

DARIO MARTINS PALHARES DE MELO

**Respostas fotossintéticas e germinação de  
sementes de *Smilax goyazana* A.DC.  
(Smilacaceae)**

Tese apresentada ao Instituto de Botânica da  
Secretaria do Meio Ambiente, como parte dos  
requisitos exigidos para a obtenção do título de  
DOUTOR em BIODIVERSIDADE VEGETAL  
E MEIO AMBIENTE, na Área de Concentração  
de Plantas Vasculares em Análises Ambientais.

SÃO PAULO

2008

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

DARIO MARTINS PALHARES DE MELO

**Respostas fotossintéticas e germinação de  
sementes de *Smilax goyazana* A. DC.  
(Smilacaceae)**

Tese apresentada ao Instituto de Botânica da  
Secretaria do Meio Ambiente, como parte dos  
requisitos exigidos para a obtenção do título de  
DOUTOR em BIODIVERSIDADE VEGETAL  
E MEIO AMBIENTE, na Área de Concentração  
de Plantas Vasculares em Análises Ambientais.

ORIENTADORA: DRA. LILIAN BEATRIZ PENTEADO ZAIDAN

CO-ORIENTADOR: DR. AUGUSTO CÉSAR FRANCO

Seção 1.01

Seção 1.02 Ficha Catalográfica elaborada pela Seção de Biblioteca do Instituto de Botânica

Artigo II.                   Melo, Dario Martins Palhares  
M528r    Respostas fotossintéticas e de germinação de sementes de *Smilax goyazana* A.DC.  
          (Smilacaceae) / Dario Martins Palhares de Melo -- São Paulo, 2008.  
          79 p.il.

          Tese (Doutorado) -- Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio  
          Ambiente, 2008  
          Bibliografia.

          1. Fotossíntese. 2. Germinação. 3. Cerrado. I. Título

CDU : 581.132

*predatória humana.*

*Dedico este trabalho aos biomas ameaçados pela ação*

## **Agradecimentos**

Tudo o que é novo surge de uma pequena mudança em cima de algo preexistente. Agradeço em particular a algumas das muitas pessoas que me permitiram elaborar estas idéias, executar meus experimentos e evoluir como profissional:

A meus pais, por tudo, desde o princípio

Aos Coordenadores da Pós-Graduação, pela iniciativa de criar este curso de altíssimo padrão

À minha orientadora de doutorado, Lílian Beatriz Penteado Zaidan, por ter-me aberto as portas do Instituto de Botânica e ter acreditado neste trabalho.

Ao meu co-orientador Augusto César Franco, pelo tratamento gentil, ético e profissional recebido desde minha época de Mestrado e que continuou com sua co-orientação.

Aos professores das disciplinas, pelos ensinamentos.

À minha orientadora Conceição Eneida dos Santos Silveira, por ter-me aberto as portas do mundo maravilhoso da Botânica desde o PIBIC.

À Mestra Íris Almeida dos Santos, pela ajuda nos experimentos e pelo companheirismo nessa jornada.

Ao pesquisador Marco Aurélio Tiné, pela colaboração nos experimentos.

Ao meu irmão Luís, pelos artigos conseguidos junto ao COMUT.

À colega Daniella Vinha, pela ajuda.

À secretária Márcia Regina Ângelo, pelo profissionalismo ímpar e por todo o suporte prestado.

À D. Aparecida Indrigo, responsável pelo Alojamento, por todas as vezes que me conseguiu hospedagem.

Aos colegas dos laboratórios e do alojamento, pela ajuda, pela convivência e pelos ensinamentos.

Aos colegas do HUB e do HRSam e aos chefes Dr. Filipe (HRSam) e Dr. João de Deus (HUB), por todo o apoio ao longo desse período.

E a todos os outros que direta ou indiretamente me possibilitaram essa conquista, mas que por falta de espaço não puderam ser citados, meus sinceros agradecimentos.

## ÍNDICE

Resumo.....	iii
Abstract.....	iv
Introdução Geral e Revisão Bibliográfica.....	1
<i>Smilax goyazana</i> A. DC.: descrição botânica, ocorrência e fenologia .....	5
Fotossíntese em Plantas de Cerrado.....	8
Germinação e Cerrado.....	13
Objetivos.....	15
Capítulo 1 – Respostas fotossintéticas em plantas masculinas e femininas de <i>Smilax goyazana</i> A. DC. nas estações seca e chuvosa	
Resumo.....	17
Abstract.....	17
Introdução.....	19
Material e métodos.....	20
Resultados.....	26
Discussão.....	38
Referências Bibliográficas.....	44
Capítulo 2 – Condições para a germinação de sementes de <i>Smilax goyazana</i> A. DC.	
Resumo.....	50
Abstract.....	50
Introdução.....	51
Material e métodos.....	52
Resultados.....	57
Discussão.....	62
Referências Bibliográficas.....	65
Discussão geral.....	69

<b>Referências.....</b>	<b>72</b>
-------------------------	-----------

## Resumo

A família Smilacaceae é um grupo de monocotiledôneas dióicas de ocorrência mundial. Na América do Sul, apenas o gênero *Smilax* está representado. No Brasil Central, ocorrem cerca de sete espécies, das quais *Smilax goyazana* é a mais comum, aparecendo com razoável dominância fitossociológica no estrato herbáceo. Entretanto, pouco se conhece sobre essa espécie. Os objetivos deste trabalho foram: comparar as respostas fotossintéticas de plantas masculinas e plantas femininas, frente às principais variáveis ambientais do Cerrado, além de verificar os fatores envolvidos para a obtenção de germinação das sementes. Os estudos de respostas fotossintéticas foram baseados na taxa de assimilação de carbono e taxa de transpiração, fluorescência da clorofila a, variação diurna do potencial hídrico foliar. O valor máximo de assimilação de carbono foi similar entre plantas masculinas e femininas e entre a estação seca e a chuvosa, no valor médio de 10,5 (amplitude de 5,5 a 12,3)  $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . As folhas de plantas femininas tenderam a uma maior taxa de transporte de elétrons que as folhas de plantas masculinas, porém, os valores não atingiram a significância estatística. O potencial hídrico foliar comporta-se de modo isoídrico. Foi verificado o efeito combinado, na germinação de sementes, de quatro regimes de temperatura, ausência ou presença de fotoperíodo e exposição ou não à giberelina. A semente é afotoblástica, e a germinação somente ocorreu a 25 °C e a 30 °C, mas a temperatura de 25 °C foi mais propícia à germinação que a temperatura de 30 °C. A exposição à giberelina não alterou a germinabilidade. As sementes apresentam teor reduzido de água (11%) e são caracterizadas como oleaginosas. Os polissacarídeos aparecem como o segundo grupo de compostos de reserva mais abundantes. Conclusão: não há diferenças entre respostas fotossintéticas de plantas masculinas e femininas. O perfil de transpiração foliar e assimilação de carbono a indicam como espécie clímax no ambiente. Para obtenção de mudas a partir de sementes, o melhor tratamento é manter as sementes úmidas a 25 °C constantes.

## Abstract

The Smilacaceae family is a group of dioicous monocotyledons of worldwide occurrence. In South America, only the genus *Smilax* is present. In Central Brazil, there are about seven species, the commonest being *Smilax goyazana*, which occurs with reasonable phytosociological dominance in the herbaceous layer. The objectives of this work were: to compare photosynthetic responses of masculine and feminine plants related to the principal ambient variables of the Cerrado environment and to verify the requirements to obtain germination of the seeds. The studies of photosynthetic responses were based on taxa of carbon assimilation, water evaporation, chlorophyll a fluorescence, diurnal variation of water potential of the leaf. The maximum value of carbon assimilation was similar between masculine and feminine plants as well as between dry and rainy seasons. The medium value was 10.5 (varying from 5.5 to 12.3)  $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . The feminine leaves tended to have a higher electron transport rate than the masculine ones, but the difference was not statistically significant. The water potential is isohydric. A factorial experiment was drawn combining four temperature regimens, darkness or photoperiod and exposition or not to giberellin. The seed is indifferent to light or darkness. Germination only occurred at constant 25 °C or 30 °C, but 25 °C was more favourable to germination. Giberellin did not affect germination. The seeds presented low water content (11%) and could be considered as oleaginous. Polisaccharides appear as the second more abundant ergastic compounds. Conclusion: there are no differences of photosynthetic responses between masculine and feminine plants. The profile of transpiration and carbon assimilation classifies this plant as being a species of climax. To obtain seedlings, the best treatment is to keep moist seeds at a constant temperature of 25 °C.

## INTRODUÇÃO GERAL E REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

Nas angiospermas, o dimorfismo sexual é bastante variado: há espécies hermafroditas, monóicas e dióicas. As espécies hermafroditas, ou seja, cujas flores são hermafroditas, formam a categoria com o maior número de espécies. Por plantas monóicas entendem-se as que produzem flores dióicas, porém, um mesmo indivíduo produz flores pistiladas e flores estaminadas. Por fim, uma espécie é dióica se houver indivíduos somente com flores pistiladas e outros somente com flores estaminadas (Ramsey & Vaughton 2001).

Além desses três tipos básicos, existem as variações:

- a) ginodióicas, isto é, quando há indivíduos que produzem flores hermafroditas e outros que produzem somente flores femininas (pistiladas)
- b) androdióicas, quando há indivíduos que produzem flores hermafroditas e outros que produzem somente flores masculinas (estaminadas)
- c) subdióicas, quando há indivíduos que produzem flores hermafroditas, indivíduos que produzem somente flores estaminadas e indivíduos que produzem somente flores pistiladas.

Do ponto de vista da biologia floral, o dioicismo pode ser entendido como o ponto culminante da especialização floral, a partir da seqüência: autocompatibilidade (ou seja, produção de frutos e sementes mesmo que o pólen provenha da mesma flor) ⇒ autoincompatibilidade (ou seja, produção de frutos e sementes somente se o pólen provier de outra flor) ⇒ dioicismo. De todo modo, é comum certo grau de monoicismo nas espécies dióicas, evidenciado pela presença de estruturas reprodutivas atrofiadas, como estaminódios nas flores femininas ou pistilos atrofiados nas flores masculinas (Matallana *et al.* 2005).

Do ponto de vista geográfico, espécies dióicas são mais freqüentes em ambientes tropicais, onde a diversidade de polinizadores é maior. Não obstante, espécies dióicas necessitam de uma dominância fitossociológica mínima para garantir a ocorrência da polinização e a conseqüente produção de sementes, de modo a manter a espécie no ecossistema. Assim, é pouco usual que uma espécie dióica seja rara em um dado ecossistema: se a espécie está presente, ela certamente o estará com razoável freqüência (Matallana *et al.* 2005).

Evidentemente, a especialização floral se reflete em diferenças na fisiologia floral (vascularização, enzimas, produção de néctar, de resinas, etc), porém, é raro haver diferenças nos órgãos vegetativos. O exemplo do cânhamo-russo é uma notória exceção, pois as plantas masculinas são nitidamente menores, com folhas e caule menos desenvolvidos do que nas plantas femininas. Uma vez que as plantas femininas têm a tarefa de, além de garantir a própria subsistência, nutrir e proteger os frutos e sementes em formação, seria de esperar que

houvesse peculiaridades e adaptações morfofisiológicas nos órgãos vegetativos (Bressman 1934). Ao que parece, as diferenças, quando existem, são discretas e pontuais. Por exemplo, as plantas femininas de *Clusia hilariana* são ligeiramente mais resistentes a excesso de luz do que as plantas masculinas (Liebig *et al.* 2001).

Dentre as espécies dióicas, há aquelas em que ocorre o fenômeno da inversão sexual, isto é, um indivíduo passa a produzir flores hermafroditas ou flores do sexo oposto conforme estímulos específicos (fotoperíodo, choque térmico, comprimentos específicos de onda de luz, etileno, etc.), indicando, em tais plantas, que o dioicismo é um atributo fisiológico, e não algo geneticamente constitucional. Mas o grupo mais comum de espécies dióicas é aquele em que o dioicismo decorre de diferenças cromossômicas entre os sexos, e nesses casos a herança genética por si também é bastante diversificada (Lindsay 1929, Bressman 1934):

- a) espécies em que a determinação do sexo se dá por alelos somáticos, ou seja, grupos cromossômicos indistintos;
- b) espécies em que a determinação sexual decorre de uma aneuploidia ou de uma poliploidia;
- c) espécies em que há um cromossomo sexual, cuja presença determina o sexo feminino;
- d) espécies em que há um cromossomo sexual, cuja presença determina o sexo masculino;
- e) espécies em que há um cromossomo sexual, mas ele é indistinto morfológicamente dos demais cromossomos somáticos.

A família Smilacaceae é um grupo de monocotiledôneas com folhas pecioladas e nervação reticulada, tendo por gênero-tipo *Smilax* L. (Inamdar *et al.* 1983, Conran 1989), que ocorre mundialmente, nas regiões tropical e subtropical da África, América, Eurásia e Oceania (figura 1). Com relação à etimologia, *smilax* é uma palavra de origem grega que significa raspador, em referência aos acúleos caulinares e foliares comuns nessas plantas, e era, na Grécia Antiga, o nome popular de *Smilax aspera* L., planta comum no Mediterrâneo e espécie-tipo do gênero (Andreatta 1980, Bureau of Flora and Fauna of Canberra 1986).

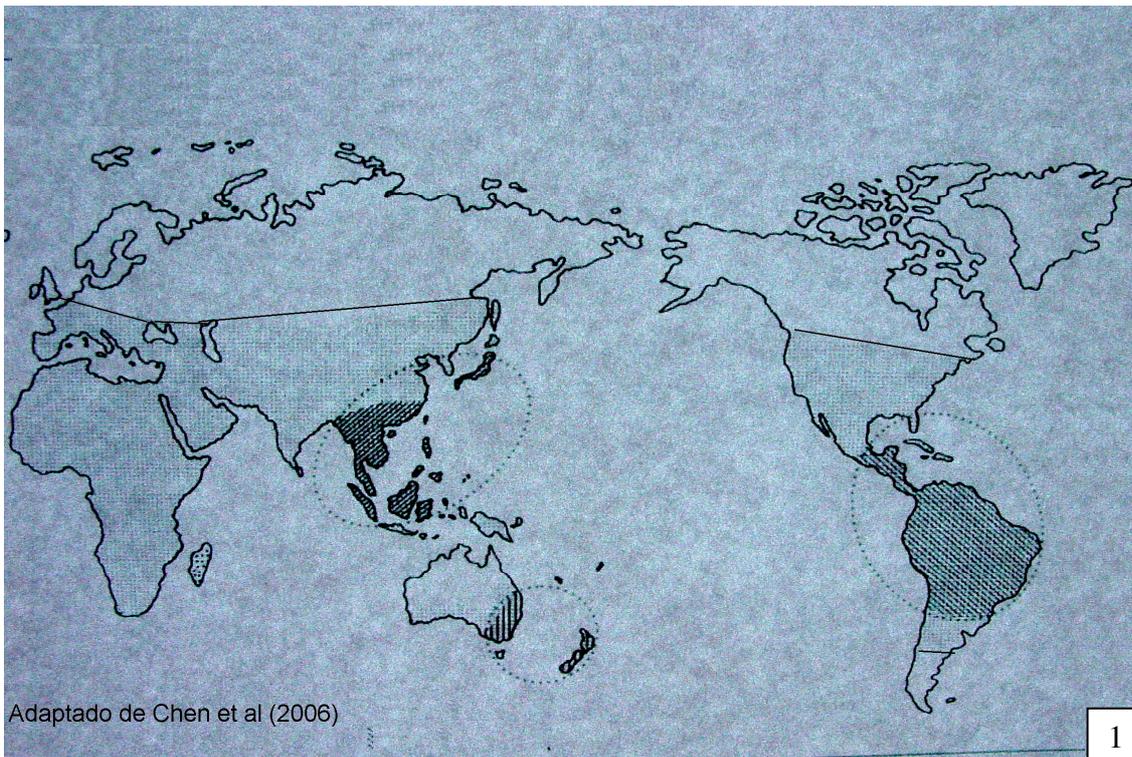


Figura 1: Ocorrência do gênero *Smilax*. As linhas contínuas representam os limites norte e sul de ocorrência do gênero. Adaptado de Chen *et al.* (2006).

Segundo a Flora da Austrália (Bureau of Flora and Fauna of Canberra 1986), a família Smilacaceae seria composta de sete gêneros: *Smilax*, *Eustrephus*, *Geinotoplesium*, *Luzuriaga*, *Petermannia* e *Rhipogonum*. Já segundo Andreatta (1997a), a família comportaria quatro gêneros: *Smilax*, *Heterosmilax*, *Pseudosmilax* e *Rhipogonum*. Embora o gênero *Smilax* tenha sido, no passado, ocasionalmente posicionado na família Liliaceae (Barradas & Figueiredo 1974), mais recentemente, o Angiosperm Phylogeny Group (APG II 2003), com base em técnicas moleculares, sustenta que a família Smilacaceae comporte apenas três gêneros: *Smilax*, *Heterosmilax* e *Pseudosmilax*.

Fósseis de plantas do gênero *Smilax* datam pelo menos do Eoceno (aproximadamente há 40 milhões de anos), ou seja, trata-se de um grupo antigo e bem-sucedido na escala evolutiva (Zhenbo & Dilcher 1988).

No passado, plantas do gênero *Smilax* foram intensivamente usadas contra diversas doenças (Schroeder 1988, Ng & Yu 2001). Mais recentemente, o interesse farmacológico pelo gênero tem recrudescido a partir da constatação que as plantas desse grupo comumente produzem saponinas esteroidais, as quais, tipicamente, são acumuladas nos rizomas, porém não nas folhas (Bernardo *et al.* 1996). Tais substâncias são de interesse por dois aspectos: por serem saponinas e por serem moléculas esteroidais. As saponinas são aplicadas em casos

selecionados de eletroforese para separar tipos de hemoglobina, com vistas a diagnósticos de doenças do sangue (Naoum 1990, Veras *et al.* 2005). Os esteróides servem de base para o desenvolvimento de uma grande classe de medicamentos, os compostos esteroidais, largamente usados como antiinflamatórios, anticoncepcionais e anabolizantes (Silva, 1998).

No gênero *Smilax*, algumas espécies são trepadeiras, outras apresentam porte ereto/escandente. O sistema subterrâneo é rizomatoso, sendo, em algumas espécies, claramente definido em nós e entrenós, enquanto em outras, forma uma estrutura concrecida com as raízes (Andreatta & Menezes 1999). Os ramos aéreos brotam de maneira simpodial, geralmente a partir da gema apical do rizoma, o qual, por sua vez, pode apresentar um aspecto ramificado em função do desenvolvimento de gemas laterais. Um ou mais caules aéreos podem estar presentes (LaFrankie 1985, Martin & Tucker 1985).

São comuns espécies que apresentam capacidade de ocupar diferentes habitats, por exemplo, dunas e florestas adjacentes, com adaptações morfoestruturais (Davis 1891). Algumas espécies podem se tornar invasoras (Ohman 2006) e é possível que alguns vírus possam atuar no seu controle biológico (Thaler *et al.* 2000). Associação com micorrizas é comum, do tipo endomicorrizas, ou seja, enquanto hospedeiras, direcionam as hifas de modo que elas cresçam intracelularmente (Bedini *et al.* 2000, Fisher & Jayachandran 2005).

No gênero *Smilax*, em que todas as espécies são dióicas, não foram registrados hermafroditismo, inversão sexual nem partenocarpia (Humphrey 1914, Speese 1939, Kevan *et al.* 1991, Sawyer & Anderson, 1998). Como esperado, há um certo grau de monoicismo, como a presença de estaminódios nas flores femininas (Guaglianone & Gattuso 1991, Souza *et al.* 2005).

Com relação à herança genética do sexo em *Smilax*, não há aneuploidia nem conjuntos cromossômicos diferenciados. Na meiose da antera de algumas espécies, pode-se detectar um cromossomo diferenciado dos demais, por ser um pouco menor, indicando que pode se tratar do cromossomo sexual. De todo modo, a proporção, nos levantamentos de campo, entre plantas masculinas e femininas é de 1:1, corroborando a idéia de herança genética por cromossomo sexual (Elkins 1914, Humphrey 1914, Speese 1939, Mangaly 1968, Vijayavalli & Mathew 1989, Tasawa & Sasahara 2003).

Dentre as espécies de *Smilax* estudadas, o número  $x$  (número básico de ploidia) é de 12, 13, 14, 15 e 16, sendo 16 o mais comum. O número  $n$  (número básico de cromossomos) é de 12, 13, 14, 15, 16, 32, 48 e 64 (Humphrey 1914, Speese 1939, Mangaly 1968, Vijayavalli & Mathew 1989). Evidentemente, diferenças na morfofisiologia floral estão presentes, tais como a quantidade de flores produzidas por indivíduo e durabilidade da fertilidade floral (Sawyer & Anderson 1998, Souza *et al.* 2005). Quanto aos órgãos vegetativos, estudos comparativos

sobre o tamanho das folhas e o porte do vegetal não mostraram diferenças entre plantas masculinas e plantas femininas (Guaglianone & Gattuso 1991, Mandarim-de-Lacerda & Andreata 1994/1995). Não foram encontradas na literatura referências sobre diferenças fisiológicas relacionadas ao sexo.

Na América do Sul, há somente o registro de ocorrência do gênero *Smilax*. No Brasil, de acordo com Andreata (1997a), ocorrem 31 espécies, enquanto na Argentina, de acordo com Guaglianone & Gattuso (1991), ocorrem oito espécies. O bioma de maior diversidade do gênero é a Mata Atlântica, e não há registros de ocorrência do gênero na Caatinga (Andreata 1997a).

No Brasil Central, ocorrem sete espécies: *S. brasiliensis*, *S. campestris*, *S. cissoides*, *S. fluminensis*, *S. goyazana*, *S. oblongifolia* e *S. polyantha* (Andreata 1997b). Dessas, *S. goyazana* é a mais comum na região do Cerrado de Brasília, aparecendo com razoável dominância fitossociológica no estrato herbáceo (Cavalcanti & Ramos 2001, Munhoz & Felfili 2006).

