPCC 2019), podendo haver também aumentos nas taxas de precipitação nessas paisagens, beneficiando as formações florestais (IPCC 2014).

CONCLUSÃO

Em conclusão a partir dos dados apresentados, a termotolerância de espécies arbóreas de cerrado típico não difere da termotolerância de espécies arbóreas de floresta estacional semidecidual. Adicionalmente, os parâmetros morfológicos analisados não aparentam ter relação com a termotolerância de plantas tropicais de sistemas sazonais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abràmoff MD, Magalhães PJ, Ram SJ (2004). Image processing with ImageJ. *Biophotonics International*, 11 (7), 36-42.
- 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.
- Berry JA, Björkman O (1980). Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 31, 491–543.
- Bewley JD, Bradford K, Hilhorst H, Nonogaki H (2013). *Seeds: Physiology of development germination and dormancy*. New York: Springer, 392.
- Bilger HW, Schreiber U, Lange OL (1984). Determination of leaf heat resistance: Comparative investigation of chlorophyll fluorescence changes and tissue necrosis methods. *Oecologia*, 63, 256-262.
- Bond WJ (2008). What limits trees in C-4 grasslands and savannas? *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 39, 641-659.
- Bond WJ, Parr CL (2010). Beyond the forest edge: ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. *Biological Conservation*, 143, 2395–2404.
- Bottero A, D'Amato AW, Palik BJ, Bradford JB, Fraver S, Battaglia MA, Asherin LA (2017). Density-dependent vulnerability of forest ecosystems to drought. *Journal of Applied Ecology*, 54 (6), 1605-1614.
- Corlett RT (2011). Impacts of warming on tropical lowland rainforests. *Trends in Ecology and Evolution*, 26, 606-613.
- Coutinho LM (1982) Ecological effects offire in Brazilian Cerrado. In: Huntley B1, Walker BH (eds). *Ecology of Tropical Savannas*. *Ecological Studies*, 42, 273-291.

- 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.
- Curtis EM, Knight C, Petrou K, Leigh A (2014). A comparative analysis of photosynthetic recovery from thermal stress: a desert plant case study. *Oecologia*, 175 (4), 1051-1061.
- 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, Baitello JB, Franco GADC, Siqueira MF (2004). Plantas do Cerrado: imagens de uma paisagem ameaçada. Páginas & Letras Editora e Gráfica Ltda.
- Durigan G, Franco GADC, Saito M, Baitello JB (2000). Estrutura e diversidade do componente arbóreo da floresta na Estação Ecológica dos Caetetus, Gália, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 23 (4), 371-383.
- 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.
- Eiten G (1972). The Cerrado Vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38, 201.
- Embrapa, Soja. (1999). Recomendações técnicas para a cultura da soja no Paraná 1999/2000. Londrina: EMBRAPA-CNPSo.
- Engler R, Randin CF, Thuiller W, Dullinger S, Zimmermann NE, Araújo MB, et al. (2011). 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology*, 17 (7), 2330-2341.
- 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, 91-117.

- Garcia QS, Jacobi CM, Ribeiro BA (2007). Resposta germinativa de duas espécies de *Vellozia* (Velloziaceae) dos campos rupestres de Minas Gerais, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 21, 451-456.
- Geange S, Arnold PA et al. (2021) The thermal tolerance of photosynthetic tissues: a global systematic review and agenda for future research. *New Phytologist*, 229 (5), 2497-2513.
- 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.
- Hoffmann WA e Franco AC (2003). Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology*, 91 (3), 475-484.
- 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, 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.
- Hoffmann WA, Orthen B, Franco AC (2004). Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. *Oecologia*, 140, 252-260.
- 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.

- Juhász CEP, Cursi PR, Cooper M, et al. (2006). Soil water dynamics in a toposequence under savanna woodland (cerradão) in Assis, SP, Brazil. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 30, 401-412.
- 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.
- Malhi Y, Aragão LEOC, Metcalfe DB, Paiva R, et al. (2009). Comprehensive assessment of carbon productivity, allocation and storage in three Amazonian forests. *Global Change Biology*, 15 (5), 1255-1274.
- 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.
- Maraghni M, Gorai M, Neffati M (2010). Seed germination at different temperatures and water stress levels, and seedling emergence from different depths of *Ziziphus lotus*. *South African Journal of Botany*, 76, 453-459.
- Markesteijn L, Poorter L, Bongers F, Paz H, Sack L (2011) Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. *New Phytologist*, 191 (2), 480-495.
- Michaletz ST, Weiser M, McDowell N, et al. (2016). The energetic and carbon economic origins of leaf thermoregulation. *Nature Plants*, 2, 16129.
- MMA (Ministério do Meio Ambiente). (2002). Avaliação e identificação de áreas prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição dos benefícios da biodiversidade dos biomas brasileiros. MMA/SBF. Brasília.
- Myers N, Mittermeier R, Mittermeier C, et al. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403 (6772), 853-858.
- Nimer E (1989). Clima. In.: IBGE. Geografia do Brasil – Região Centro-Oeste. Rio de Janeiro, IBGE, 1, 23- 34.