### ***Smilax goyazana* A.DC: DESCRIÇÃO BOTÂNICA, OCORRÊNCIA E FENOLOGIA**

De Candolle apud Andreata (1997a) a descreve a espécie como planta ereta, subarborescente ou arbustiva, comumente escandente (figura 2). Apresenta caule aéreo cilíndrico, liso, contendo acúleos, demarcado em nós e entrenós. As folhas são completas, apresentando bainha lisa, podendo conter um acúleo, pecíolo de 2,0 a 6,0 mm contendo acúleos. O limbo adquire coloração arroxeada quando a folha é desidratada. É obovado ou elíptico, coriáceo, às vezes emarginado, com base cuneada, margem plana, às vezes aculeada. Apresenta sete nervuras, sendo cinco principais e duas inconspícuas. A nervação é proeminente em ambas as faces, com reticulado denso de aréolas. O botão floral é elíptico. As flores estaminadas são roxas ou esverdeadas. As tépalas dos dois verticilos diferem entre si: as tépalas externas são ovadas, cuculadas, carnosas, de margens membranáceas, enquanto as tépalas internas são oblongas, carnosas, levemente papilosas no ápice. Os estames apresentam anteras oblongas, de mesmo comprimento dos filetes. O eixo terminal da cima umbeliforme é liso. Os estaminódios são em número de seis, filiformes, ultrapassando metade do comprimento do ovário. O pólen é multipseudoporado, em contraste ao da maioria das outras espécies do gênero, em que é inaperturado (Chen *et al.* 2006). As bagas são verdes quando imaturas e roxas quando maduras. As sementes apresentam 5,0 mm de diâmetro, são avermelhadas, esféricas ou plano-convexas (Andreata 1997a). Galhas globosas, glabras, de 1 cm de diâmetro foram ocasionalmente observadas no limbo foliar (Occhioni 1979). O sistema radicular

(figura 3) é composto por três a dez raízes pouco ramificadas, que atingem mais de 50 cm de profundidade.



Figura 2: Área de cerrado *strictu sensu* moderadamente antropizada, localizada no Centro Olímpico da Universidade de Brasília, onde há uma população de *S. goyazana* rebrotando antes do reinício das chuvas.



Figura 3: Dois indivíduos de *S. goyazana* crescendo próximos com parte do sistema subterrâneo exposto.

Ocorre em todo o Brasil Central e também no Paraguai, principalmente em áreas de Cerrado e campos rupestres, sendo ocasional no Pantanal, na borda das matas ciliares e na transição Cerrado/Caatinga (Andreatta 1997a). A dominância fitossociológica da espécie no estrato herbáceo do Cerrado se faz notar, por exemplo, pela marcada presença do pólen circulante no ar na época de floração (Válio & Labouriau 1964, Cardoso *et al.* 1975). Embora as flores sejam nectaríferas e muito visitadas por insetos, anemocoria também é um meio de dispersão do pólen nessa espécie (Cavalcante & Ramos 2001).

Com relação à fenologia, observações de campo sugerem que seja uma das primeiras espécies a rebrotar em áreas queimadas, antes do reinício das chuvas (figura 2), provavelmente por mobilização do amido acumulado no rizoma (Palhares & Silveira 2005). Segundo Munhoz & Felfili (2005), folhas novas são produzidas de agosto a janeiro, ou seja, no final da estação seca e início da chuvosa. Folhas maduras são encontradas de dezembro a julho, portanto, as folhas novas amadurecem em três a quatro meses. Folhas senescentes ocorrem de junho a outubro, ou seja, da metade do período seco ao início do período de produção de novas folhas. A floração ocorre de setembro a janeiro e a dispersão de frutos é gradual, ocorrendo de janeiro a junho, levando cerca de seis meses para amadurecerem. Os frutos são caracterizados por síndrome de dispersão zoocórica, e, à semelhança da maioria das espécies zoocóricas do Cerrado, a frutificação tem início no final do período seco (Munhoz & Felfili 2007). Os eventos fenológicos transcorrem independentemente da ocorrência de fogo. Apesar de ser uma espécie sempre verde, percebe-se que o início da estação seca (que coincide com os meses mais frios do ano) é um período de menor atividade metabólica (Munhoz & Felfili 2005).

## **FOTOSSÍNTESE EM PLANTAS DE CERRADO**

A definição de savana não se encontra, ainda, bem estabelecida internacionalmente. Segundo Mistry (2000), savanas são formações vegetais compostas de um estrato arbóreo/arbustivo laxo associado a um estrato herbáceo, crescendo em um ambiente submetido a secas sazonais e cuja vegetação é adaptada a sobreviver a queimadas naturais recorrentes.

Dentro dessa definição, o Cerrado brasileiro é a savana de maior biodiversidade do mundo. Como em toda savana, a vegetação é exposta a altas irradiâncias solares, altas temperaturas do ar e, na estação seca, baixa umidade relativa do ar (Macedo & Maciel 1984, Franco 2004).

Particularmente, o Cerrado se desenvolve em uma diversidade de solos, que variam de rasos e pedregosos a latossolos argilosos profundos (Rawitscher *et al.* 1943, Felfili *et al.*

1998). Da complexa interação entre o clima, o tipo de solo e a frequência com que o fogo acomete uma dada microrregião surgem as diversas fitofisionomias do Cerrado. Dentre os modelos teóricos que tentam explicar a dinâmica fitofisionômica do Cerrado, a disponibilidade de água no solo na época seca desponta como a principal variável. Cardoso-Leite *et al.* (2005) e Costa & Araújo (2007), estudando fragmentos de cerrado, documentaram estreita relação entre a fitofisionomia e a fitossociologia com a disponibilidade de água, em função do tipo de solo, da topografia do local e da profundidade do lençol freático, ou seja, ocorre em escala regional o mesmo que em nível mundial: a disponibilidade de água é o fator predominante para a distribuição da vegetação (Schulze 1986).

A complexidade da relação entre o clima e o solo do Cerrado está relacionada à diversidade de respostas fotossintéticas e de relações hídricas nas espécies vegetais adaptadas a tal ambiente. Em geral, as plantas jovens têm de suportar o sombreamento, a escassez de água nas camadas mais superficiais do solo e as queimadas, enquanto as plantas adultas já se encontram sob altas irradiâncias solares, mas com um sistema radicular mais profundo (Nardoto *et al.* 1998, Hoffman *et al.* 2004). Evidentemente, a disponibilidade de nutrientes pode alterar o perfil de respostas fisiológicas às vicissitudes do ambiente Cerrado e, nesse sentido, o principal nutriente limitante parece ser o nitrogênio (Bucci *et al.* 2006, Scholz *et al.* 2006).

Por um lado, as altas intensidades luminosas comumente excedem o necessário para a realização de fotossíntese, gerando um estado de hiperexcitação nos fotossistemas que pode ser lesivo caso o excesso de energia absorvida não seja adequadamente drenado (Demmig-Adams & Adams 1992, Majerowicz 2004). Também, a baixa umidade e a alta temperatura do ar propiciam o rápido dessecamento dos tecidos foliares, deixando-os ainda mais suscetíveis à lesão fotoquímica. Por outro lado, os tecidos foliares podem manter-se adequadamente hidratados desde que o controle estomático e a absorção de água pelas raízes sejam eficientes (Franco *et al.* 2007). Todavia, o metabolismo CAM, considerado o meio mais eficiente de manter a fotossíntese com mínima perda de água, tanto no Cerrado como na Caatinga, é praticamente restrito às plantas das famílias Bromeliaceae, Orchidaceae e Cactaceae, as quais, filogeneticamente, são conhecidas por abrigarem um grande número de espécies que realizam esse tipo de fotossíntese (Coutinho 1969).

Em meio a tal variedade de combinações de clima e solo, no Cerrado, existem espécies decíduas, brevidecíduas, semidecíduas e sempre-verdes, ocorrendo lado a lado na mesma região, fato comum também em fitofisionomias da Austrália (Choat *et al.* 2005).

Árvores decíduas produzem folhas com maior massa foliar por área. De acordo com Franco *et al.* (2005), a assimilação de carbono relativa à massa foliar tende a ser maior nas plantas

decíduas ( $92 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ ) do que nas sempre-verdes ( $62 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ ), porém, Prado & Moraes (1997) não haviam detectado diferenças marcantes entre esses dois grupos de plantas.

Com relação à assimilação de carbono pelas sempre-verdes na época seca, existem espécies que reduzem a taxa de assimilação de carbono (principalmente entre meio-dia e catorze horas, período de maior irradiância solar, temperatura mais alta e menor umidade relativa do ar) e espécies que a mantêm inalterada. Entre as espécies que apresentam redução na taxa de assimilação, comumente são mantidas altas taxas de transporte de elétrons na cadeia fotoquímica, sendo o excesso energético dissipado por ajustes no ciclo dos carotenóides (Franco *et al.* 2007). Não obstante, várias espécies sempre-verdes apresentam redução da área foliar total na época seca. Portanto, embora a taxa de assimilação de carbono por unidade de área foliar seja mantida, é possível que essas plantas tenham reduzida, no total, sua capacidade diurna de assimilação de carbono (Johnson *et al.* 1983, Medina & Francisco 1994, Caldas *et al.* 1997, Franco 1998, Nardoto *et al.* 1998, Eamus *et al.* 1999, Lemos-Filho 2000, Franco & Lüttge 2002, Prado *et al.* 2004, Franco 2004, Franco *et al.* 2007).

Com relação ao déficit hídrico no solo, as plantas isoídricas seriam aquelas em que, diante da redução da oferta de água, a condutância estomática é reduzida, porém, é mantida em valores suficientes para a assimilação de carbono pelo vegetal, com manutenção do potencial hídrico foliar. Já as plantas anisoídricas seriam aquelas em que a condutância estomática é drasticamente reduzida e, mesmo assim, o potencial hídrico foliar cai a valores que não permitem o bom funcionamento do processo fotossintético (Tardieu & Simonneau 1998). Assim, de modo geral, as espécies sempre-verdes do cerrado se caracterizam por um comportamento isoídrico: durante a estação seca, à aurora, o potencial hídrico foliar tende a ser aproximadamente o mesmo encontrado na estação chuvosa. Entre 12 e 14 horas, o potencial hídrico foliar atinge valores menores na estação seca do que na época chuvosa. De modo geral, o potencial hídrico foliar à aurora varia de -0,3 a -0,7 MPa, decrescendo ao meio-dia para valores ao redor de -1,5 MPa na época chuvosa e -2,0 MPa na época seca (Meinzer *et al.* 1999). Essa diminuição do potencial hídrico foliar varia conforme a espécie, sendo que em algumas não é tão pronunciada (Perez & Moraes 1991a, Perez & Moraes 1991b, Medina & Francisco 1994, Naves-Barbiero *et al.*, 2000).

O controle estomático da transpiração das folhas das espécies do Cerrado é menos acentuado que o das folhas da Caatinga, formação vegetal brasileira semi-árida. Quando as folhas das espécies do Cerrado são experimentalmente destacadas da planta-mãe, os estômatos permanecem abertos por até 30 a 50 minutos, havendo espécies em que o fechamento se dá em 7 a 10 minutos. Por sua vez, na Caatinga, o fechamento estomático

ocorre em 1 a 3 minutos. Assim, embora haja algum controle da transpiração em espécies do Cerrado, a velocidade de fechamento estomático é lenta (Rawitscher & Ferri 1942, Ferri 1944, Ferri 1955, Ferri & Coutinho 1958).

O fluxo diário de seiva em árvores sempre-verdes do cerrado tende a ser o mesmo na estação seca e na estação chuvosa (Bucci *et al.* 2005). Porém, durante a tarde, na época seca, a vegetação como um todo começa a reduzir sua taxa de transpiração (Maitelli & Miranda 1991), sendo que algumas espécies restringem bastante a transpiração, com redução nos fluxos de seiva bruta (Naves-Barbiero *et al.* 2000). A taxa de transpiração por área foliar é maior na estação seca, em virtude da menor umidade relativa do ar, com maior gradiente de potencial hídrico. Um dos mecanismos para explicar a manutenção do potencial hídrico foliar é justamente a redução da área foliar total, diminuindo a perda de água pelo vegetal. Em espécies em que a área foliar total é mantida na estação seca, nota-se marcado decréscimo na condutância estomática foliar, resultando em economia de água (Bucci *et al.* 2005). Tal redução, ainda que não venha a deprimir a taxa de assimilação de carbono, influencia na discriminação isotópica do carbono, como evidenciado por um aumento nos valores de  $^{13}\text{C}$  na estação seca comparativamente à chuvosa (Mattos *et al.* 1997, Sasaki *et al.* 1997).

No ciclo circadiano, várias espécies do cerrado apresentam abertura estomática noturna (Labouriau *et al.* 1964b) e a transpiração foliar noturna chega a representar 15% a 25% do total transpirado. Tipicamente, a condutância estomática é menor ao início da noite e não chega ao zero. Durante a madrugada, volta a aumentar, com o aumento do fluxo de seiva bruta no lenho (Bucci *et al.* 2004). Dessa forma, devido à transpiração, o potencial hídrico foliar não entra em equilíbrio com o potencial hídrico do solo, e é bem possível que esse grande fluxo noturno de seiva atue também no sentido de permitir maior absorção radicular de nutrientes (Bucci *et al.* 2005). Além disso, toda a estrutura do caule (lenho e casca) é capaz de armazenar certa quantidade de água e, no conjunto, esse volume de água armazenado é mobilizado para a manutenção do potencial hídrico foliar durante o dia. Evidentemente, durante a noite, há competição com a folhagem pelo armazenamento de água, e plantas com maior capacidade de armazenamento de água no caule tendem a apresentar folhas com menores potenciais hídricos de aurora na estação seca (Scholz *et al.* 2007).

No cerrado da região do Distrito Federal, a partir de 50 a 60 cm de profundidade, o potencial hídrico no solo na época seca varia de -2,6 a -1,0 MPa, portanto, permanecendo numa faixa fisiologicamente favorável para uma grande variedade de espécies (Kanegae *et al.* 2000). Paradoxalmente, a maioria das espécies sempre-verdes busca, na estação seca, a água acumulada a 1-2 metros do solo, indicando boa eficiência do sistema radicular na captação de

água, enquanto as espécies decíduas tendem a captar água a profundidades maiores (Jackson *et al.* 1999, Scholz *et al.* 2002, Moreira *et al.* 2003).

As raízes de árvores adultas do cerrado podem atingir profundidades maiores que 8 m e captar, horizontalmente, água a mais de 12 m de distância. Árvores adultas da Amazônia também podem apresentar raízes igualmente profundas e com ampla exploração lateral (Pavlis & Jenik 2000, Sternberg *et al.* 2004). Já com relação a plantas jovens do ambiente Cerrado, muito comumente ocorre um rápido crescimento radicular em profundidade, porém, ao primeiro ano de vida, as raízes das plantas jovens ainda se encontram em camadas de solo em que há redução da disponibilidade hídrica na estação seca. Adaptações fisiológicas incluem a capacidade de entrar em dormência (Palhares & Silveira 2007) e/ou de manter a fotossíntese em taxas mais baixas sob redução do potencial hídrico foliar, apresentando um ponto de compensação fotossintético da ordem de -2,4 a -3,9 MPa (Sato & Moraes 1992, Prado *et al.* 1994, Rocha & Moraes 1997, Sasaki *et al.* 1997, Kanegae *et al.* 2000). Portanto, no que tange ao estabelecimento de espécies no cerrado, um dos pontos críticos não é a profundidade em si que as raízes de árvores adultas atingem, mas a velocidade de crescimento e a profundidade que as raízes das plantas jovens conseguem atingir para captar água do solo.

Com relação a parâmetros fotossintéticos, a maioria dos dados na literatura provém do estrato arbóreo. Embora o Cerrado apresente um estrato herbáceo dominante, é o estrato arbóreo o que tem sido mais estudado nos últimos anos. Sendo assim, a máxima taxa de assimilação de carbono ( $A_{máx}$ ) varia de 4 a 16  $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  e de 39 a 146  $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ . O ponto de compensação luminoso de A varia de 50 a 70  $\mu\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , com ponto de saturação entre 600 a 1500  $\mu\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Por sua vez, a taxa de transporte de elétrons satura em valores 10% a 20% superiores de intensidade luminosa, embora haja espécies cujas taxas de transporte de elétrons saturem quando expostas a intensidades de 380 a 500  $\mu\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , porém mantendo altas taxas de transporte de elétrons sob as altas irradiâncias solares que caracterizam o ambiente savânico (Lemos-Filho *et al.* 2004). A eficiência instantânea no uso da água varia de 2 a 13  $\mu\text{mol de CO}_2$  fixado para cada mmol de  $\text{H}_2\text{O}$  evaporado. A eficiência quântica máxima é estimada entre 0,006 e 0,031  $\mu\text{mol de CO}_2$  fixado para cada  $\mu\text{mol de quanta}$  absorvido (Johnson *et al.* 1983, Caldas *et al.* 1997, Prado & Moraes 1997, Nardoto *et al.* 1998, Franco 1998, Lemos-Filho 2000, Franco & Lüttge 2002, Franco *et al.* 2007). Por sua vez, Nogueira *et al.* (2004) detectaram perfis diferentes com relação ao estágio sucessional no cerrado: as árvores pioneiras tendem a apresentar maior taxa de assimilação de carbono e maior eficiência no uso da água que as espécies secundárias.

## GERMINAÇÃO E CERRADO

O Cerrado se caracteriza por uma grande diversidade de espécies vegetais, que produzem flores, frutos e sementes das mais variadas formas e estratégias funcionais, indicando que a flora, como um todo, realiza um maciço investimento na produção e dispersão de sementes (Rede de Sementes do Cerrado 2003). De fato, plantas jovens das espécies do Cerrado são comumente observadas nos campos. Assim, embora espécies com sistemas subterrâneos com capacidade de rebrotamento sejam comuns no Cerrado (Apezato-da-Glória 2003), é a propagação por meio de sementes a mais importante no estabelecimento e dinâmica da vegetação (Labouriau *et al.* 1964a, Carreira & Zaidan 2003).

Todavia, a sazonalidade climática e as freqüentes queimadas são fatores abióticos que podem ser bastante adversos ao estabelecimento de plantas. As plantas jovens do Cerrado devem estar aptas a sobreviver ao fogo, à seca, à herbivoria, ao parasitismo e à competição alelopática com outros vegetais. Como esperado, no campo, a mortalidade de sementes e plantas jovens é bastante elevada. Uma pequena fração da grande massa de diásporos produzidos é que realmente chega a originar um indivíduo adulto (Oliveira & Silva 1993).

Paradoxalmente, muitas espécies comuns do cerrado são de difícil cultivo. A obtenção de mudas a partir de sementes é, por vezes, uma tarefa complexa. A germinabilidade das sementes de algumas espécies é baixa, e é comum a necessidade de condições específicas para o sucesso germinativo (Sasaki *et al.* 1999a, b, c, d, Carreira & Zaidan 2003).

Dormência de sementes é uma definição ainda imprecisa (Cardoso 2004). É um termo aplicado a sementes que, além de água e uma temperatura ótima, necessitam, para germinarem, de algum estímulo específico como:

- a) Luz (presença, ausência, espectro e fotoperíodo específicos);
- b) Choque térmico (exposição a frio ou a altas temperaturas);
- c) Lesão tegumentar (seja porque o tegumento é impermeável a água e gases, seja porque o tegumento contenha substâncias inibidoras);
- d) Exposição a substâncias químicas, como giberelina, tiouréia, etanol, ácido fórmico, etc;
- e) Outros estímulos, conforme a espécie.

Não existe um único mecanismo de quebra de dormência de sementes. Cada espécie apresenta padrões próprios e bastante peculiares nos seus aspectos anatômicos, fisiológicos e bioquímicos de quebra de dormência (Khan & Ungar 1996, 1997, Rondon *et al.* 2001 Ferreira & Borghetti 2004). No Cerrado, os perfis de viabilidade seminal, dormência e exigências de condições específicas são muito variados, tendo alguma correlação taxonômica com as

famílias. Até o presente momento, não foi evidenciada uma convergência adaptativa em termos de estratégias (Klein *et al.* 1996, Ruggiero & Zaidan 1997, Rede de Sementes do Cerrado 2003).

O tipo mais comum de dormência de sementes no Cerrado é a presença de uma testa impermeável. Se a testa for removida por escarificação, fratura ou mesmo queima, a semente germina tão logo encontre umidade e temperatura favorável. A quebra de dormência pela exposição a altas temperaturas é um fenômeno pouco comum no Cerrado, embora seja uma estratégia freqüente em outras formações savânicas do mundo (Borghetti 2000, Morris *et al.* 2000, Hanley *et al.* 2001).

Por sua vez, a formação de sementes resistentes a altas temperaturas é um fato comum no Cerrado. Os solos do Cerrado são bons isolantes térmicos. Durante a passagem do fogo, que comumente é fugaz (duração ao redor de cinco minutos em um dado ponto), a poucos centímetros de profundidade a temperatura não se eleva além de 70 °C (Coutinho 1978). O tecido vegetal por si só é um isolante térmico, e sementes de algumas espécies chegam a resistir a 100 °C a seco por vários minutos (Palhares 2004). Na literatura, o limite biológico de resistência de sementes a altas temperaturas está ao redor de 120 °C (Hanley *et al.* 2001).

Em suma, o desenvolvimento de processos e tecnologia para a obtenção de plântulas pode ser demorado, e não raro é calcado em tentativa e erro e na observação das condições ecológicas em que as plantas germinam em seu ambiente natural (Cesarino *et al.* 1998, Cesarino & Zaidan 1998). Para muitas espécies do Cerrado, existem dados acerca de como obter germinação das sementes (Felippe & Silva 1984, Rede de Sementes do Cerrado 2003). Para outras, como é o caso de *Smilax goyazana*, pouco se conhece.

## **OBJETIVOS**

*S. goyazana* é uma espécie dióica dominante no estrato herbáceo do Cerrado do Brasil Central. Futuramente, pode haver interesse no cultivo de plantas dessa espécie, devido à produção de compostos de interesse medicinal.

O presente estudo teve por objetivos:

- a) conhecer aspectos ecofisiológicos da fotossíntese de plantas masculinas e femininas de *S. goyazana*, relacionando-os às condições do ambiente do Cerrado e
- b) testar diferentes métodos de quebra de dormência das sementes, visando obter novas plantas.

## CAPÍTULO 1

### **RESPOSTAS FOTOSSINTÉTICAS EM PLANTAS MASCULINAS E FEMNINAS DE *Smilax goyazana* A.DC. NAS ESTAÇÕES SECA E CHUVOSA**

RESUMO – [Respostas fotossintéticas em plantas masculinas e femininas de *Smilax goyazana* A. DC. nas estações seca e chuvosa] *Smilax* é um gênero dióico de ocorrência mundial, com centros de diversidade em ecossistemas úmidos. Embora no Brasil Central haja a citação de outras espécies de *Smilax*, somente *S. goyazana* se destaca no ambiente do Cerrado. O objetivo do estudo foi verificar a plasticidade de respostas fotossintéticas em condições de campo em plantas masculinas e femininas nas estações seca e chuvosa. A taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> (A  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) e a taxa de transpiração (E  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) foram medidas em folhas maduras de plantas masculinas e femininas em um analisador portátil de gases por infravermelho. A fluorescência da clorofila a do fotossistema II foi obtida usando-se um fluorômetro portátil. As medidas do potencial hídrico foliar foram feitas em bomba de pressão. Foram feitas medidas de diferença de acidez titulável entre a aurora e o crepúsculo, na estação seca e na chuvosa. Com a intensidade luminosa de aproximadamente 500  $\mu\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 95% do valor máximo de A foi atingido. O valor máximo de A foi similar entre plantas masculinas e femininas, no valor médio de 10,5 (amplitude de 5,5 a 12,3)  $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Tanto na estação chuvosa como na estação seca, em dias ensolarados, os valores de A e E atingiram o máximo durante a manhã, permanecendo relativamente constantes até o meio-dia, com um leve decréscimo de A e aumento de E no início da tarde. Com relação à fluorescência da clorofila, a curva de resposta TTE/luz mostra saturação luminosa (90% do maior TTE) à intensidade aproximada de 1000  $\mu\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Valores elevados de TTE foram mantidos mesmo sob intensidades luminosas altas. As folhas de plantas femininas tenderam a um maior valor de TTE que as folhas de plantas masculinas, porém, os valores não atingiram a significância estatística ( $0,05 < P < 0,10$ ). O potencial hídrico foliar comporta-se de modo isoídrico, tendendo a ser ligeiramente menor na estação seca. A titulação de ácidos orgânicos não apresentou variação estatisticamente significativa entre a manhã e a tarde. Em conclusão, *S. goyazana* é uma espécie C<sub>3</sub> que mantém a máxima taxa de assimilação de carbono durante a época seca, não havendo diferenças significativas entre plantas masculinas e femininas.

ABSTRACT – [Photosynthetic responses of male and female plants of *Smilax goyazana* A.DC. in dry and rainy seasons] - *Smilax* is a dioicous genus of worldwide occurrence, with centers of diversity in humid ecosystems. Although in Central Brazil there are some species of *Smilax*, only *Smilax goyazana* is found in the Cerrado. The aim of this study was to verify photosynthetic responses of male and female plants in field conditions during the dry and the rainy seasons. The rates of carbon assimilation (A) and of transpiration (E) were measured in

the field using a portable infrared gas analyzer. Chlorophyll a fluorescence was measured with a portable fluorometer. Leaf water potential was measured with a pressure bomb. Differences in titratable acidity from dawn to dusk were measured in the dry and rainy seasons. At about  $500 \mu\text{mol quanta.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  of light intensity, 95% of the maximum value of A was reached. The maximum value of A was similar in male and female plants, reaching the medium value of 10.5 (range of 5.5 to 12.3)  $\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . Both in the dry and in the rainy seasons, values of A and E reached the maximum values during the morning and stayed stable until noon. In the beginning of the afternoon, there was a slight decrease in the value of A and a slight increase in the value of E. Chlorophyll fluorescence showed a light saturation of ETR (90% of the maximum value) at about  $1000 \mu\text{mol quanta.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . High values of ETR were maintained even under high light intensities. The female leaves tended to present higher ETR than male ones, but the values did not reach statistical significance ( $0,05 < P < 0,10$ ). Leaf water potential is isohydric and is slightly lower in the dry season. Titratable acidity did not differ between dawn and dusk. As a conclusion, *S. goyazana* is a  $C_3$  species that keeps the maximum absorbance of  $\text{CO}_2$  per leaf area during the dry season. No significant differences between male and female plants were detected.

## INTRODUÇÃO

O Cerrado, enquanto ambiente savânico, apresenta uma estação seca anual e é exposto a altas irradiâncias solares (Franco 1998). Esse ambiente de alta luminosidade em meio a déficit hídrico é bastante propício para provocar lesão fotoquímica nos fotossistemas das plantas (Demmig-Adams & Adams 1992). Assim, os vegetais ocorrentes nesse ambiente apresentam peculiaridades adaptativas que possibilitam a manutenção da fotossíntese. Diversas estratégias são bem-sucedidas nesse ambiente, de modo que os comportamentos fotossintéticos já observados são bastante variados (Franco 2004, Prado *et al.* 2004).

A vegetação do cerrado se compõe de um estrato arbustivo/arbóreo laxo entremeado por um estrato herbáceo, onde gramíneas predominam em densidade populacional. No entanto, embora o estrato herbáceo do Cerrado responda por cerca de 40% do carbono expirado durante a noite (Miranda *et al.* 1997), há, na literatura, menos estudos sobre a dinâmica fotossintética das plantas do estrato herbáceo em relação às do estrato arbóreo, mesmo após o advento de instrumentos portáteis para estudos de fotossíntese no campo (Johnson *et al.* 1983).

No estrato herbáceo, *Smilax goyazana*, uma planta dióica sempre-verde, tem se apresentado, dentre as não-gramíneas, nos cerrados da região do Distrito Federal, como uma espécie das mais frequentes (Munhoz & Felfili 2005, 2006, 2007), com capacidade de rebrotar em áreas queimadas antes mesmo do reinício das chuvas.

Embora no Brasil Central haja a citação de outras espécies de *Smilax* (Andreatta 1997), somente *S. goyazana* tem se destacado no ambiente do Cerrado (Munhoz & Felfili 2005, 2006, 2007). Isso a torna uma espécie bastante peculiar, uma vez que *Smilax* é um gênero dióico de ocorrência mundial, porém, com centros de diversidade em florestas úmidas (Chen *et al.* 2006).

Por sua vez em espécies dióicas, as plantas femininas são submetidas a demandas metabólicas maiores que as plantas masculinas, devido à necessidade de formação e nutrição de frutos e sementes. Assim, diferenças no desempenho fotossintético, ainda que pontuais, têm sido observadas. Por exemplo, as plantas femininas de *Clusia hilariana* são ligeiramente mais resistentes a excesso de luz do que as plantas masculinas (Liebig *et al.* 2001).

Sendo assim, o presente estudo teve por objetivo geral avaliar a capacidade adaptativa das respostas fotossintéticas da espécie no ambiente do Cerrado e, mais especificamente:

- a) verificar a plasticidade de respostas fotossintéticas frente ao estímulo luminoso, ao período do dia e às estações seca e chuvosa;
- b) detectar se ocorre metabolismo CAM;

c) comparar as respostas fotossintéticas de plantas masculinas e plantas femininas.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

O local de estudos foi o cerrado do Centro Olímpico da Universidade de Brasília, uma área de 160 ha, entre os vértices de coordenadas 15°46'S - 47°50'W e 15°45'S - 47°51'W, com flora representativa do cerrado, conforme levantamento fitossociológico recente (Assunção & Felfili 2004). O clima local é do tipo Aw pela classificação de Köppen, com uma estação chuvosa de outubro a abril e uma estação seca de maio a setembro. A figura 1 resume os dados anuais de temperatura e pluviosidade da região. Detalhes climáticos e edáficos são descritos em Jackson *et al.* (1999), Franco *et al.* (2005) e Bucci *et al.* (2006). Nesse local, indivíduos masculinos e femininos de *S. goyazana* em fase de floração foram identificados e marcados. Exsicatas-testemunha foram depositadas no herbário UB (Universidade de Brasília) sob os números de tombo UB 15269 e UB 15270. Foram selecionadas as folhas plenamente desenvolvidas de plantas em aparente bom estado fitossanitário. As medidas da época seca foram feitas entre a segunda metade de julho e antes do reinício das chuvas em setembro, correspondente a aproximadamente 80 dias sem chuvas. As medições da época chuvosa foram feitas de outubro a abril.

### **Taxa de assimilação de gás carbônico e taxa de transpiração**

A taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> ( $A \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) e a taxa de transpiração ( $E \text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) foram medidas em um analisador portátil de gases por infravermelho (IRGA) modelo LCA<sub>4</sub> da ADC BioScientific, conforme explicado a seguir:

#### Curva de resposta à luz

Foram utilizadas três plantas masculinas e três plantas femininas (duas folhas plenamente expandidas de cada indivíduo). Foram obtidas, no campo, na estação chuvosa (quando há folhas maduras), curvas de resposta à luz acoplando-se à câmara foliar do IRGA uma fonte de luz PLU-002 (ADC BioScientific) com fornecimento máximo de densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFA) de 1250  $\mu\text{mol de quanta.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  dentro da câmara foliar. As medições foram feitas isolando-se o conjunto folha/câmara foliar da luminosidade externa com papel alumínio. As diferentes intensidades luminosas foram obtidas mediante a interposição, entre a fonte de luz e a câmara foliar, de cartões de papel (papel manteiga, papel

vegetal e papel branco), em diversas combinações e espessuras. As intensidades luminosas foram previamente medidas em laboratório, usando-se um sensor de quanta Li-Cor modelo Li-190S calibrado pelo fabricante para a faixa de 400-700 nm, posicionado dentro da câmara foliar. As medições foram feitas, na mesma folha, tanto em sentido ascendente de intensidade luminosa, isto é, partindo-se do escuro até a intensidade máxima luminosa, como descendente, ou seja, decrescendo-se a intensidade luminosa até a escuridão e tomando-se os valores médios em cada ponto luminoso. Em cada ponto luminoso, esperou-se de dois a cinco minutos até que a leitura do aparelho se estabilizasse, quando então era feito o registro dos valores mensurados. Cuidados foram tomados para que a temperatura dentro da câmara foliar permanecesse em uma faixa fisiologicamente favorável, evitando-se o superaquecimento. Foi feito ajuste não-linear de curva de acordo com o modelo dose-resposta segundo a equação sigmoidal de Boltzmann:  $y = a_1 + (a_2 - a_1) / (1 + 10^{\log x_0 - x} \cdot p)$ .

#### Andamento diurno de A e E

Utilizando-se duas plantas masculinas e duas plantas femininas (duas folhas plenamente expandidas por planta), obteve-se, na época seca e na época chuvosa, o andamento diurno de A e E. As medidas foram feitas a cada hora desde as 07h00 (logo após a aurora) até as 17h00 (período pré-crepuscular) em dias plenamente ensolarados.

Comparação entre plantas masculinas e plantas femininas na estação seca e na estação chuvosa e nos períodos da manhã e início da tarde

Foram utilizadas 10 plantas masculinas e 10 plantas femininas (duas folhas plenamente expandidas por planta). Foram feitas medidas de A e E para comparação entre a estação seca e a estação chuvosa; entre plantas masculinas e plantas femininas e entre o início da manhã e o início da tarde, sendo as medidas feitas às 09h00 e às 13h00 em dias plenamente ensolarados. O teste estatístico selecionado para a análise dos dados foi a análise de variância (ANOVA) seguido do teste de Tukey a 0,05.

#### Comportamento estomático noturno

Foram utilizadas três plantas masculinas e três plantas femininas (duas folhas por planta). Na época chuvosa, os valores de A e E foram mensurados às 20:00 (noite) sob condições naturais e, posteriormente, sob iluminação de intensidade máxima fornecida pela fonte PLU,

sendo que as folhas foram iluminadas por 5 a 10 minutos antes das medições. Essas mesmas folhas foram cobertas com papel alumínio e nova mensuração de A e E foi feita na manhã do dia seguinte (dia ensolarado), depois de passados três minutos após a remoção do papel alumínio, com plena exposição à luz solar.

### **Fluorescência da clorofila a**

A fluorescência da clorofila a do fotossistema II foi obtida usando-se um fluorômetro portátil modelo PAM-2100 da Walz, o qual fornece dados segundo a nomenclatura adotada por Genty *et al.* (1989, 1990a, b) e Kooten & Snel (1990). Foram analisados os parâmetros de fluorescência basal (Ft), rendimento quântico máximo (Fm), rendimento quântico aparente  $[(Fm' - Ft) / Fm']$  e taxa aparente de transporte de elétrons pelo fotossistema II (TTE:  $0,84 \times 0,5 \times DFFA \times$  rendimento quântico aparente). As mensurações foram realizadas conforme explicado a seguir:

#### Curva de resposta à luz

Usando um tamanho amostral de três plantas masculinas e três plantas femininas (duas folhas plenamente expandidas por planta), obteve-se, no campo, na época chuvosa (quando há folhas maduras) uma curva de resposta à luz. Previamente ao início das medições, as folhas foram envoltas em papel alumínio por 30 a 40 minutos. O conjunto luz/presilha foliar também foi isolado da luminosidade externa com papel alumínio. As diversas intensidades luminosas foram obtidas com a própria fonte de luz halogênica do fluorômetro. As medições foram feitas em sentido ascendente de intensidade luminosa, isto é, do escuro até a intensidade luminosa máxima (aproximadamente  $4500 \mu\text{mol de quanta.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ). A cada nova intensidade luminosa, esperava-se que o valor da fluorescência basal (Ft) estabilizasse, o que levava de 20 a 40 segundos, quando então era aplicado o pulso saturante de luz para mensuração do rendimento quântico foliar e da taxa de transporte de elétrons (TTE). Foi feito ajuste não-linear de curva de acordo com o modelo dose-resposta segundo a equação sigmoideal de Boltzmann  $y = a_1 + (a_2 - a_1) / (1 + 10^{\log x_0 - x} \cdot p)$ . Adicionalmente, o rendimento quântico efetivo foi obtido após as 20h00, portanto, depois de mais de uma hora sob total escuridão.

Comparação entre plantas masculinas e femininas, entre a estação seca e a chuvosa e entre a manhã e o início da tarde

A comparação entre a taxa de transporte de elétrons de plantas masculinas e plantas femininas na estação chuvosa e na estação seca foi feita em 10 indivíduos masculinos e 10 femininos (duas folhas plenamente desenvolvidas por planta) às 09h00 e às 13h00. O fluorômetro foi mantido na posição mais próxima da folha na presilha foliar, a qual foi posicionada no sentido de receber a maior intensidade de luz solar possível, conforme Bilger *et al.* (1995). O teste estatístico selecionado para a análise dos dados foi a análise de variância (ANOVA) seguido do teste de Tukey a 0,05.

### **Variação diurna do potencial hídrico foliar**

As medidas do potencial hídrico foliar foram feitas em bomba de pressão de Scholander *et al.* (1964), Modelo 1000 da PMS Instruments. O tamanho amostral foi de três plantas masculinas e três plantas femininas (uma folha por planta). Como o pecíolo das folhas é muito curto, foram seccionados os entrenós mais apicais, contendo a última folha do ramo, para mensuração do potencial hídrico. Foram feitas medições na estação chuvosa e na estação seca às 06h00, 13h00 e 17h00.

O teor de água da folha foi mensurado em folhas coletadas às 06h00 e às 17h00 em cinco plantas masculinas e cinco plantas femininas (2 folhas por planta), na época seca e na época chuvosa: 1 g de material foliar (limbo) foi seco em liofilizador até massa constante. O teor hídrico foi expresso em porcentagem da razão entre a diferença de massa fresca e massa seca dividida pela massa fresca  $\{(massa\ fresca - massa\ seca) / massa\ fresca \times 100\}$ .

### **Análise de clorofila a, clorofila b e carotenóides totais**

De cinco plantas femininas e cinco plantas masculinas (duas folhas por planta), foram extraídos, do terço médio foliar, na região entre a nervura principal e a primeira nervura secundária, retângulos de 0,5 cm<sup>2</sup>, que foram imediatamente imersos em 2 mL de dimetilformamida em caixa contendo gelo e depois mantidos no laboratório sob refrigeração a 4 °C no escuro por 48 horas (Moran 1982, Inskeep & Bloom 1985, García & Nicolás 1998). A absorvância da solução obtida a 663,8, 646,8 e 480,0 nm foi lida, em espectrofotômetro modelo GenesysII da ThermoSpectronic. A concentração de clorofila a, clorofila b e carotenóides totais foi calculada conforme a equação de Wellburn (1994) para extração em dimetilformamida.

### **Verificação de metabolismo CAM**

## **Análise da acidez titulável**

Foram utilizadas cinco plantas masculinas e cinco plantas femininas (duas folhas por planta). Na estação seca, foi realizada coleta de folhas no campo, as quais foram mantidas em caixa térmica contendo gelo e levadas rapidamente ao laboratório, onde foram processadas.

Foram feitas medidas de amostras colhidas às 05h00 (sendo o horário da aurora aproximadamente às 05h40min) e às 17h30min (sendo o horário do crepúsculo aproximadamente às 18h30min).

Um grama de limbo foliar foi fragmentado e fervido em 30 mL de água destilada por 30 minutos. O material particulado foi separado da solução por gravimetria. O volume foi completado para 40 mL e titulado com NaOH 0,01N. O volume de NaOH requerido para elevar o pH até 7,0 foi usado para calcular a acidez titulável, expressa em  $\mu\text{Eq}$  de  $\text{H}^+$  por grama de massa fresca foliar (Liebig *et al.* 2001, Nievola *et al.* 2005).

## **Análise de ácidos orgânicos**

### Extração dos ácidos orgânicos

Foram retirados 100 mg do material foliar fresco, proveniente das mesmas folhas anteriormente submetidas à análise de acidez titulável. O material foi fragmentado, acondicionado em frascos tipo eppendorf de 2 mL de capacidade, acrescentando-se 750  $\mu\text{L}$  de metanol:clorofórmio:água (12:5:3) com 400  $\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$  de fenil-beta-D-glucopiranosídeo. A amostra foi colocada em dessecador em 3 ciclos de vácuo de duração de um minuto, para remoção do ar retido no material vegetal. Em seguida, o material foi incubado em banho-maria a 60 °C durante 30 minutos. Após ter sido resfriado em ar ambiente, 750  $\mu\text{L}$  de água destilada foram acrescentados. Após agitação vigorosa, o material foi centrifugado a 10000 g por 3 minutos. 50  $\mu\text{L}$  da fase aquosa, a qual contém os ácidos orgânicos, foram pipetados, postos nos frascos de sililação e dessecados em liofilizador.

### Quantificação de citrato e malato

O material seco em liofilizador foi sililado mediante acréscimo de 200  $\mu\text{L}$  de piridina e 50  $\mu\text{L}$  de BSTFA (N-trimetilsilil-imidazol) e subsequente incubado a 75 °C durante uma hora. O padrão (controle positivo) foi feito com solução de concentração de 1 mg/mL de

ácido cítrico e 1 mg/mL de ácido málico. 500  $\mu\text{L}$  da solução-controle foram , acrescidos de 500  $\mu\text{L}$  de solvente metanol:clorofórmio:água (12:5:3) com 400  $\mu\text{g/mL}$  de fenil-beta-D-glucopiranosídeo e, em seguida, o material foi incubado em banho-maria a 60 °C durante 30 minutos. Após ter sido resfriado em ar ambiente, 500  $\mu\text{L}$  de água destilada foram acrescidos. O material foi agitado vigorosamente e depois foi centrifugado a 10000 g por 3 minutos. Volumes de 20, 50 e 100  $\mu\text{L}$  da fase aquosa da mistura obtida, contendo os ácidos orgânicos, foram pipetados, postos nos frascos de sililação, dessecados em liofilizador e sililados mediante acréscimo de 200  $\mu\text{L}$  de piridina e 50  $\mu\text{L}$  de BSTFA e subsequente incubação a 75 °C durante uma hora.

A leitura foi feita injetando-se 1  $\mu\text{L}$  das soluções sililadas em cromatógrafo gasoso acoplado a um espectrômetro de massa e uma coluna DB<sub>5</sub>, fabricados pela Agilent (Estados Unidos). A temperatura de detecção variou de 90 a 320 °C, em gradiente linear de 20 °C/min, com fluxo de hélio de 1 mL.min<sup>-1</sup>.

## RESULTADOS

A tabela 1 mostra a comparação de A e E entre plantas masculinas e femininas, na estação seca e na estação chuvosa e entre o início da manhã e o início da tarde. Não houve diferenças estatisticamente significativas relacionadas ao sexo das plantas nem à estação do ano nem ao período do dia. Os menores valores médios de A obtidos às 13h00 decorreram de baixos valores encontrados em alguns indivíduos, porém, tais variações não foram suficientes para influir de forma estatisticamente significativa na comparação geral dos valores obtidos.