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.

Phelps LN, Chevalier M, Shanahan TM, Aleman JC, et al. (2020). Asymmetric response of forest and grassy biomes to climate variability across the African humid period: influenced by anthropogenic disturbance? *Ecography*, 43 (8), 1118-1142.

Poorter L (2009). Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests. *New Phytologist*, 181 (4), 890-900.

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.

Ramos VS, Durigan G, Franco GADC, Siqueira MF de, Rodrigues RR (2007). Árvores da Floresta Estacional Semidecidual: guia de identificação. Instituto Florestal, Série Registros, 31, 137-141.

Ramos VS, Durigan G, Franco GADC, Siqueira MF de, Rodrigues RR (2015) Árvores da Floresta Estacional Semidecidual: Guia de Identificação de Espécies. 2ª edição. São Paulo: EDUSP.

Ratnam J, Bond WJ, Fersham RJ, Hoffmann WA, et al. (2011). When is a 'forest' a savanna, and why does it matter? *Global Ecology and Biogeography*, 20 (5), 653-660.

Ribeiro JF, Walter BMT (2008). As principais fitofisionomias do Bioma Cerrado. In.: Sano, S. M; Almeida, S. P; Ribeiro, J. F. *Ecologia e flora*. Brasília: EMBRAPA, 1, 152-212.

Ribeiro LC, Borghetti F (2013). Comparative effects of desiccation, heat shock and high temperatures on seed germination of savanna and forest tree species. *Austral Ecology*, 39 (3), 267–278.

Ribeiro MC, Martensen AC, Metzger JP, Tabarelli M (2011). The Brazilian Atlantic Forest: A Shrinking Biodiversity Hotspot. In: Zachos F, Habel J. (eds) *Biodiversity Hotspots*, 405-434. Springer, Berlin, Heidelberg.

- 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, 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, Kolb RM, Franco AC (2015). Leaf anatomy is associated with the type of growth form in neotropical savanna plants. *Botany*, 93 (8), 507-518.
- Ruggiero PGC, Batalha MA, Pivello VR, Meirelles ST (2002) Soil-vegetation relationships in cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, Southeastern Brazil. *Plant Ecology*, 160, 1-16.
- 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.
- Silva JMC, Casteleti CHM (2003). Status of the biodiversity of the Atlantic Forest of Brazil. In: C. Galindo-Leal & I.G. Câmara (eds.). *The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, trends, and outlook*, 43-59.
- 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.
- Smillie RM, Hetherington SE (1990). Screening for stress tolerance by chlorophyll fluorescence. In: Y. Hasimoto, P.J. Kramer, H. Nonami and B.R. Strain (Editors), *Measurement Techniques in Plant Science*. Academic Press, 229-261.

- Socolowski F, Takaki M (2004) Germination of *Jacaranda mimosifolia* (D. Don - Bignoniaceae) seeds: effects of light, temperature and water stress. *Braz. Arch. Biol. Technol*, 47, 785-792.
- Souza CK, Marques Junior, Martins Filho MV, Pereira GT (2003). Influência do relevo e erosão na variabilidade espacial de um Latossolo em Jaboticabal (SP). *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 27, 1067-1074.
- Valladares F, Niinemets U (2008) Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 237-257.
- Valladares F, Skillman JB, Pearcy RW (2002). Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. *American Journal of Botany*, 89, 1275-1284.
- 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.
- Vogt DJ, Vogt KA, Gmur SJ, et al. (2016). Vulnerability of tropical forest ecosystems and forest dependent communities to droughts. *Environmental Research*, 144, 27-38.
- Zhang J, Poorter L, Hao G, Cao K (2012). Photosynthetic thermotolerance of woody savanna species in China is correlated with leaf life span. *Annals of Botany*, 110 (5), 1027–1033.