A figura 2 ilustra a curva de resposta de A e E de folhas de *S. goyazana* em função da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFA). Os dados de plantas masculinas e femininas foram agrupados. Os valores de E permaneceram estáveis e constantes ao redor de 4,0 mmol H<sub>2</sub>O.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup> em todas as DFFAs fornecidas. Os valores de A foram negativos sob escuridão total (respiração no escuro), cerca de - 4,0  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . O ponto de compensação luminoso ficou ao redor de 60  $\mu\text{mol quanta.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . Até uma DFFA de 300  $\mu\text{mol quanta.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , os valores de A aumentaram de forma linear à medida que se aumentou a intensidade luminosa, com uma eficiência fotossintética máxima estimada de 0,03 $\mu\text{mol CO}_2/\mu\text{mol DFFA}$ . Com a intensidade luminosa de aproximadamente 500  $\mu\text{mol quanta.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , 95% do valor máximo de A foi atingido. O valor máximo de A foi obtido com intensidades luminosas de 800 a 1250  $\mu\text{mol quanta.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , no valor médio de 10,5 (amplitude de 5,5 a 12,3)  $\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ .

Com relação ao comportamento diurno de A e E, as tabelas 2 e 3 mostram as condições ambientais de temperatura, CO<sub>2</sub> e DFFA incidente sobre a folha dentro da câmara foliar do IRGA, as quais não diferiram de modo significativo na estação seca e na estação chuvosa nos dias em que as medições foram feitas. Com relação ao CO<sub>2</sub> atmosférico, a maior amplitude em relação à média foi de 5 ppm. Evidentemente, o valor de umidade relativa do ar apresentou diferença entre as estações, sendo menor na estação seca (tabelas 2 e 3). Na estação chuvosa, a maior amplitude em relação à média foi 0,5 mbar, enquanto na época seca, foi de 3,2 mbar. Os dados relativos ao sexo das plantas foram agrupados, uma vez que não houve diferenças estatisticamente significativas entre folhas de plantas masculinas e femininas. A temperatura da câmara foliar esteve sempre dentro de uma faixa fisiologicamente favorável. A concentração atmosférica de CO<sub>2</sub> variou ao longo do dia, sendo maior à noite e à aurora, reduzindo-se progressivamente ao longo do período diurno, com os menores valores obtidos ao início da tarde. Após a aurora, a DFFA apresentava-se em níveis acima do ponto de saturação luminoso ao longo de todo o dia, decrescendo a partir das 15h00. O decréscimo verificado decorreu principalmente de sombreamento pela vegetação circundante, de modo que alguns indivíduos ainda encontravam-se recebendo luz solar em níveis superiores aos de saturação luminosa (tabelas 2 e 3). Somente após as 18h00 foi o período em que todas as plantas estavam recebendo luminosidade abaixo do ponto de saturação fotossintético (dados não mostrados).

Tanto na estação chuvosa como na estação seca, em dias ensolarados, os valores de A e E aumentaram até as 09h00, permanecendo relativamente constantes até as 12h00. Entre 12h00 e 14h00, nota-se, principalmente na época seca, um leve decréscimo de A e aumento de E (figura 3). A partir das 15h00, com o decréscimo da luminosidade solar disponível, os valores de A e E reduzem-se progressivamente.

Durante a noite, as taxas de A e E permaneceram próximas a zero mesmo após 10 minutos sob iluminação artificial. Entretanto, durante o dia, após exposição de 3 minutos à luz solar, as folhas que tinham permanecido cobertas com papel alumínio apresentaram taxas de A ( $7,87 \pm 1,53 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) e E ( $3,32 \pm 0,93 \text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) similares aos das outras folhas da mesma planta.

Com relação à fluorescência da clorofila, o rendimento quântico efetivo foi de  $0,787 \pm 0,014$ . A curva de resposta TTE/luz mostra saturação luminosa (90% do maior TTE) à intensidade aproximada de  $1000 \mu\text{mol quanta.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  (figura 4). Mesmo a partir de intensidades ao redor de  $2500 \mu\text{mol quanta.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  (valores supra-solares, obtidos artificialmente), os valores de TTE persistem elevados, acima de 95% do valor máximo. Por

sua vez, a curva rendimento/luz mostra queda exponencial conforme tenha sido aumentada a intensidade luminosa (figura 5).

Com relação ao sexo, as folhas de plantas femininas tenderam a uma maior TTE que as folhas de plantas masculinas, porém, os valores não atingiram a significância estatística ( $0,05 < P < 0,10$ ). Da mesma forma, não houve diferenças quanto à estação do ano nem ao horário do dia (tabela 4).

Com relação aos teores de clorofila a e b e de carotenóides totais, não houve diferenças significativas entre plantas masculinas e femininas, sendo os dados apresentados na tabela 5. A clorofila a apresenta-se em concentração aproximadamente três vezes maior do que a clorofila b. A concentração de carotenóides totais encontra-se em um valor intermediário entre a concentração de clorofila a e de clorofila b.

A tabela 6 mostra o potencial e o teor hídrico foliar na estação seca e na estação chuvosa. Não houve diferenças estatisticamente significativas entre plantas masculinas e femininas, portanto, os dados relativos a gênero foram agrupados. O potencial hídrico foliar comporta-se de modo isoídrico, sendo maior à aurora que ao início da tarde, com recuperação parcial ao final da tarde. Durante a estação seca, os potenciais hídricos foliares tendem a ser ligeiramente menores que na estação chuvosa, porém, não alcançaram significância estatística ( $P = 0,1$ ) pelo teste t de Student. Apesar de o potencial hídrico ter variado ao longo do dia, o teor hídrico foliar não sofreu variações estatisticamente significativas, permanecendo ao redor de 63%.

A titulação de ácidos orgânicos não apresentou variação estatisticamente significativa entre a manhã e a tarde. À aurora, o valor mensurado foi de  $43,9 \pm 1,38 \mu\text{Eq}$  de acidez .  $\text{g}^{-1}$  de tecido foliar fresco; à tarde, de  $37,6 \pm 1,22 \mu\text{Eq}$  de acidez .  $\text{g}^{-1}$  de tecido fresco. A dosagem de ácidos orgânicos mostrou apenas traços de ácido málico tanto pela manhã como à tarde e não evidenciou a presença de ácido cítrico.

Tabela 1: Taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> (A,  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , média  $\pm$  desvio-padrão), taxa de transpiração foliar (E,  $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ,  $X \pm \sigma$ ) e eficiência no uso da água (EUA,  $\mu\text{mol}$  de CO<sub>2</sub> assimilado/ $\text{mmol}$  H<sub>2</sub>O evaporado) em plantas masculinas (n =10) e femininas (n = 10) de *Smilax goyazana* na época seca e na época chuvosa, às 09h00 e às 13h00 de dias plenamente ensolarados.

		Época seca		Época chuvosa	
		09h00	13h00	09h00	13h00
<b>Plantas</b>					
<b>Femininas</b>	<b>A:</b>	8,98 $\pm$ 1,90	7,07 $\pm$ 1,34	8,87 $\pm$ 1,71	7,22 $\pm$ 1,62
	<b>E:</b>	3,08 $\pm$ 0,71	3,79 $\pm$ 0,97	3,02 $\pm$ 1,15	2,50 $\pm$ 0,58
	<b>EUA:</b>	2,92 $\pm$ 1,31	1,86 $\pm$ 1,16	2,94 $\pm$ 1,43	2,89 $\pm$ 1,10
<b>Plantas</b>					
<b>Masculinas</b>	<b>A:</b>	9,64 $\pm$ 1,96	7,74 $\pm$ 1,60	8,31 $\pm$ 1,67	7,24 $\pm$ 2,00
	<b>E:</b>	3,89 $\pm$ 1,73	4,03 $\pm$ 1,73	3,29 $\pm$ 0,73	3,09 $\pm$ 1,39
	<b>EUA:</b>	2,48 $\pm$ 1,85	1,92 $\pm$ 1,67	2,53 $\pm$ 1,20	2,34 $\pm$ 1,70

Não houve diferenças estatisticamente significativas ao nível de 5% em todas as medidas entre plantas masculinas e femininas, nem entre a época seca e a época chuvosa nem entre 09h00 e 13h00.

Tabela 2. Condições ambientais do andamento diário das respostas fotossintéticas de *Smilax goyazana*, em condições de campo, em dias ensolarados, durante a estação chuvosa. Tch: temperatura média dentro da câmara foliar (°C) A maior amplitude em relação à média foi 1,5 °C. DFFA: densidade de fluxo fotossinteticamente ativo dentro da câmara foliar (85% do valor incidente na superfície externa da câmara foliar, em  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ). Os números entre parênteses expressam o menor e o maior valor mensurado.  $C_{\text{ref}}$ : concentração de  $\text{CO}_2$  (em ppm) do ar atmosférico.  $E_{\text{ref}}$ : pressão parcial do vapor d'água atmosférico em mbar. A maior amplitude em relação à média foi 0,5 mbar.

<b>Hora</b>	<b>Tch</b> °C	<b>DFFA</b> $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$	<b><math>C_{\text{ref}}</math></b> ppm	<b><math>E_{\text{ref}}</math>(chuva)</b> mbar
07h00	17,6	654 (380-840)	404,7	11
08h00	20,0	1215 (1121-1296)	397,5	14,1
09h00	23	1264 (954 – 1659)	395,8	16,3
10h00	25,6	1380 (1181-1461)	390,0	17,7
11h00	28,0	1614 (1205 – 1852)	385,6	16,5
12h00	30,7	1575 (1448 – 1763)	380,4	16,0
13h00	31,2	1481 (1419 – 1813)	375,7	15,6
14h00	31,3	1423 (983 – 1773)	374,9	14,6
15h00	28, 7	1223 (185 – 1518)	390,3	14,5
16h00	28,9	834 (91 – 1408)	392,7	15,0
17h00	27,8	582 (31 - 1105)	393, 6	14,9
20h00	22, 0	0	414,3	14,2

Tabela 3. Condições ambientais do andamento diário das respostas fotossintéticas de *Smilax goyazana*, em condições de campo, em dias ensolarados, durante a estação seca. Tch: temperatura média dentro da câmara foliar (°C) A maior amplitude em relação à média foi 1,3 °C. DFFA: densidade de fluxo fotossinteticamente ativo dentro da câmara foliar (85% do valor incidente na superfície externa da câmara foliar, em  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ). Os números entre parênteses expressam o menor e o maior valor mensurado.  $C_{\text{ref}}$ : concentração de  $\text{CO}_2$  (em ppm) do ar atmosférico.  $E_{\text{ref}}$ : pressão parcial do vapor d'água atmosférico em mbar. A maior amplitude em relação à média foi 3,2 mbar.

<b>Hora</b>	<b>Tch</b> °C	<b>DFFA</b> $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$	<b><math>C_{\text{ref}}</math></b> ppm	<b><math>E_{\text{ref}}</math> (seca)</b> mbar
07h00	18,3	702 (385-870)	406,4	12,5
08h00	21,1	1235 (1211-1299)	393,5	12,5
09h00	23,6	1279 (1000 – 1692)	393,9	12,7
10h00	25,8	1388 (1283-1451)	389,0	14,4
11h00	30,0	1643 (1215 – 1884)	386,3	15,0
12h00	31,3	1675 (1458 – 1733)	379,8	15,2
13h00	32,2	1430 (1409 – 1810)	376,3	14,4
14h00	32,3	1439 (931 – 1789)	374,1	13,6
15h00	27,4	1273 (192 – 1536)	392,6	12,6
16h00	28,1	844 (110 – 1508)	394,2	11,7
17h00	26,7	576 (45 - 1115)	395,6	10,8

Tabela 4: Densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFA) incidente sobre folhas de *Smilax goyazana* (média  $\pm$  desvio-padrão) e taxa de transporte de elétrons nos fotossistemas (TTE) de plantas masculinas (n = 10) e femininas (n = 10), na estação seca e na estação chuvosa, pela manhã (09h00) e no início da tarde (13h00) (média  $\pm$  desvio-padrão).

		Época seca		Época chuvosa	
		09h00	13h00	09h00	13h00
Femininas	DFFA:	1395 $\pm$ 236	1355 $\pm$ 245	1396 $\pm$ 135	1376 $\pm$ 107
	TTE:	104,7 $\pm$ 19,4	102,6 $\pm$ 32,0	122,1 $\pm$ 39,5	114,4 $\pm$ 33,9
Masculinas	DFFA:	1394 $\pm$ 235	1309 $\pm$ 82	1356 $\pm$ 127	1388 $\pm$ 120
	TTE:	74,8 $\pm$ 28,5	81,0 $\pm$ 35,2	94,5 $\pm$ 37,0	119,4 $\pm$ 32,5

Não houve diferenças estatisticamente significativas ao nível de 5% entre a DFFA da manhã e do início da tarde, nem entre a estação seca e a estação chuvosa nem entre plantas masculinas e femininas.

Tabela 5. Teores de clorofila a e b e de carotenóides em relação à area foliar ( $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ ) e à massa fresca foliar ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) em folhas de plantas masculinas (n = 5) e plantas femininas (n = 5) de *Smilax goyzana*.

	Clorofila a		Clorofila b		Carotenóides totais	
	$\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$	$\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$	$\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$	$\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$	$\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$	$\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$
Femininas	59,29±20,40	1185,79±407,98	15,92±5,88	318,52±117,69	22,94±8,25	459,75±164,91
Masculinas	55,58±28,79	1111,67±575,88	15,31±8,37	306,33±167,36	19,78±9,83	395,60±196,59

Diferenças não significativas estatisticamente pelo teste t de Student.

Tabela 6. Potencial hídrico foliar (em MPa, média ± desvio-padrão) e teor hídrico foliar (%) em plantas de *Smilax goyazana* na estação chuvosa (n = 6) e na estação seca (n = 6).

Hora	Potencial hídrico foliar (MPa)		Teor hídrico foliar (%)	
	Estação chuvosa	Estação seca	Estação chuvosa	Estação seca
06h00	- 0,32 ± 0,08	- 0,41 ± 0,12	65 ± 3,5	62 ± 3,3
13h00	-1,10 ± 0,10	- 0,82 ± 0,22	não mensurado	não mensurado
17h00	- 0,48 ± 0,04	- 0,76 ± 0,25	66 ± 1,8	60 ± 3,5

Diferenças estatisticamente não significativas entre a estação chuvosa e a estação seca ( $0,05 < P < 0,1$ ) pelo teste t de Student

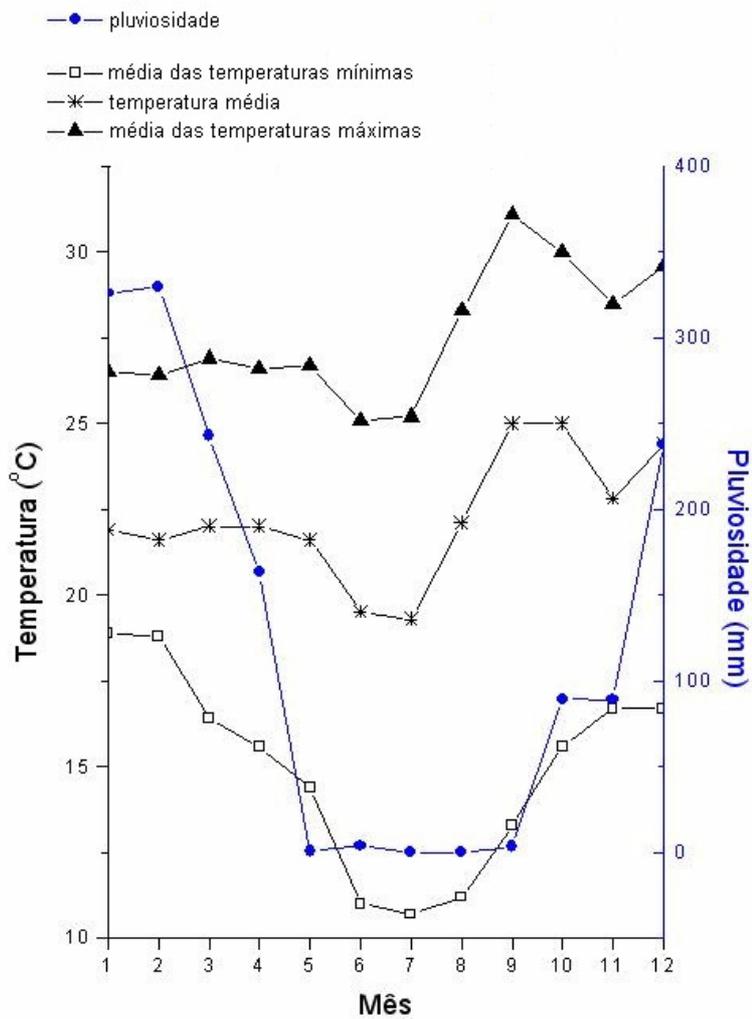


Figura 1: Médias mensais de temperatura e pluviosidade dos anos de 2005 e 2006 na região de Brasília. Dados fornecidos pela estação meteorológica da Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF.

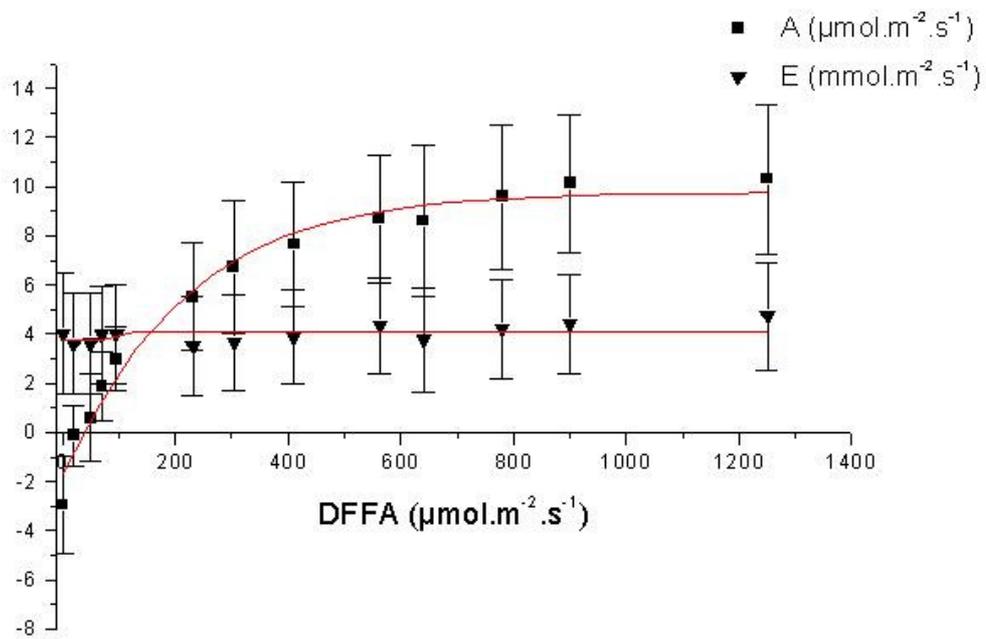


Figura 2. Curva de resposta A (assimilação de gás carbônico,  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) e E (evapotranspiração,  $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) de folhas ( $n = 6$ ) de *Smilax goyazana* em função de diferentes densidades de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFA,  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ), após ajuste não-linear segundo o modelo sigmoidal de Boltzmann  $y = a_1 + (a_2 - a_1) / (1 + 10^{\log x_0 - x})$ . p).  $n = 6$ . A temperatura da câmara foliar variou de 25,7 a 32,4 °C.

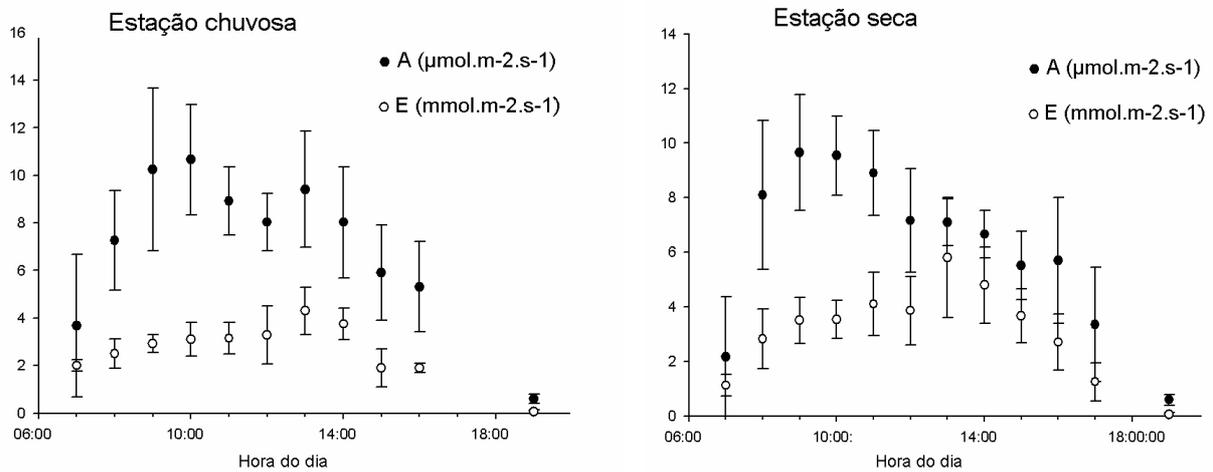


Figura 3. Andamento diurno de A (assimilação de gás carbônico,  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) e E (evapotranspiração,  $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) de folhas ( $n = 4$ ) de *Smilax goyazana* na época chuvosa e na época seca, em dias ensolarados.

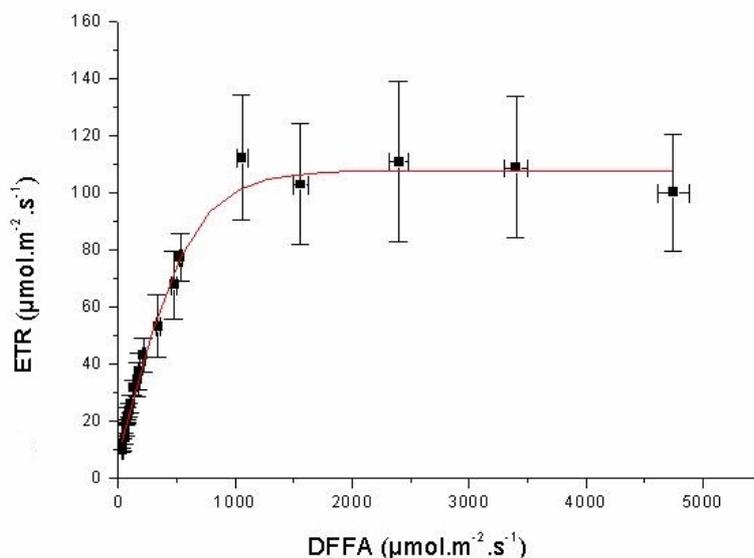


Figura 4: Curva de resposta da taxa de transporte de elétrons (TTE,  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) pelo fotossistema II de folhas ( $n = 6$ ) de *Smilax goyazana* em função de diferentes densidades de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFA,  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ), após ajuste não-linear segundo o modelo sigmoide de Boltzmann  $y = a_1 + (a_2 - a_1) / (1 + 10^{\log x_0 - x} \cdot p)$ .

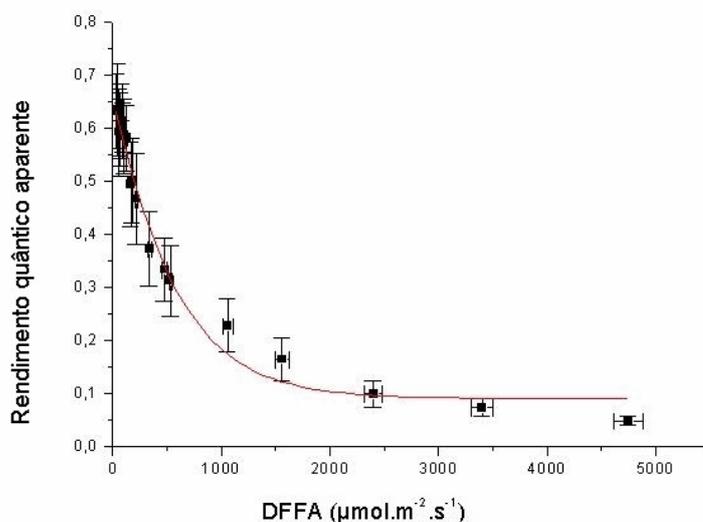


Figura 5: Curva de resposta do rendimento quântico dos fotossistemas de folhas ( $n = 6$ ) de *Smilax goyazana* em função de diferentes densidades de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFA,  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ), após ajuste não-linear segundo o modelo sigmoide de Boltzmann  $y = a_1 + (a_2 - a_1) / (1 + 10^{\log x_0 - x} \cdot p)$ .

## DISCUSSÃO

Poucos estudos sobre respostas fotossintéticas têm sido feitos em plantas do gênero *Smilax*. A espécie mais estudada é *Smilax aspera*, comum no Mediterrâneo e espécie-tipo do gênero. Outros estudos, esparsos, foram realizados em *Smilax australis*, espécie australiana, e *Smilax rotundifolia*, que cresce na América do Norte e considerada, por vezes, invasora.

*Smilax australis* cresce sob o dossel das savanas de eucaliptos da Austrália e também na borda da floresta, ou seja, é adaptada tanto a um ambiente pouco iluminado, recebendo apenas lampejos de luz solar ao longo do dia, como a um ambiente intensamente ensolarado. Quanto maior a insolação onde a planta cresce, maior é a concentração foliar de carotenóides totais, que variam de 0,33 (menos ensolarado) a 0,53 (campo aberto)  $\mu\text{mol}$  de carotenóides. $\text{m}^{-2}$  de superfície foliar. Nas plantas submetidas a baixas irradiâncias solares, os carotenóides componentes do ciclo da zeaxantina permanecem em estado reduzido a maior parte do dia. Nas plantas que recebem lampejos de sol e nas plantas que crescem em campo aberto, os carotenóides permanecem em estado oxidado a maior parte do dia, mesmo após a folha ter sido submetida a um único lampejo de luz solar. Associadamente, o rendimento quântico máximo é de apenas 0,65, indicando forte aparato fotoinibidor. O ponto de compensação luminoso da taxa de liberação de  $\text{O}_2$  é de 60  $\mu\text{mol}$  quanta. $\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , com ponto de saturação luminoso da taxa de transporte de elétrons de 500  $\mu\text{mol}$  quanta. $\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . Durante os períodos de máxima insolação, a taxa aparente de transporte de elétrons persiste elevada, no entanto, mensura-se que apenas 16% a 20% dos fótons incidentes são drenados pelo fotossistema; o restante é dissipado pelo ciclo da xantofila. Sendo assim, *S. australis* tem o comportamento, primariamente, de uma planta de sombra, mas com adaptações bioquímicas para a dissipação do excesso de energia solar, tornando-se uma planta bastante tolerante a diversos regimes de luz (Adams *et al.* 1988, Adams *et al.* 1999).

Folhas de indivíduos de *Smilax rotundifolia* crescidos sob sombra apresentaram os seguintes valores: ponto de compensação luminoso de assimilação de carbono de 25  $\mu\text{mol}$  quanta. $\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , taxa máxima de absorção de carbono de 9,5  $\mu\text{mol}$   $\text{CO}_2$ . $\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , com ponto de saturação luminoso de 360  $\mu\text{mol}$  quanta. $\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , mantendo tal taxa até sob altas intensidades luminosas, da ordem de 2000  $\mu\text{mol}$  quanta. $\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , com uma eficiência no uso da água de 6,2  $\mu\text{mol}$   $\text{CO}_2$ /mmol  $\text{H}_2\text{O}$  (Carter & Teramura 1988). As plantas apresentam vasos calibrosos, com mais de 20  $\mu\text{m}$  de diâmetro, cuja seiva bruta congela totalmente durante o inverno. Na

primavera, as raízes são capazes de gerar uma pressão positiva de 0,1 MPa, evitando o embolismo dos vasos (Cobb *et al.* 2007).

Por sua vez, as plantas jovens de *Smilax aspera* apresentam um rápido crescimento radicular em profundidade. Plantas maiores apresentam um sistema radicular com maior área horizontal. As raízes exploram a água do solo ao longo de todas as camadas, sugerindo que toda a superfície radicular realize absorção de água. Tal como em *S. rotundifolia*, ocorre pressão positiva parcial de raiz da ordem de 0,2 MPa. A taxa de absorção de carbono sob irradiância solar natural varia de 1,4 a 3,5  $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . O potencial hídrico foliar de aurora na época do verão quente e seco é de -2,86 MPa, e sob esse valor as plantas param o crescimento. Na época mais úmida, o valor mensurado foi de -1,17 MPa. (Lillis & Fontanella 1992, Sack *et al.* 2003, Alessio *et al.* 2004).

O ponto de compensação luminoso e as taxas de assimilação de gás carbônico em *S. goyzana* foram similares ao encontrado em outras espécies de *Smilax* estudadas. Em se tratando de plantas do estrato herbáceo, é esperado que a maioria dos indivíduos sofra sombreamento a maior parte do dia (Sack *et al.* 2003). No entanto, as plantas do gênero *Smilax* são geralmente tolerantes a altas intensidades luminosas e aptas também a um máximo aproveitamento de lampejos luminosos (Adams *et al.* 1988, 1999, Alessio *et al.* 2004).

Os valores de clorofila e de carotenóides foram similares às de outras espécies do cerrado, sendo que a razão clorofila a/clorofila b, ao redor de 3,0, é típica de folhas de sol (Carvalho *et al.* 2007). Assim, apesar de o ponto de saturação luminoso ter sido de apenas 1/5 da máxima intensidade solar, *S. goyzana* tolera as altas irradiâncias solares sem demonstrar fotoinibição.

Embora plantas femininas tenham que prover carboidratos para os frutos e sementes, as taxas de assimilação de carbono foram semelhantes entre plantas dos dois sexos. Conforme estudo fenológico, as plantas femininas de *S. goyzana* apresentam frutos durante a maior parte do período chuvoso, com maturação e dispersão gradual dos frutos e sementes (Munhoz & Felfili 2005, 2007). Como o máximo desempenho fotossintético indifere quanto ao sexo, deduz-se que a necessidade de produção de carboidratos para nutrir frutos e sementes não se traduz em uma exigência significativa para o vegetal, não tendo havido, evolutivamente, pressão seletiva para que plantas femininas apresentassem maior taxa de assimilação de carbono que plantas masculinas.

Embora não tenha atingido a significância estatística a 5% de probabilidade, a taxa de transporte de elétrons tendeu a ser maior em plantas femininas. Isso também ocorre para a espécie dióica *Clusia hilariana*, típica de restingas (Liebig *et al.* 2001). Assim, em espécies dióicas, embora não haja diferenças fisiológicas marcantes relativas ao sexo, pequenas variações são eventualmente encontradas.

Comparativamente ao estrato lenhoso, há poucos dados na literatura sobre respostas fotossintéticas do estrato herbáceo do cerrado. Entre mais de 20 espécies de plantas lenhosas (árvores e arbustos) do cerrado, o ponto de saturação luminoso varia de 600 a 1000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (Prado & Moraes 1997), sendo menor, obviamente, em plantas crescidas à sombra (Ronquim *et al.* 2003). Sendo assim, os valores verificados na espécie em estudo são compatíveis aos verificados para as espécies arbóreas estudadas. O fato paradoxal de que plantas crescendo sob o sol intenso do cerrado tenham ponto de saturação luminoso relativamente baixo pode ser explicado pelo motivo que, no campo, as plantas enfrentam restrições de luminosidade devido à nebulosidade, de modo que na maior parte do dia elas não se encontram sob condições de máxima assimilação de carbono (Ort & Baker 1988).

Durante a execução dos experimentos de curva de luz, a taxa de transpiração permaneceu constante. A respiração de escuro ( $-4,0 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) foi muito superior, por exemplo, à de *Leandra lacunosa* ( $-0,9 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), uma espécie lenhosa do Cerrado (Damascos *et al.* 2005b).

As taxas de transpiração (ao redor de  $3,5 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) foram quase o dobro da verificada por Monteiro & Prado (2006) em *Miconia albicans* ( $1,8 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), porém, foram comparáveis às de diversas outras espécies do Cerrado (Nogueira *et al.* 2004).

No cerrado, várias espécies do estrato lenhoso mantêm os estômatos abertos mesmo durante a noite (Rawitscher *et al.* 1943), o que resulta em intenso fluxo ascendente de seiva no tronco, principalmente durante a madrugada (Bucci *et al.* 2005, 2006, Scholz *et al.* 2006). Durante a tarde, algumas espécies restringem a abertura estomática, com redução no fluxo de seiva (Naves-Barbiero *et al.* 2000). Segundo Labouriau *et al.* (1964), folhas de *Smilax cissoides*, ocorrente no cerrado do Distrito Federal e na região de Paraopeba, não apresentam abertura estomática durante a noite. É possível, pois, que a espécie por eles estudada seja na verdade *S. goyazana*, tendo em vista a complexidade taxonômica do gênero *Smilax* que, no Brasil, apenas recentemente foi abordada (Andreato 1997). Sendo assim, futuramente, o estudo do comportamento circadiano dos estômatos de *S. goyazana* poderia esclarecer se os estômatos apresentam abertura durante a madrugada. Do que foi mensurado, e em concordância com a curva de resposta à luz, o estímulo luminoso por si só não é suficiente para abrir os estômatos no início da noite, ao menos não no intervalo de 5 a 10 minutos. Novamente, futuros estudos poderão esclarecer se a iluminação noturna por períodos maiores agiria sobre a abertura estomática.

O andamento diário da fotossíntese mostra a tendência de que, durante a tarde, a taxa de transpiração começa a decrescer mais tardiamente em relação à taxa de assimilação de

carbono. No entanto, o horário de redução da taxa de transpiração (a partir das 15h00) seguiu o padrão da vegetação como um todo (Maitelli & Miranda 1991).

Entre as espécies sempre-verdes do cerrado que foram estudadas, a eficiência no uso da água varia de 2,0 a 13,0  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$  (Prado & Moraes 1997, Nardoto *et al.* 1998, Franco 1998, Franco & Lüttge 2002). *S. goyazana*, pois, mostrou pertencer ao grupo das sempre-verdes que pouco restringem a transpiração estomática. Não obstante, as taxas de assimilação de carbono, as taxas de transpiração e a eficiência no uso da água tendem a caracterizar a espécie, do ponto de vista da sucessão ecológica, como espécie-clímax, uma vez que espécies-clímax do cerrado tendem a apresentar menores taxas de assimilação de carbono e menor eficiência no uso da água que espécies pioneiras (Nogueira *et al.* 2004). Estudos de variação isotópica de carbono e hidrogênio poderão sinalizar o grau de controle estomático durante a estação seca (Mattos *et al.* 1997).

A leve depressão na média de assimilação de carbono após o meio-dia é um evento comum em árvores do cerrado. O início da tarde é particularmente um período menos favorável ao desempenho fotossintético do vegetal, pois é o período mais quente e seco e com maior irradiância solar (Mattos 1998). Algumas espécies mostram fotoinibição nesse período, principalmente na estação seca, enquanto outras lhes são indiferentes (Franco 1998, 2004, Franco & Lüttge 2002, Prado *et al.* 2004, Franco *et al.* 2005). Assim, observou-se que a maioria dos indivíduos de *S. goyazana* tolera bem os excessos de luz do início da tarde, porém, outros indivíduos sofrem leve fotoinibição.

Da mesma forma, tanto na estação seca como na estação chuvosa, o desempenho fotossintético foi o mesmo. Novamente, várias árvores sempre-verdes do cerrado mostram redução, por área foliar, das taxas de assimilação de carbono durante a estação seca, enquanto outras são indiferentes à estação do ano (Franco 1998, 2004, Franco & Lüttge 2002, Franco *et al.* 2005), sendo que padrões similares são vistos também em savanas da Austrália (Eamus *et al.* 1999) e nas savanas da Venezuela (Medina & Francisco 1994).

Mesmo na estação seca, os tecidos foliares mantiveram-se hidratados, caracterizando uma resposta isoídrica (Tardieu & Simonneau 1998). As espécies sempre-verdes do cerrado tendem a apresentar, na estação seca, menores potenciais hídricos foliares tanto à aurora como ao meio-dia, sendo o decréscimo do meio-dia mais significativo (Perez & Moraes 1991a, 1991b, Naves-Barbiero *et al.* 2000, Bucci *et al.* 2004). Em *S. goyazana*, apesar de os valores não terem atingido a significância estatística, foi perceptível uma tendência de menores potenciais hídricos foliares na época seca em comparação à época chuvosa. Por outro lado, o potencial hídrico do início da tarde na estação seca foi bastante similar ao da estação chuvosa, o que contrasta com a maioria das árvores sempre-verdes do cerrado (Bucci *et al.* 2005,

Scholz *et al.* 2007). Contrastam, também, os valores médios de potencial hídrico ao início da tarde: na espécie em estudo, esteve ao redor de -1,0 MPa, comparável ao arbusto *Vellozia squamata* (Mattos 1998), enquanto árvores sempre-verdes atingem valores perto de -2,0 MPa (Meinzer *et al.* 1999). Quanto maior o déficit hídrico, maior tende a ser o decréscimo nas taxas de assimilação de carbono (Lal *et al.* 1996), portanto, *S. goyazana* mantém o mesmo desempenho fotossintético na estação seca por dispor de mecanismos para manter os tecidos foliares hidratados.

Portanto, infere-se que o sistema radicular de *S. goyazana* seja bastante eficiente na captação de água do solo, pois embora a variação de potencial hídrico esteja em contraste com as árvores do Cerrado, está de acordo com o verificado em outras espécies do gênero *Smilax*. É possível que, ao contrário da maioria das espécies do cerrado, que apresentam pontos de compensação fotossintético com potenciais hídricos foliares de -2,5 a -4,0 MPa (Rocha & Moraes 1997, Sasaki *et al.* 1997), *S. goyazana* não tolere dessecação dos tecidos foliares, uma vez que, no cerrado, menor tolerância à dessecação está presente em espécies com sistema radicular mais eficaz na captação de água (Sato & Moraes 1992). Estudos com plantas envasadas poderão confirmar essa hipótese.

O início da estação seca é um período de menor atividade metabólica dessa espécie (Munhoz & Felfili 2005, 2007). Mas também é o período mais frio do ano e com dias mais curtos. Antes mesmo do reinício das chuvas, as plantas de *S. goyazana* podem mostrar rebrotamento e florescimento. De fato, várias espécies do cerrado apresentam suas fenofases independentemente do ciclo das chuvas (Damascos *et al.* 2005a). Assim, o fator limitante para o ciclo fenológico anual não parece ser apenas a água, mas possivelmente o fotoperíodo e a temperatura, ou todos esses fatores ambientais atuando conjuntamente.

A curva de resposta da TTE à luz mostrou um ponto de saturação luminoso maior que o ponto de saturação da assimilação de carbono. Isso é comumente verificado nas árvores do cerrado: a TTE satura em valores mais elevados que a assimilação de carbono (Franco & Lüttge 2002).

Enquanto *S. australis* apresenta rendimento quântico efetivo de 0,65, indicando marcada fotoinibição por carotenóides (Adams *et al.* 1988, 1999), *S. goyazana* mostrou valor próximo a 0,8, o que é considerado o padrão para a maioria das espécies, ou seja, não há uma fotoinibição prévia (Caldas *et al.* 1997). No cerrado, há espécies que apresentam rendimento quântico efetivo reduzido e outras que mantêm valores próximos a 0,80 mesmo na estação seca (Lemos-Filho 2000).

As máximas taxas de TTE verificadas são compatíveis com as de outras espécies do Cerrado, e os valores obtidos foram relativamente elevados, indicando que o fotossistema é

bastante adaptado às altas intensidades luminosas (Mawell & Johnson 2000, Gonçalves & Júnior 2005). Em *S. goyazana*, mesmo intensidades luminosas supra-solares não reduziram substancialmente a TTE, ao contrário de outras espécies do Cerrado em que intensidades de DFFA acima de  $2500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  começam a promover redução de TTE (Lemos-Filho 2000, Lemos-Filho *et al.* 2004).

Com relação à metodologia para triagem de metabolismo CAM, o tempo de extração de ácidos orgânicos de folhas em água fervente varia, na literatura, de cinco minutos (Nievola *et al.* 2005) a duas horas (Liebig *et al.* 2001). Testes com extrações por 5, 30 e 60 minutos foram feitos (dados não mostrados). Nas extrações por apenas cinco minutos, os dados foram instáveis, com altos valores de desvio-padrão. Porém, aparentemente, não houve diferenças entre os tempos de extração de 30 e de 60 minutos.

Sob estresse hídrico, algumas espécies têm a capacidade de expressar o metabolismo CAM. Chama atenção, também, que em *S. goyazana*, o valor da taxa de assimilação de carbono ao início da noite tenha sido próximo a zero, enquanto em outras plantas do cerrado, a taxa atinge valores negativos, da ordem de  $-1,0$  a  $-2,0 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Considerando que o metabolismo CAM é uma gradação evolutiva envolvendo enzimas do ciclo do ácido cítrico (Guralnick & Jackson 2001, Sage 2002), foi levantada a hipótese de que a espécie realizaria um metabolismo CAM fraco no sentido, principalmente, de reciclar o carbono noturno. Entretanto, foi verificado que metabolismo CAM não está presente, mas sim um eficiente controle estomático no início da noite.

Os dados obtidos permitem concluir que *S. goyazana* é uma espécie  $C_3$  isoídrica que não demonstra fotoinibição durante a estação seca, apresentando tolerância a altas intensidades luminosas.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

**Adams, W.W., Demmig-Adams, B., Logan, B.A., Barker, D.H. & Osmond C.B.** 1999. Rapid changes in xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and photosystem II efficiency in two vines, *Stephania japonica* and *Smilax australis*, growing in the understory of an open *Eucalyptus* forest. *Plant Cell and Environment* 22: 125-135.

**Adams, W.W., Terashima, L., Brugnoli, E. & Demming, B.** 1988. Comparisons of photosynthesis and photoinhibition in the CAM vine *Hoya australis* and several  $C_3$  vines growing on the coast of Eastern Australia. *Plant Cell and Environment* 11: 173-181.

**Alessio, G.A., DeLillis, M., Brugnoli, E. & Lauteri, M.** 2004. Water sources and water-use efficiency in Mediterranean coastal dune vegetation. *Plant Biology* 6: 350-357.

**Andreata, R.H.P.** 1997. Revisão das espécies brasileiras do gênero *Smilax* Linnaeus (Smilacaceae). *Pesquisas – Botânica* 47: 7-244.

- Assunção, S. L. & Felfili, J. M.** 2004. Fitossociologia de um fragmento de cerrado *sensu strictu* na APA do Paranoá, DF, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18(4): 903-909.
- Bilger, W., Schreiber, U. & Bock, M.** 1995. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. *Oecologia* 102: 425-432.
- Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C., Campanello, P. & Scholz, F.G.** 2005. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. *Trees* 19: 296-304.
- Bucci, S.J., Scholz, F.G., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C., Campanello, P.I., Villalobos-Vega, R., Bustamante, M. & Miralles-Wilhelm, F.** 2006. Nutrient availability constraints the hydraulic architecture and water relation of savannah trees. *Plant, Cell and Environment* 29: 2153-2167.
- Bucci, S.J., Scholz, F.G., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Hinojosa, J.A., Hoffman, W.A. & Franco, A.C.** 2004. Processes preventing nocturnal equilibration between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species. *Tree Physiology* 24: 1119-1127.
- Caldas, L.S., Lüttge, U., Franco, A. C. & Haridasan, M.** 1997. Leaf heliotropism in *Pterodon pubescens*, a woody legume from the Brazilian cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 9(1): 1-7.
- Carter, G.A. & Teramura, A.H.** 1988. Vine photosynthesis and relationships to climbing mechanisms in a forest understory. *American Journal of Botany* 75(7): 1011-1018.
- Carvalho, A.P.F., Bustamante, M.C., Kozovits, A.R. & Asner, G.P.** 2007. Variações sazonais nas concentrações de pigmentos e nutrientes em folhas de espécies de cerrado com diferentes estratégias fenológicas. *Revista Brasileira de Botânica* 30(1): 19-27.
- Chen, S.C., Zhang, X.P., Ni, S.F., Fu C.X. & Cameron, K.M.** 2006. The systematic value of pollen morphology in Smilacaceae. *Plant Systematics and Evolution* 259: 19-37.
- Cobb, A.R., Choat, B. & Holbrook, N.M.** 2007. Dynamics of freeze-thaw embolism in *Smilax rotundifolia* (Smilacaceae). *American Journal of Botany* 94(4): 640-649.
- Damascos, M.A., Prado, C.H.B.A. & Ronquim, C.C.** 2005a. Bud composition, branching patterns and leaf phenology in cerrado woody species. *Annals of Botany* 96: 1075-1084.
- Damascos, M.A., Ronquim, C.C. & Prado, C.H.B.A.** 2005b. Gas exchange and growth after defoliation on *Leandra lacunosa*, a cerrado woody species with continuous leaf production. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 48(6): 967-974.
- Demmig-Adams, B. & Adams, WW.** 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 43: 599-626.
- Eamus, D., Myers, B., Duff, G. & Williams D.** 1999. Seasonal changes in photosynthesis of eight savanna tree species. *Tree Physiology* 19: 665-671.
- Franco, A.C.** 1998. Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala Montana*, an evergreen savanna species. *Plant Ecology* 136: 69-76.
- Franco, A.C.** 2004. Estratégias funcionais de plantas lenhosas das savanas do Brasil Central. In: Cabrera H.M.(ed). *Fisiologia Ecológica en Plantas*. EUV: Valparaíso (Chile).
- Franco, A.C., Bustamante, M., Caldas, L.S., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Kozovits, A.R., Rundel, P. & Coradin, V.T.** 2005. Leaf functional trait of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees* 19: 326-335.
- Franco, A.C. & Lüttge U.** 2002. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO<sub>2</sub>, assimilation and water use efficiency. *Oecologia* 131: 356-365.
- Franco, A.C., Matsubara, S. & Orthen, B.** 2007. Photoinhibition, carotenoid composition and the co-regulation of photochemical and non-photochemical quenching in neotropical savanna trees. *Tree Physiology* 27: 717-725.

- García, A.L. & Nicolás, N.** 1998. Establishing errors in the spectrophotometric determination of chlorophylls using different solvents. *Journal of Plant Physiology* 152: 392-398.
- Genty, B., Briantais, J.M. & Baker, N.R.** 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta* 990: 87-92.
- Genty, B., Harbinson, J. & Baker, N.R.** 1990a. Relative quantum efficiencies of the two photosystems of leaves in photorespiratory and non-photorespiratory conditions. *Plant Physiology and Biochemistry* 28(1): 1-10.
- Genty, B., Wonders, J. & Baker, N.R.** 1990b. Non-photochemical quenching of  $F_0$  in leaves is emission wavelength dependent. *Photosynthesis Research* 26(1): 133-139.
- Gonçalves, J.F.C. & Júnior, U.M.S.** 2005. Utilization of the chlorophyll a fluorescence technique as a tool for selecting tolerant species to environments of high irradiance. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 17(3): 307-313.
- Guaralnick, L.J. & Jackson, M.D.** 2001. The occurrence and phylogenetics of crassulacean acid metabolism in the Portulacaceae. *International Journal of Plant Sciences* 162(2): 257-262.
- Inskip, W.P. & Bloom, P.R.** 1985. Extinction coefficients of chlorophyll a and b in N,N-Dimethylformamide and 80% acetone. *Plant Physiology* 77: 483-485.
- Jackson, P.C., Meinzer, F.C., Bustamante, M., Goldstein, G., Franco, A.C., Rundel, P.W., Caldas, L., Iglar, E. & Causin F.** 1999. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian cerrado ecosystem. *Tree Physiology* 19: 717-724.
- Johnson, C., Franco, A.C. & Caldas, L.S.** 1983. Fotossíntese e resistência foliar em espécies nativas do cerrado: metodologia e resultados preliminares. *Revista Brasileira de Botânica* 6(2): 91-97.
- Kooten, O.V. & Snel, J.F.H.** 1990. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research* 25: 147-150.
- Labouriau, L.G., Válio, I.F.M., Magalhães, A.C. & Franco, C.M.** 1964. Nota sobre a abertura estomática noturna em plantas dos cerrados. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 36(4): 465-477.
- Lal, A., Ku, S.B. & Edwards, G.E.** 1996. Analysis of inhibition of photosynthesis due to water stress in the  $C_3$  species *Hordeum vulgare* and *Vicia faba*. *Photosynthesis Research* 49(1): 57-69.
- Lemos-Filho, J.P.** 2000. Fotoinibição em três espécies do cerrado na estação seca e na estação chuvosa. *Revista Brasileira de Botânica* 23(1): 45-50.
- Lemos-Filho, J.P., Goulart, M.F. & Lovato, M.B.** (2004). Chlorophyll fluorescence parameters in populations of two legume trees: *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville (Mimosoideae) and *Cassia ferruginea* (Schrad.) Schrad. ex DC. (Caesalpinioideae). *Revista Brasileira de Botânica* 27(3): 527-532.
- Liebig, M., Scarano, F.R., Mattos, E.A., Zaluar, H.L.T. & Lüttge, U.** 2001. Ecophysiological and floristic implications of sex expression in the dioecious neotropical CAM tree *Clusia hilariana* Schltdt. *Trees* 15(5): 278-288.
- Lillis, M. & Fontanella, A.** 1992. Comparative phenology and growth in different species of the Mediterranean maquis of central Italy. *Vegetatio* 99/100: 83-96.
- Maitelli, G.T. & Miranda, A.C.** 1991. Evapotranspiração e fluxos de energia no cerrado. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 63(3): 265-272.
- Mattos, E.A.** 1998. Perspectives in comparative ecophysiology of some Brazilian vegetation types: leaf  $CO_2$  and  $H_2O$  gas exchange, chlorophyll a fluorescence and carbon isotope discrimination. In: Scarano, F.R. & Franco, A.C. (eds). *Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics. Series Oecologia Brasiliensis v. 4.* PPGE-UFRJ: Rio de Janeiro.

- Mattos, E.A., Reinert, F. & Moraes, J.A.P.V.** 1997. Comparison of carbon isotope discrimination and CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O gas exchange between the dry and the wet season in leaves of several cerrado woody species. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 9(2): 77-82.
- Medina, E. & Francisco, M.** 1994. Photosynthesis and water relations of savanna tree species differing in leaf phenology. *Tree Physiology* 14: 1367-1381.
- Meinzer, F.C., Goldstein, G., Franco, A.C., Bustamantes, M., Iglar, E., Jackson, P., Caldas, L. & Rundel, P.W.** 1999. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Functional Ecology* 13(2): 273-282.
- Miranda, A.C., Miranda, H.S., Lloyd, J., Grace, J., Francey, R.J., McIntyre, J.A., Meir, P., Riggan, P., Lockwood, R. & Brass, J.** 1997. Fluxes of carbon, water and energy over Brazilian cerrado: an analysis using eddy covariance and stable isotopes. *Plant, Cell and Environment* 20: 315-328.
- Monteiro, J.A.F. & Prado, C.H.B.A.** 2006. Apparent carboxylation efficiency and relative stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in an evergreen cerrado species during water stress. *Photosynthetica* 44(1): 39-45.
- Moran, R.** 1982. Formulae for determination of chlorophyllous pigments extracted with N,N-Dimethylformamide. *Plant Physiology* 69: 1376-1381.
- Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M.** 2005. Phenology of the herbaceous layer in a campo sujo community in the Fazenda Água Limpa, Federal District, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 19: 979-988.
- Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M.** 2006. Phytosociology of the herb-subshrub layer in an area of campo sujo, Distrito Federal, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 20: 671-686.
- Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M.** 2007. Reproductive phenology of an herbaceous-subshrub layer of a savannah (campo sujo) in the Cerrado Biosphere Reserve I, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 67(2): 299-307.
- Nardoto, G.B., Souza, M.P. & Franco, A.C.** 1998. Estabelecimento e padrões sazonais de produtividade de *Kielmeyera coriacea* (Spr) Mart. nos cerrados do Planalto Central. *Revista Brasileira de Botânica* 21(3): 313-319.
- Naves-Barbiero, C.C., Franco, A.C., Bucci, S.J. & Goldstein G.** 2000. Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre-verdes no campo sujo e cerradão. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 12(2): 119-134.
- Nievola, C.C., Kraus, J.E., Freschi, L., Souza, B.M. & Mercier, H.** 2005. Temperature determines the occurrence of CAM or C<sub>3</sub> photosynthesis in pineapple plantlets grown *in vitro*. *In Vitro Cell and Developmental Biology – Plant* 41: 832-837.
- Nogueira, A., Martinez, C.A., Ferreira, L.L. & Prado, C.H.B.A.** 2004. Photosynthesis and water use efficiency in twenty tropical tree species of differing succession status in a Brazilian reforestation. *Photosynthetica* 42(3): 351-356.
- Ort, D.R. & Baker, N.R.** 1988. Consideration of photosynthetic efficiency at low light levels as a major determinant of crop photosynthetic performance. *Plant Physiology and Biochemistry* 26: 555-565.
- Perez, S.C. & Moraes, J.A.** 1991a. Curso diário e sazonal da água e da condutância estomática em espécies de cerradão. *Revista Brasileira de Biologia* 51(4): 805-811.
- Perez, S.C. & Moraes, J.A.** 1991b. Determinações de potencial hídrico, condutância estomática e potencial osmótico em espécies dos estratos arbóreo, arbustivo e herbáceo de um cerradão. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 3(1): 27-37.
- Prado, C.H.B.A. & Moraes, J.A.P.V.** 1997. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica* 33(1): 103-112.
- Prado, C.H.B.A., Wenhui, Z., Rojas, M.H.C. & Souza, G.M.** 2004. Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 16(1): 7-16.

- Rawitscher, F., Ferri, M.G. & Rachid, M.** 1943. Profundidade dos solos e vegetação em campos cerrados do Brasil meridional. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 15(4): 267-294.
- Rocha, A.M.S. & Moraes, J.A.P.V.** 1997. Influência do estresse hídrico sobre as trocas gasosas em plantas jovens envasadas de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 9(1): 43-48.
- Ronquim, C.C., Prado, C.H.B.A. & Paula, N.F.** 2003. Growth and photosynthetic capacity in two woody species of cerrado vegetation under different radiation availability. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 46(2): 243-252.
- Sack, L., Grubb, P.J. & Marañón, T.** 2003. The functional morphology of juvenile plants tolerant of strong summer drought in shaded forest understories in Southern Spain. *Plant Ecology* 168: 139-163.
- Sage, R.F.** 2002. Are crassulacean acid metabolism and C<sub>4</sub> photosynthesis incompatible? *Functional Plant Biology* 29: 775-785.
- Sage, R.F. & McKown, A.D.** 2006. Is C<sub>4</sub> photosynthesis less phenotypically plastic than C<sub>3</sub> photosynthesis? *Journal of Experimental Botany* 57(2): 303-317.
- Sato, A. & Moraes, J.A.P.V.** 1992. O efeito do estresse hídrico sobre as trocas do CO<sub>2</sub> gasoso em plantas jovens de espécies do cerrado. *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 35(4): 763-775.
- Sasaki, R.M., Machado, E.C., Lagoa, A.M.M.A. & Felipe, G.M.** 1997. Effect of water deficiency on photosynthesis of *Dalbergia miscolobium* Benth., a cerrado tree species. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 9(2): 83-87.
- Scholander, P.F., Hammel, H.T., Hemmingsen, E.A. & Bradstreet, E.D.** 1964. Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 52(1): 119-125.
- Scholz, F.G., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C & Miralles-Wilhelm, F.** 2006. Removal of nutrient limitations by long-term fertilization decreases nocturnal water loss in savanna trees. *Tree Physiology* 27: 551-559.
- Scholz, F.G., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C & Miralles-Wilhelm, F.** 2007. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. *Plant, Cell and Environment* 30: 236-248.
- Tardieu, F. & Simonneau, T.** 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modeling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany* 49 (supl.): 419-432.
- Wellburn, A.R.** 1994. The spectral determination of chlorophylls a and b as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology* 144: 307-313.

## CAPÍTULO 2

CONDIÇÕES PARA A GERMINAÇÃO DE SEMENTES DE *Smilax goyazana* A.DC.

RESUMO – [Condições para a germinação de sementes de *Smilax goyazana* A. DC.] Apesar de o gênero *Smilax* ter ocorrência mundial e também ocupar com razoável dominância fitossociológica uma ampla variedade de ecossistemas, as espécies se caracterizam por serem de cultivo difícil: a germinação ocorre apenas em faixas estreitas de temperatura, levando várias semanas a meses. Em sementes de *Smilax goyazana*, foi verificado o efeito combinado, na germinação de sementes, de quatro regimes de temperatura, ausência ou presença de fotoperíodo e exposição ou não à giberelina. Foram mensurados o teor de água, proteínas, lipídios e carboidratos e foi feito estudo anatômico das sementes por técnicas usuais. O embrião é disperso ainda em estágio de torpedão. A semente é composta pelo endosperma, constituído de células com paredes secundárias espessadas e que apresentam acúmulo de gotículas lipídicas no vacúolo. As sementes são afotoblásticas e indiferentes à exposição à giberelina. A germinação somente ocorreu a 25 °C e a 30 °C constantes. A temperatura de 25 °C foi mais propícia à germinação do que a temperatura de 30 °C. A germinabilidade foi inferior a 40%. As sementes apresentaram teor reduzido de água (11%). Os lipídios foram os principais compostos de reserva, seguidos dos polissacarídeos.

ABSTRACT – [Conditions for germination of seeds of *Smilax goyazana* A. DC.] Although the genus *Smilax* presents a worldwide occurrence and shows a reasonable phytosociological dominance in a great variety of ecosystems, the species are characterized as difficult to cultivate: the germination of the seeds occurs only in narrow amplitudes of temperatures after taking some weeks to some months. The combined effect of four temperature regimens, absence or presence of photoperiod and exposition or not to giberellic acid was verified in seeds of *Smilax goyazana*. Contents of water, lipids, proteins and carbohydrates were measured. The seeds are indifferent to light and to exposition to giberellin. Germination only occurred at constant 25 °C or 30 °C. The temperature of 25 °C showed to be more appropriate than 30 °C. Germinability was lower than 40%. The seeds present low water content (11%). The lipids are the main reserve component, followed by the polysaccharides.

## INTRODUÇÃO

As plantas do gênero *Smilax* ocorrem com razoável dominância fitossociológica nos ecossistemas onde se desenvolvem, uma vez que espécies vegetais dióicas, se não mantiverem uma densidade populacional mínima, tendem a desaparecer de um dado ambiente, em virtude da não-geração de novos indivíduos (Matallana *et al.* 2005).

Não obstante, essas plantas comumente acumulam saponinas esteroidais no rizoma, as quais são substâncias de interesse farmacológico, utilizadas na produção de medicamentos e também como reagente em testes diagnósticos (Naoum 1990, Bernardo *et al.* 1996, Veras *et al.* 2005), suscitando, assim, interesse no cultivo em maior escala.

Porém, ao que consta, a reprodução vegetativa em *Smilax* é bastante improvável de ocorrer. Pogge *et al.* (1974) tentaram enraizar estacas de duas espécies comuns na América do Norte, *S. rotundifolia* e *S. glauca*, tendo conseguido, no máximo, enraizamento em menos de 30% das estacas, conforme o desenho experimental empregado. Por sua vez, reprodução *in vitro* tem sido bem-sucedida apenas em uma espécie ocorrente do Japão, *S. oldhami* (Tazawa & Sasahara 2003).

Paradoxalmente, apesar da dominância fitossociológica, as sementes das espécies de *Smilax* se caracterizam por serem de cultivo difícil. Em condições de laboratório, *S. aspera*, espécie do Mediterrâneo, mostrou dormência de um ano em terra de vaso até ocorrer a germinação, em proporções menores que 10%. A exposição à giberelina e ao ácido sulfúrico reduziu substancialmente a germinabilidade (D'Antuono & Lovato 2003).

A germinabilidade das sementes de duas espécies da América do Norte, *S. rotundifolia* e *S. glauca*, em laboratório com temperaturas de 20 °C a 23 °C, foi de 95%, sendo que o processo de germinação inicia-se após 30 dias e prolonga-se até 18 meses. Essas sementes são fotoblásticas parciais e perdem a viabilidade se embebidas em água em temperatura desfavorável. São viáveis por pelo menos cinco anos quando mantidas em frasco seco. A exposição à giberelina, tiouréia e ácido fórmico reduz substancialmente a germinabilidade. (Pogge & Bearce 1989)

Sementes de *S. campestris*, ocorrente na Argentina e no Brasil, mostram germinabilidade superior a 80% se mantidas a temperaturas constantes superiores a 25 °C. Apresentam um comportamento fotoblástico negativo parcial. Temperaturas alternadas promovem redução na germinabilidade. (Rosa & Ferreira 1997)

Em cinco espécies ocorrentes no Brasil, os maiores percentuais de germinação foram obtidos a 25 °C constantes. Temperaturas alternadas promovem redução de germinabilidade.

O início da germinação se dá entre 40 a 90 dias, conforme a espécie. Duas espécies ocorrentes em restingas mostraram fotoblastimo parcial. A escarificação com ácido sulfúrico resultou em perda significativa de viabilidade seminal (Andreatta 1980, Andreatta & Pereira 1990).

Por fim, contrastando com as demais espécies, Santos *et al.* (2003) relataram, para *S. japecanga*, uma germinabilidade superior a 80% após embebição em ácido giberélico, na concentração de 1,65 mM, por 48 horas antes do cultivo a 35 °C constantes. Também, a escarificação mecânica ou com ácido sulfúrico promoveu quebra de dormência. Contudo, esse estudo tem alguns pontos falhos: *S. japecanga* é considerada uma espécie mal circunscrita na revisão das espécies brasileiras do gênero *Smilax* apresentada por Andreatta (1997). Além disso, os autores não reportaram a deposição de exsicatas-testemunha, de modo que não há plena certeza sobre exatamente a qual espécie vegetal os dados publicados estão se referindo.

No Cerrado, formação savânica do Brasil Central, *Smilax goyazana*, além de apresentar marcada dominância fitossociológica no estrato herbáceo, é praticamente a única espécie do gênero *Smilax* que ocorre nesse ambiente (Munhoz & Felfili 2005, 2006, 2007), uma vez que outras espécies do gênero foram apenas citadas ocasionalmente em estudos florísticos (Andreatta 1997).

O objetivo deste estudo foi verificar as condições necessárias para a germinação das sementes de *Smilax goyazana*, bem como caracterizar as reservas energéticas das sementes.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

Frutos maduros de *Smilax goyazana* A.DC. foram coletados de plantas ocorrentes no cerrado do Centro Olímpico da Universidade de Brasília, uma área de 160 ha localizada entre os vértices de coordenadas 15°46'S - 47°50'W e 15°45'S - 47°51'W, com flora representativa do cerrado (*strictu sensu*), conforme levantamento fitossociológico recente (Assunção & Felfili 2004). Exsicatas-testemunha da espécie foram depositadas no herbário da Universidade de Brasília (UB) sob os números de registro UB 15269 e UB 15270. Os frutos foram secos em ar ambiente por 15 dias. A seguir, as sementes foram removidas, secas em papel absorvente ao ar ambiente por 24 horas e armazenadas por dois a 12 meses em frasco seco, escuro, a 8 °C, antes das análises.

### **Viabilidade das sementes**

Solução de tetrazólio a 0,5% foi preparada e armazenada em frasco escuro a 8 °C segundo Delouche *et al.* (1962). Para estimativa da viabilidade do lote de sementes, 30 sementes foram

postas a embeber em água destilada em temperatura ambiente. No dia seguinte, foram seccionadas com navalha próximo à base, para evidenciar o endosperma e o embrião seccionado. Foram, então, imersas na solução de tetrazólio e mantidas no escuro em temperatura ambiente por 6 horas. Foram consideradas viáveis as sementes que apresentaram coloração vermelha no embrião e no endosperma.

#### Efeito de giberelina, luz e temperatura na germinação

Foi verificado o efeito combinado, na germinação de sementes, de quatro regimes de temperatura (20, 25, 30 °C constantes e temperatura alternada 20-30 °C), ausência ou presença de luz (escuro ou fotoperíodo 12/12 horas de luz branca com intensidade de 100  $\mu\text{mol quanta.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) e exposição ou não à giberelina. Assim, o desenho experimental foi um fatorial de 4x2x2, compondo 16 grupos, cada grupo contendo três repetições de 20 sementes. A cada quatro dias, as sementes eram observadas quanto à ocorrência de germinação, definida como a protrusão da radícula.

Ácido giberélico ( $\text{GA}_3$ ) 1,6 mM foi preparado mediante dissolução sob agitação vigorosa em água destilada. O pH da solução foi ajustado para 6,8 a 7,0 com NaOH 0,01 N. As sementes foram embebidas na solução de  $\text{GA}_3$  por 48 horas em temperatura ambiente antes de serem semeadas. As sementes do tratamento controle foram embebidas em água destilada em temperatura ambiente por 48 horas antes da semeadura. A semeadura foi feita em placas de Petri forradas com papel de filtro e mantidas úmidas com água destilada ao longo do período de observação.

As placas de Petri contendo as sementes foram mantidas em câmaras de germinação tipo BOD. O tratamento de escuro foi obtido envolvendo-se as placas de Petri com papel alumínio, observando-se as sementes durante o período de experimentação em câmara escura iluminada sob luz verde de segurança (Labouriau & Costa 1976).

As sementes que foram expostas a 25 °C constantes foram observadas até 60 dias de cultivo. As sementes dos demais tratamentos de temperatura e que não tinham germinado após 45 dias de cultivo foram postas a 25 °C sob fotoperíodo e a germinabilidade contada após mais 60 dias.

Adicionalmente, foi montado outro experimento, que consistiu em um fatorial 2x2: dois níveis de exposição à luz (luz natural ou escuro total); com e sem exposição à giberelina. Cada grupo experimental contou com três repetições de 20 sementes cada um. O cultivo foi feito em casa de vegetação, cuja temperatura variou, no período experimental, de 19 a 28 °C.

O tratamento estatístico foi realizado após a transformação das porcentagens de germinação em arco seno (em graus). Os dados transformados foram submetidos a testes de normalidade (Shapiro-Wilk) e, posteriormente, à análise de variância (ANOVA), sendo comparados pelo teste de Tukey a 0,05 de significância (Motulsky 1995, Santana & Ranal 2004).

#### Escarificação de sementes

Grupos experimentais de 20 sementes foram pesados e escarificados quimicamente por 30 segundos, 1 minuto ou 3 minutos em ácido sulfúrico 98%. Depois, as sementes foram lavadas vigorosamente em água corrente por alguns minutos e colocadas a embeber em água destilada em temperatura ambiente por 48 horas. A seguir, foram suavemente enxugadas em papel-toalha e novamente pesadas para a verificação do incremento de massa por absorção de água. Outras 20 sementes foram escarificadas mecanicamente com agulha, fazendo-se um pequeno orifício na testa na região mediana da semente. O grupo controle foi composto de 20 sementes não escarificadas. Após os tratamentos, as sementes foram divididas em dois grupos iguais e postas a germinar em placas de Petri em câmaras tipo BOD sob fotoperíodo diário de 12 horas a 25 °C constantes ou em casa de vegetação, cuja temperatura variou de 19 a 28 °C durante o período de experimentação.

A germinação das sementes foi observada a cada quatro dias por um período de 45 dias.

#### Germinação em terra de cerrado

Três repetições de 20 sementes foram postas em copos de plástico de 200 mL de capacidade contendo terra do cerrado peneirada e mantidas úmidas em casa de vegetação. Após 45 dias de cultivo, as sementes foram removidas para verificação de germinação.

Saquinhos de náilon contendo 20 sementes (duas repetições para cada grupo experimental) foram enterrados durante a estação chuvosa no solo do cerrado do Centro Olímpico da Universidade de Brasília às profundidades de 5, 10, 20 e 50 cm. Após 45 dias, as sementes foram removidas para verificação da germinação.

#### Viabilidade seminal após exposição a altas temperaturas

A exposição a altas temperaturas foi feita por imersão em água fervente por um minuto ou exposição a 80 °C a seco conforme desenho experimental descrito em Palhares (2004),

durante um minuto ou três minutos. As sementes de cada grupo (30 sementes por grupo) foram avaliadas quanto à viabilidade potencial pelo teste do tetrazólio.

#### Teor de água

O teor de água das sementes foi expresso em porcentagem de massa fresca e calculado pela diferença de massa de sementes recém colhidas antes e após secagem em estufa a 105 °C, até manterem massa constante conforme Tarré *et al.* (2007).

#### Teor de proteínas

Sementes frescas moídas (3 repetições de 100 mg) foram postas em tampão fosfato pH 7,0 à concentração de 1% (m/v) em temperatura ambiente, sob agitação constante durante duas horas. O material foi centrifugado, e o sobrenadante foi acrescido do reagente de Bradford. A absorbância foi lida em espectrofotômetro a 595 nm. O teor de proteínas foi calculado com base em curva de calibração da absorbância do padrão de soroalbumina bovina (Bradford 1976).

#### Teor de lipídeos

Sementes frescas moídas (1,0 g) foram acondicionadas em papel de filtro e postas em extrator Soxhlet, usando-se como eluente hexano:etanol na proporção 2:1 (v/v) durante 5 horas. Após a extração, o excesso de eluente foi removido em estufa seca a 40 °C por duas horas. O teor de lipídeos foi considerado como a diferença de massa antes e depois da extração (Silva 1981).

#### Extração e análise de carboidratos

Sementes frescas moídas (3 repetições de 100 mg) foram postas em água a 80 °C à proporção de 1% (m/v) sob agitação constante durante 5 horas. Para precipitação dos polissacarídeos, foi acrescentado etanol 80 °GL na proporção de 3 volumes de etanol para cada volume do extrato. O material foi decantado em câmara fria a 4 °C de um dia para o outro e centrifugado a 20 g por 20 minutos.

O sobrenadante, contendo os açúcares solúveis, foi posto a secar em estufa a 40 °C e ressuspendido em água destilada. Os açúcares solúveis foram quantificados pelo método do

fenol-sulfúrico em espectrofotômetro a 480 nm, usando-se glucose como padrão (Dubois *et al.*, 1956).

Após secagem em estufa a 40 °C, o precipitado foi pesado, ressuspendido em água destilada, congelado e liofilizado.

Os polissacarídeos foram analisados quanto à presença de glucose, frutose, sacarose e polialcoóis, segundo Carvalho & Dietrich (1993), adaptado conforme descrito a seguir: o precipitado liofilizado foi analisado quanto aos açúcares liberados após hidrólise ácida com ácido sulfúrico: 100 µL de ácido sulfúrico 72% (m/m) foram adicionados ao precipitado a 30 °C por 45 minutos. Depois, acrescentou-se 1,7 mL de água destilada e autoclavou-se durante 1 hora. Após a hidrólise ácida, o volume final foi completado para 5,0 mL com água destilada e o pH da solução foi corrigido para 7,0 com solução de hidróxido de sódio. O extrato foi passado em resina de troca aniônica e catiônica Dowex e posteriormente analisado quanto à presença de açúcares livres.

A análise dos açúcares foi feita por cromatografia aniônica de alto desempenho com detector de pulso amperométrico (HPAEC/PAD) em sistema SX-300, utilizando uma coluna Carbo-Pac PA1 eluída com 0,25 mL.min<sup>-1</sup> de NaOH 16mM isocrático. A identificação dos açúcares foi feita por comparação com os tempos de retenção obtidos para padrões comerciais disponíveis de arabinose, frutose, fucose, galactose, glucose, manose, mioinositol, sacarose e xilose.

## RESULTADOS

### Efeitos da luz, temperatura e giberelina na germinação

As sementes armazenadas apresentaram, pelo teste do tetrazólio, uma viabilidade de 65% (figura 1). A germinação somente ocorreu a 25 °C e a 30 °C constantes, porém, atingiu valores inferiores à metade do estimado pelo teste do tetrazólio. A temperatura de 25 °C foi mais propícia à germinação que a temperatura de 30 °C (tabela 1). A presença ou não de luz não interferiu na germinação, caracterizando uma resposta afotoblástica. Da mesma forma, a exposição ou não à giberelina não alterou a germinabilidade dos grupos experimentais. Temperaturas alternadas, a temperatura de 20 °C e a temperatura da casa de vegetação inibiram a germinação nas amostras de sementes estudadas. A germinação teve início após 12 dias de embebição na temperatura de 30 °C e após 16 dias na de 25 °C. Após 48 dias não mais ocorreu germinação (figura 2). As sementes que permaneceram a 20 °C e 30 °C e que não haviam germinado após 45 dias foram transferidas para a temperatura constante de 25 °C e

apresentaram alguma germinabilidade: 3% nas sementes provenientes de 20 °C e 8% nas sementes provenientes de 30 °C. As sementes que permaneceram sob temperatura alternada e em casa de vegetação não germinaram quando transferidas para 25 °C.

#### Efeito da escarificação das sementes na germinação

Todas as sementes escarificadas com ácido sulfúrico foram infestadas por fungos em um intervalo de tempo inferior a cinco dias e nenhuma germinou. As sementes escarificadas mecanicamente mostraram coloração enegrecida ao redor da lesão, sugestiva de oxidação de fenóis, tendo apresentado germinabilidade de 8% quando mantidas a 25 °C. Nenhuma semente escarificada mecanicamente germinou em casa de vegetação. As sementes escarificadas com ácido sulfúrico por 1 e 3 minutos absorveram maior quantidade de água: as sementes do controle apresentaram, em 48 horas, um ganho de massa de 19,4%, enquanto as sementes expostas por três minutos ao ácido sulfúrico ganharam 31,4% de massa. A massa fresca aproximada de 1000 sementes é de 70 g.

#### Exposição a altas temperaturas

Com relação à exposição a altas temperaturas, todas as sementes perderam a viabilidade após imersão em água fervente. Ocorreu perda de viabilidade à medida que aumentou o tempo de exposição à alta temperatura a seco (tabela 2).

#### Composição da semente

A tabela 3 resume a composição bioquímica das sementes. As sementes apresentam teor reduzido de água (11%) e de proteínas, sendo caracterizadas como oleaginosas. Os polissacarídeos aparecem como o segundo grupo de compostos de reserva mais abundantes. Dentre os açúcares solúveis, a sacarose é o principal composto. Pela proporção de polissacarídeos, é provável que sejam mistura de arabinosilanos e galactanos.

Tabela 1: Germinabilidade de sementes de *Smilax goyazana* nas temperaturas constantes de 20, 25 e 30 °C e alternada 20/30 °C, sob luz (fotoperíodo diário de 12 h) ou escuro, pré-embebidas em ácido giberélico 1,6 mM pH 6,8 ou em água destilada, ao final do período de observação.

<b>Germinabilidade média (%) ± [Intervalo de confiança de 95%]</b>				
Temperatura	Luz		Escuro	
	Água	Giberelina	Água	Giberelina
20 °C	0a	0a	0a	0a
25 °C	30 ± 12b	32 ± 11b	33 ± 12b	36 ± 13b
30 °C	12 ± 8c	13 ± 11c	10 ± 8c	10 ± 8c
20-30 °C	0a	0a	0a	0a

Tabela 2: Viabilidade de sementes de *Smilax goyazana* após exposição a 80 °C a seco ou a água fervente estimada pelo teste do tetrazólio.

<b>Viabilidade (%) ± intervalo de confiança de 95%</b>	
Controle	65 ± 17a
1 minuto a seco	45 ± 18ab
3 minutos a seco	20 ± 14b
Água fervente	0c

Tabela 3: Composição bioquímica ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$  de massa fresca) de sementes de *Smilax goyazana*.

Proteínas	60
Lipídios	250
Carboidratos solúveis	60
Sacarose	49
Poliol	4,8
Glucose	3,5
Frutose	2,6
Polissacarídeos	140
Xilose	52
Glucose	46
Arabinose	21
Galactose	21

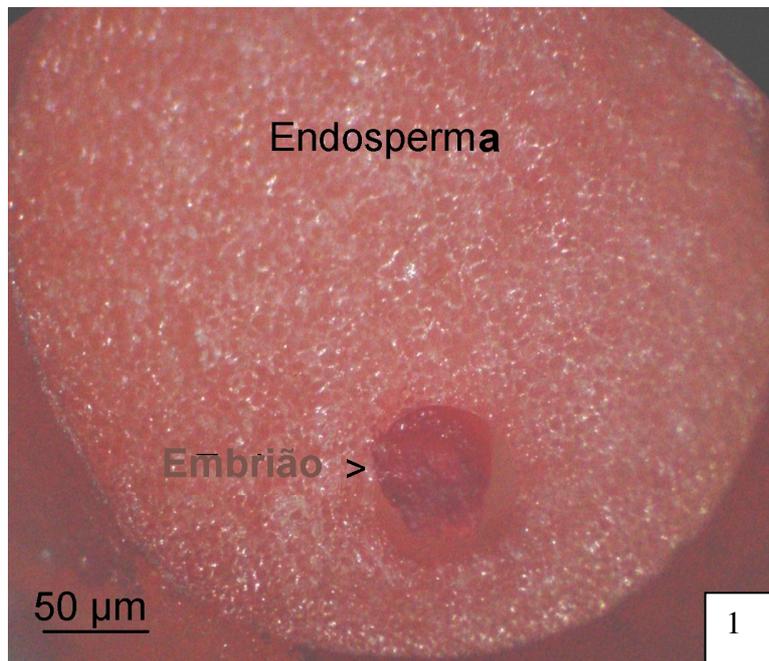


Figura 1. Secção transversal de semente viável de *Smilax goyazana* ao teste do tetrazólio: o embrião e o endosperma mostram-se corados de vermelho.

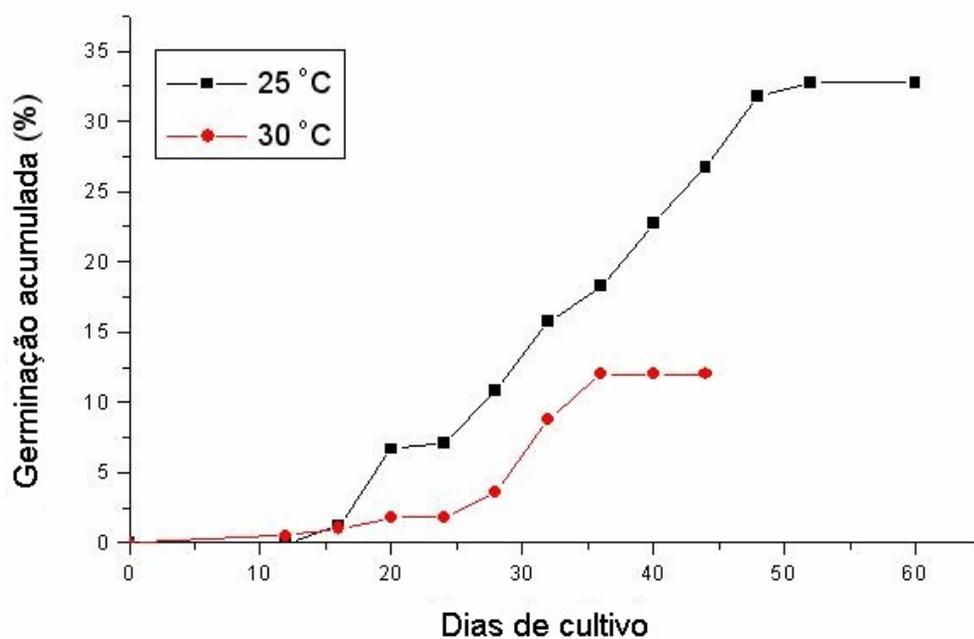


Figura 2. Germinação cumulativa (%) das sementes de *Smilax goyazana* sob as temperaturas constantes de 25 °C (n = 240) e 30 °C (n = 240).

## DISCUSSÃO

Em formações savânicas, é comum haver espécies cujas sementes apresentam dormência por efeito do envoltório (Morris et al 2000). No Cerrado, é comum a presença de sementes com envoltório impermeável, cuja remoção total ou parcial é necessária para que a germinação da semente possa ocorrer (Rede de Sementes do Cerrado 2003). Em *Eugenia dysenterica*, uma espécie frutífera do Cerrado, o tegumento da semente é permeável à água, entretanto, apresenta compostos fenólicos inibitórios da germinação, sendo necessária uma pequena lesão no tegumento para que os fenóis sejam oxidados e a semente possa germinar (Rizzini 1970). Outras espécies como *Melilotus alba* e *Ageratum conyzoides* produzem fenóis com efeitos alelopáticos, que podem ser inibitórios para a germinação das próprias sementes que os contêm (Zaidan et al. 1985, Ladeira et al. 1987).

O desenho de escarificação utilizado no presente estudo teve por objetivo verificar se o envoltório apresentaria algum fator de impedimento à germinação, bem como verificar se haveria germinação após exposição a altas temperaturas. Os resultados mostraram que o envoltório é bastante delgado e permeável à água. Embora as sementes sem o envoltório tenham absorvido maior quantidade de água, o envoltório intacto é fator de proteção à semente. Possivelmente, os compostos fenólicos do envoltório tenham efeito fungicida e bactericida, já que uma lesão ou a remoção do envoltório propiciam o rápido sobre crescimento de microrganismos. A fragilidade do envoltório talvez explique por que as sementes de *Smilax aspera*, uma espécie do Mediterrâneo, embora sejam ingeridas por várias espécies de pássaros, sobrevivam à passagem pelo trato digestivo de somente algumas poucas espécies (Herrera 1981, Izhaki & Safridl 1990, Barnea et al. 1991).

Os frutos de *Smilax goyazana* são comestíveis, e é bem possível que a dispersão das sementes se dê por pássaros, lagartos e formigas, pois o fato de os frutos amadurecerem conectados à planta e não sofrerem abscisão é comum em plantas com esse tipo de estratégia (Herrera 1981). Mirmecoria foi verificada em *S. aspera*, cujas sementes são ativamente coletadas por formigas, insetos que têm predileção por sementes oleaginosas (como é a espécie em estudo), permanecendo viáveis nos formigueiros (Aronne & Wilcock 1994). Não obstante, há relatos de sementes de *S. brasiliensis* germinando em formigueiros (Andreatta 1997).

No cerrado, é pouco comum a ocorrência de espécies que exijam exposição a altas temperaturas para a quebra de dormência, ao contrário da vegetação mediterrânea e das savanas australianas, onde são comuns espécies cujas sementes apresentam quebra de dormência com a exposição a altas temperaturas. O mais frequente, no cerrado, é haver

espécies cujas sementes são apenas resistentes a altas temperaturas. (Borghetti 2000) O limite biológico de termorresistência de sementes é de cerca de 120 °C (Hanley *et al.* 2001). A própria composição da parede celular vegetal confere algum grau de isolamento térmico, de modo que sementes termorresistentes representariam um aprimoramento dessa característica (Palhares 2004).

O experimento de escarificação térmica foi delineado de acordo com o que acontece no ambiente do Cerrado: quando da ocorrência de queimadas, a passagem do fogo é, em geral, rápida, durando poucos minutos. Na superfície do solo, a temperatura atinge cerca de 75 °C. Temperaturas acima de 200 °C ocorrem a partir de alguns centímetros acima do solo, ou seja, embora a reação de combustão ocorra na matéria acumulada ao nível do solo, o calor liberado pela reação de queima rapidamente ascende, e as temperaturas mais altas não ocorrem na superfície, mas alguns centímetros acima dela (Coutinho 1978). As sementes de *S. goyazana* mostraram-se pouco resistentes a altas temperaturas.

Portanto, é provável que as sementes de *S. goyazana* germinem sob o solo. De fato, a alguns centímetros abaixo da superfície do solo, a temperatura pouco se eleva durante a passagem do fogo pela vegetação (Coutinho 1978). Não obstante, a cerca de 20 cm de profundidade, a temperatura do solo tende a ser constante, principalmente em climas tropicais (Gavande 1972). Associada à mirmecoria das sementes e ao comportamento germinativo no laboratório, seria esperado que as sementes germinassem sob o solo, tal como ocorre em sementes de várias espécies do Cerrado (Klein *et al.* 1996, Sasaki *et al.* 1999a, 1999b, 1999c, 1999d, Rondon 2001). Diante da marcante dominância fitossociológica da espécie estudada frente à dificuldade de germinação, infere-se que deve haver uma interação ecológica complexa (Kahn & Ungar 1996) para o sucesso competitivo da espécie no ecossistema (Ferreira 1976). Sementes de várias espécies comuns do Cerrado apresentam baixa germinabilidade em condições de cultivo (Ruggiero & Zaidan 1997, Cesarino & Zaidan 1998, Cesarino *et al.* 1998, Sasaki *et al.* 1999d, Rede de Sementes do Cerrado 2003).

Santos *et al.* (2003) descreveram, para *S. japecanga*, germinabilidade mais alta após a escarificação mecânica das sementes e/ou imersão prévia em solução de giberelina. Porém, este padrão não foi verificado em outras espécies do gênero, incluindo-se a espécie aqui estudada.

Outras cinco espécies de *Smilax* ocorrentes no Brasil também apresentaram maior germinabilidade a 25 °C constantes. Tal como em *S. goyazana*, temperaturas alternadas promovem drástica redução na germinabilidade e o tegumento não é fator inibidor de germinação. Entretanto, *S. rufescens*, espécie de restinga, apresenta fotoblastismo parcial, (Andreatta 1980, Andreatta & Pereira 1990), o que contrasta com *S. goyazana*, cujas sementes

se mostraram afotoblásticas. Ou seja, como regra geral, as espécies de *Smilax* ocorrentes no Brasil não apresentam dormência, mas sim um longo tempo para germinação em uma faixa estreita de temperatura propícia.

No presente estudo, a germinabilidade foi a metade da estimada pelo teste do tetrazólio. É possível que ajustes no teste devam ser feitos para melhor acuidade (Añez *et al.* 2007), mas é possível também que o longo período de requerido para a germinação ocorrer afete a viabilidade seminal.

Por sua vez, *S. aspera* apresenta um período de dormência que pode chegar a um ano em condições de laboratório, e a germinabilidade é inferior a 50%. Ácido giberélico não promoveu maior germinabilidade nem maior velocidade de germinação, porém a germinabilidade foi maior após passagem pelo trato digestivo de algumas espécies de pássaros (Izhaki & Safril 1990, Antuono & Lovato 2003).

Com relação à sua composição bioquímica, sementes da caatinga comumente acumulam altos teores de lipídeos e de proteínas (Mayworm *et al.* 1998). Já no cerrado, parece haver dois grandes grupos de sementes: um que acumula predominantemente lipídeos e proteínas, outro que acumula predominantemente carboidratos. Dentre as espécies que já foram estudadas, o teor protéico variou de 4,4 a 152 mg.g<sup>-1</sup>, o teor lipídico, de 10 a 400 mg.g<sup>-1</sup>, e o teor de polissacarídeos chega a 850 mg.g<sup>-1</sup>. (Caramori *et al.* 2004, Silva *et al.* 1998). Dentre os polissacarídeos, galactomananos são muito comuns, enquanto xiloglucanos aparecem somente em algumas espécies (Panegassi *et al.* 2000, Matuda & Maria-Netto 2005). Pelas proporções dos açúcares que compõem os polissacarídeos, é possível que a xilose na semente de *S. goyazana* esteja ligada à arabinose, formando um arabinoxilano. Dessa forma, essa espécie estaria numa posição intermediária, acumulando predominantemente lipídeos e polissacarídeos, com teores mais baixos de açúcares solúveis e proteínas.

Em conclusão, as sementes de *S. goyazana* são oleaginosas e para o cultivo da espécie, o melhor tratamento foi o de exposição a 25 °C constantes, independentemente de exposição à luz. Não foi possível, com o desenho experimental empregado, verificar em quais circunstâncias a germinação ocorre no campo.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andreato, R.H.P.** 1980. *Smilax* Linnaeus (Smilacaceae): ensaio para uma revisão das espécies brasileiras. Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro 24: 179-301.
- Andreato, R.H.P. & Pereira, T.S.** 1990. Morfologia das plântulas de algumas espécies de *Smilax* L. Pesquisas-Botânica 41: 7-24.

- Andreato, R.H.P.** 1997. Revisão das espécies brasileiras do gênero *Smilax* Linnaeus (Smilacaceae). Pesquisas – Botânica 47: 7-244.
- Añez, L.M.M., Coelho, M.F.B., Albuquerque, M.C.F., Mendonça, E.A.F. & Dombroski, J.L.D.** 2007. Padronização da metodologia do teste de tetrazólio para sementes de *Jatropha elliptica* M.Arg. (Euphorbiaceae). Revista Brasileira de Plantas Mediciniais 9(3): 82-88.
- Antuono, L.F. & Lovato, A.** 2003. Germination trials and domestication potential of three native species with edible sprouts: *Ruscus aculeatus* L., *Taunus communis* L., *Smilax aspera* L. ISHS Acta Horticulturæ 598: 211-218.
- Aronne, G. & Wilcock, C.C.** 1994. First evidence of myrmecochory in fleshy-fruited shrubs of the Mediterranean region. New Phytologist 127: 781-788.
- Assunção, S.L., Felfili, J.M.** 2004. Phytosociology of a cerrado *strictu sensu* fragment at the Paranoá Environmental Protect Área, DF, Brazil. Acta Botanica Brasílica 18: 903-909.
- Barnea, A., Yom-Tov, Y. & Friedman, J.** 1994. Does ingestion by birds affect seed germination? Functional Ecology 5: 394-402.
- Bernardo, R., Pinto, A. & Parente J.** 1996. Steroidal saponins from *Smilax officinalis*. Phytochemistry 43: 465-469.
- Borghetti, F.** 2000. Ecofisiologia da germinação das sementes. Universa 8(1): 149-180.
- Bradford, M.M.** 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Analytical Biochemistry 72: 248-254.
- Buckeridge, M.S., Santos, H.P. & Tiné, M.A.** 2000. Mobilisation of storage cell wall polysachharides in seeds. Plant Physiology and Biochemistry 38: 141-156.
- Caramori, S.S., Lima, C.S., Fernandes, K.F.** 2004. Biochemical characterization of selected plant species from Brazilian savannas. Brazilian Archives of Biology and Technology 47: 253-259.
- Carvalho, M.A.M. & Dietrich, S.M.** 1993. Variation in fructan content in the underground organs of *Vernonia herbaceae* (Vell) Rusby at different phenological phases. New Phytologist 123: 735-740.
- Cesarino, F. & Zaidan, L.B.P.** 1998. *Vernonia cognata* Less. (Asteraceae): armazenamento e viabilidade dos aquênios. Hoehnea 25(1): 59-70.
- Cesarino, F., Araújo, J.E. & Zaidan, L.B.P.** 1998. Germinação de sementes e crescimento de plantas de *Diplusodon virgatus* Pohl, Lythraceae. Acta Botanica Brasílica 12(suppl.3): 349-356.
- Coutinho, L.M.** 1978. Aspectos ecológicos do fogo no cerrado. Revista Brasileira de Botânica 1: 93-96.
- Delouche, J.C., Still, T.W., Rasket, M. & Lienhard, M.** 1962. The tetrazolium test for seed viability. Technical bulletin 51. Mississippi: Mississippi State University, 64p.
- Dubois, N., Gilles, K.A., Hamilton, J.K., Kebers, P.A. & Smith, F.** 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Analytical Chemistry 28: 350-356.
- Ferreira, A.G.** 1976. Germinação de sementes de *Mimosa bimucronata*. Ciência e Cultura 28: 1200-1204.
- Gavande, S.A.** 1972. Física de suelos: Principios y aplicaciones. Centro Regionale de Ayuda Tecnologica, Cidade do México.
- Hanley, M., Fenner, M. & Ne'eman, G.** 2001. Pregermination heat shock and seedling growth of fire following Fabaceae from four Mediterranean climate regions. Acta Oecologica 22: 315-320.
- Herrera, C.M.** 1981. Fruit variation and competition for dispersers in natural populations of *Smilax aspera*. Oikos 36: 51-58.

- Izhaki, I. & Safridl, U.N.** 1990. The effect of some Mediterranean scrubland frugivores upon germination patterns. *Journal of Ecology* 78: 56-65.
- Khan, M.A. & Ungar, I.A.** 1996. Influence of salinity and temperature on the germination of *Haloxylon recurvum* Bunge ex. Boiss. *Annals of Botany* 78: 547-551.
- Klein, A.L., Zaidan, L.B.P. & Felipe, G.M.** 1996. Interaction between soil and photoperiod on development of *Bidens gardneri* Baker (Asteraceae), a herbaceous species from the Brazilian cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 19: 1-5.
- Labouriau, L.G. & Costa, J. A. F.** 1976. Objetivos e instalações básicas de um laboratório de fisiologia vegetal. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Ladeira, A.M., Zaidan, L.B.P. & Figueiredo-Ribeiro, R.C.L.** 1987). *Ageratum conyzoides* L. (Compositae): germinação, floração e ocorrência de derivados fenólicos em diferentes estádios de desenvolvimento. *Hoehnea* 14: 53-62.
- Matallana, G., Wendt, T., Araujo, D. & Scarano, F.** 2005. High abundance of dioecious plants in a tropical coastal vegetation. *American Journal of Botany* 92: 1513-1519.
- Matuda, T.G. & Maria-Netto, F.** 2005. Caracterização química parcial do jatobá-do-cerrado (*Hymenaea stigonocarpa* Mart.). *Ciência e Tecnologia de Alimentos* 25: 353-357.
- Mayworm, M.A.S., Nascimento, A.S. & Salatino, A.** 1998. Seeds of species from the caatinga: proteins, oils and fatty acids contents. *Revista Brasileira de Botânica* 21(3): 299-303.
- Morris, E.C., Tieu, A. & Dixon, K.** 2000. Seed coat dormancy in two species of *Grevillea* (Proteaceae). *Annals of Botany* 86: 771-775.
- Motulsky, H.** 1995. *Intuitive Biostatistics*. Oxford University Press, Oxford.
- Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M.** 2005. Phenology of the herbaceous layer in a campo sujo community in the Fazenda Água Limpa, Federal District, Brazil. *Acta Botanica Brasílica* 19: 979-988.
- Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M.** 2006. Phytosociology of the herb-subshrub layer in an area of campo sujo, Distrito Federal, Brazil. *Acta Botanica Brasílica* 20: 671-686.
- Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M.** 2007. Reproductive phenology of an herbaceous-subshrub layer of a savannah (campo sujo) in the Cerrado Biosphere Reserve I, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 67(2): 299-307.
- Naoum, P.C.** 1990. *Eletroforese: Técnicas e Diagnóstico*. Livraria Editora Santos, São Paulo.
- Palhares, D.** 2004. Proposta de aula prática sobre a germinação de *Vellozia flavicans* Mart ex. Schultz (Velloziaceae). *Lecta* 22: 7-9.
- Panegassi, V.R., Serra, G.E. & Buckeridge, M.S.** 2000. Potencial tecnológico do galactomanano de sementes de faveiro (*Dimorphandra mollis*) para uso na indústria de alimentos. *Ciência e Tecnologia de Alimentos* 20: 406-415.
- Pogge, F.L. & Bearce, B.C.** 1989. Germinating common and cat greenbrier. *Tree Planters' Notes* 37: 34-37.
- Pogge, F.L., Gill, J.D. & Bearce, B.C.** 1974. Rooting common and cat greenbrier. *USDA Forest Service Research Note NE-189*, p.1-6.
- Rede de Sementes do Cerrado.** 2003. *Germinação de Sementes e Produção de Mudanças de Plantas do Cerrado*. Rede de Sementes do Cerrado, Brasília.
- Rizzini, C.T.** 1970. Efeito tegumentar na germinação de *Eugenia dysenterica* DC. (Myrtaceae). *Revista Brasileira de Biologia* 30: 381-402.
- Rondon, J.N., Sasaki, R.M., Zaidan, L.B.P. & Felipe, G.M.** 2001. Effects of moisture content and temperature during storage on germination of the achenes of *Bidens gardneri* Baker. *Revista Brasileira de Botânica* 24: 35-41.

- Rosa, S.G.T. & Ferreira, A.G.** 1999. Germination of medicinal plant: *Smilax campestris* Griseb. ISHS Acta Horticulturae 502: 105-111.
- Ruggiero, P.G.C. & Zaidan, L.B.P.** 1997. Estudos de desenvolvimento de *Viguiera robusta* Gardn., uma Asteraceae do cerrado. Revista Brasileira de Botânica 20: 1-9.
- Santana, D.G & Ranal, M.A.** 2004. Análise da germinação: um enfoque estatístico. Editora Universidade de Brasília, Brasília.
- Santos, M.R.A., Paiva, R., Gomes, G.A.C., Paiva, P.D.O. & Paiva, L.V.** 2003. Estudos sobre superação de dormência em *Smilax japecanga* Grisebach. Ciência e Agrotecnologia 27(2): 319-324.
- Sasaki, R.M., Rondon, J.N., Zaidan, L.B.P. & Felipe, G.M.** 1999a. Longevity of seeds from legume tree species artificially stored in cerrado and forest soils. Hoehnea 26: 29-45.
- Sasaki, R.M., Rondon, J.N., Zaidan, L.B.P. & Felipe, G.M.** 1999b. Number of buried seeds and seedlings emergence in cerradão, cerrado and gallery forest soils at Pedregulho, Itirapina (SP), Brazil. Revista Brasileira de Botânica 22: 147-152.
- Sasaki, R.M., Rondon, J.N., Zaidan, L.B.P. & Felipe, G.M.** 1999c. Germination of seeds from herbaceous plants artificially stored in cerrado soil. Revista Brasileira de Biologia 59: 271-279.
- Sasaki, R.M., Zaidan, L.B.P. & Felipe, G.M.** 1999d. Effect of storage of achenes of *Bidens gardneri* Baker on light sensitivity during germination. Revista Brasileira de Botânica 22: 75-81.
- Silva, D.J.** 1981. Análise de alimentos – métodos químicos e biológicos. Imprensa Universitária, Viçosa.
- Silva, T.R.G., Cortelazzo, A.R. & Dietrich, S.M.** 1998. Variations in storage compounds during germination and early plantlet growth of *Dalbergia miscolobium*. Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal 10: 119-124.
- Tarré, E., Pires, B.B.M., Guimarães, A.P.M., Carneiro, L.A., Forzza, R.C. & Mansur, E.** 2007. Germinability after desiccation, storage and cryopreservation of seeds from endemic *Encholirium* Mart. ex Schul. & Schult. F. and *Dyckia* Schult & Schult F. species (Bromeliaceae). Acta Botanica Brasilica 21(4): 777-783.
- Tazawa, K., Sasahara, T.** 2003. Multiple bud formation and plant regeneration in anther culture of shiode (*Smilax oldhami* Miq.). Breeding Science 53: 183-185.
- Veras, T.N., Lannes, G.M., Piva, J.P., Stein, R.T., Jones, M.H., Silva, V.D., Garcia, P.C.R. & Pitrez, P.M.C.** 2005. Plastic bronchitis in a child with thalassemia alfa. Jornal de Pediatria 81: 499-502.
- Zaidan, L.B.P., Buckeridge, M.S. & Figueiredo-Ribeiro, R.C.L.** 1985. Composição do exsudato de sementes de *Melilotus alba* Desr. e seu efeito na germinação de sementes. Hoehnea 12: 21-30.

## DISCUSSÃO GERAL

A Botânica tem por paradigma que o simples fato de um vegetal existir ou ter existido é motivo suficiente para que seja estudado, analisado e melhor compreendido. Por tudo o que a biodiversidade vegetal propicia a Gaia, tal paradigma tem sobrevivido aos séculos e recebido financiamentos e estímulos constantes, sobretudo pelos resultados que a Botânica teve a oferecer a toda a humanidade.

A espécie estudada reveste-se de peculiar interesse. Não somente o interesse concernente à vida vegetal, mas também por dois motivos: porque é uma espécie muito comum no Cerrado e porque produz substâncias de potencial interesse medicinal, as saponinas esteroidais. Não mostramos dados neste trabalho por fugir ao escopo, mas foram realizados breves ensaios para detecção de saponinas (Matos 1997) e foi verificado que em *S. goyazana* ocorre, como em outras espécies do gênero, acúmulo de saponinas no rizoma, porém não na parte aérea (Bernardo *et al.* 1996).

Quando se aborda um vegetal pouco estudado, pequenas informações podem ser de importância futura, ainda que não sustentem um trabalho científico completo. Por exemplo, a parte aérea de *S. rotundifolia* é usada na culinária regional rural norte-americana, após o cozimento (Sybil, comunicação pessoal). Portanto, abre-se, também, a possibilidade de que *S. goyazana* seja comestível após cozimento.

Em se tratando de uma planta de potencial interesse para vários fins, foram feitos estudos sobre a germinação das sementes, o que não só aumentou a compreensão sobre a planta como lançou as bases para uma futura produção de mudas.

Como se viu, a planta tem um comportamento isoídrico mais eficiente que do que a maioria das árvores sempre-verdes do cerrado (Naves-Barbiero *et al.* 2000, Bucci *et al.* 2004).

As diferentes fitofisionomias do Cerrado dependem não somente do ciclo climático anual, mas também das características dos solos. Assim, os solos argilosos do cerrado retêm a água acumulada na época chuvosa (Eiten 1992). Quando se cavam poços nos solos do Cerrado, verifica-se que eles se enchem gradativamente, de um dia para o outro, indicando tratar-se de água gravitativa (Rawitscher *et al.* 1943). Nesse sentido, *S. goyazana* explora muito bem a água no solo, sendo capaz não só de rebrotar vigorosamente antes do reinício das chuvas como de manter seu desempenho fotossintético em plena estação seca.

Apesar de permanecerem hidratadas na estação seca, as folhas de *S. goyazana* aparentemente não controlam a transpiração e mantêm taxas de assimilação de carbono a níveis médios, comparáveis aos de outras espécies do Cerrado (Franco 1998, 2004, Franco & Lüttge 2002, Franco *et al.* 2005).

Nas respostas fotossintéticas, foi visto que plantas femininas apresentam TTEs ligeiramente mais altas do que as plantas masculinas. Entretanto, há marcada sobreposição de valores, de modo que tal diferença não atingiu o nível da significância estatística em que se trabalhou ( $P < 5\%$ ).

Ao que parece, a espécie em estudo, para ser competitiva, não necessita apresentar um grande desempenho fotossintético, mas, sim, de ser capaz de mantê-lo a níveis adequados frente às condições abióticas um tanto quanto adversas do ambiente savânico. Embora na América do Sul haja outras espécies de *Smilax*, *S. goyazana* é a de maior dominância no ambiente do Cerrado (Andreatta 1997). Futuros estudos com as outras espécies do gênero poderão eventualmente ressaltar as vantagens adaptativas que tornam *S. goyazana* dominante no Cerrado e por que as outras ocorrem apenas de modo ocasional nesse ambiente.

O perfil fotossintético indica que *S. goyazana* seja uma espécie climática, e não uma espécie pioneira (Nogueira *et al.* 2004). Apesar de ser uma das primeiras a rebrotar em campos queimados, a complexidade de condições necessárias para a germinação dá suporte à idéia de espécie clímax.

A espécie germina, certamente, apenas sob o solo, que é onde, conforme a época do ano, poderiam ocorrer temperaturas constantes de 25 °C durante mais de um mês (Gavande 1972, Coutinho 1978). As formigas seriam, possivelmente, os principais agentes de dispersão das

sementes e, de fato, as sementes apresentam um conteúdo oleaginoso bastante elevado e atrativo a esses insetos (Aronne & Wilcock 1994).

Assim, é pouco provável que a planta seja uma espécie pioneira: ao início da sucessão ecológica, os formigueiros ainda estão por se estabelecer. A espécie, pois seria de clímax não em função de sombreamento exercido pelas espécies pioneiras, mas porque, uma vez o ecossistema estabelecido, com a flora pioneira e a rica fauna de formigas, as sementes de *S. goyazana* encontrariam condições para germinação.

Dada a grande adaptabilidade da espécie ao ambiente Cerrado, é possível que, caso as sementes fossem menos exigentes, ela seria uma pioneira, uma vez que ocorre em formações vegetais mais abertas, com ampla exposição à luz solar.

Embora a compreensão sobre a espécie e suas interações ecológicas tenha progredido com o presente trabalho, muito ainda resta a ser esclarecido, como as condições ambientais para a germinação da espécie no campo, a regulação enzimática da germinação, afora a comparação com outras espécies de *Smilax*.

Em conclusão, existe uma interação ecológica complexa para o sucesso do estabelecimento de *S. goyazana* no ambiente cerrado. Uma vez estabelecida, é uma das primeiras a rebrotar em campos queimados. Apresenta um bom desempenho na captação de água do solo, com eficiência no uso da água relativamente baixa. Mantém taxas fotossintéticas semelhantes às espécies arbóreas sempre-verdes. A germinabilidade das sementes mostrou-se baixa, mas a velocidade de germinação e as exigências de faixas estreitas de temperatura estiveram em consonância ao verificado em outras espécies do gênero.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida, S.P., Proença, C. E., Matikosano, S. & Ribeiro J.** 1998. Cerrado: espécies vegetais úteis. Embrapa-CPAC, Brasília.
- Andreato, R.H.P.** 1980. *Smilax* Linnaeus (Smilacaceae): ensaio para uma revisão das espécies brasileiras. Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro 24: 179-301.
- Andreato, R.H.P.** 1997a. Revisão das espécies brasileiras do gênero *Smilax* Linnaeus (Smilacaceae). Pesquisas – Botânica 47: 7-244.
- Andreato, R.H.P.** 1997b. Smilacaceae. In: Flora dos Estados de Goiás e Tocantins. Coleção Rizzo, v. 21. Editora UFG, Goiânia
- Andreato, R.H.P. & Pereira T.S.** 1990. Morfologia das plântulas de algumas espécies de *Smilax* L. Pesquisas-Botânica 41: 7-24.
- Andreato, R.H.P. & Menezes N.L.** 1999. Morfoanatomia do embrião, desenvolvimento pós-seminal e origem do rizóforo de *Smilax quinquenervia* Vell. (Smilacaceae). Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo 18: 39-51.
- Appezato-da-Glória, B.** 2003. Morfologia de Sistemas Subterrâneos: Histórico e Evolução dos Conhecimentos no Brasil. A.S.Pinto: Ribeirão Preto.
- APG II.** 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. Botanical Journal of the Linnean Society 141(4): 399-436.
- Aronne, G. & Wilcock, C.C.** 1994. First evidence of myrmecochory in fleshy-fruited shrubs of the Mediterranean region. New Phytologist 127: 781-788.
- Barradas, M.M. & Figueiredo R.C.L.** 1974. Contribuição ao estudo da nervação foliar de plantas dos cerrados. Hoehnea 4: 1-11.
- Bedini, S., Marenmani, A. & Giovannetti, M.** 2000. Paris-type mycorrhizas in *Smilax aspera* growing in a Mediterranean sclerophyllous wood. Mycorrhiza 10: 9-13.
- Bernardo, R., Pinto, A. & Parente, J.** 1996. Steroidal saponins from *Smilax officinalis*. Phytochemistry 43: 465-469.
- Borghetti, F.** 2000. Ecofisiologia da germinação das sementes. Universa 8(1): 149-180.
- Bressman, E.** 1934. Inheritance of sex in certain seed plants. American Journal of Botany 21: 328-349.
- Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C., Campanello, P. & Scholz, F.G.** 2005. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. Trees 19: 296-304.
- Bucci, S.J., Scholz, F.G., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C., Campanello, P.I., Villalobos-Vega, R., Bustamante, M. & Miralles-Wilhelm, F.** 2006. Nutrient availability constraints the hydraulic architecture and water relation of savannah trees. Plant, Cell and Environment 29: 2153-2167.
- Bucci, S.J., Scholz, F.G., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Hinojosa, J.A., Hoffman, W.A. & Franco, A.C.** 2004. Processes preventing nocturnal equilibration between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species. Tree Physiology 24: 1119-1127.
- Bureau of flora and fauna of Canberra.** 1986. Flora of Australia. Iridaceae to Dioscoreaceae, v. 46. Australian Government Publishing Service, Canberra
- Caldas, L.S., Lüttge, U., Franco, A. C. & Haridasan, M.** 1997. Leaf heliotropism in *Pterodon pubescens*, a woody legume from the Brazilian cerrado. Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal 9(1): 1-7.

- Cardoso, R., Camões, S. & Mendonça, I.** 1975. Atmospheric pollen counts in Brasília, DF, Brazil. *Revista Brasileira de Pesquisas Médicas e Biológicas* 8(5-6): 397-399.
- Cardoso, V.** 2004. Dormência: estabelecimento do processo. *In: Ferreira, A.G. & Borghetti, F. Germinação: do Básico ao Aplicado.* Artmed: Porto Alegre.
- Cardoso-Leite, E., Pagani, M.I., Monteiro, R. & Hamburger, D.S.** 2005. Ecologia da paisagem. *Acta Botanica Brasílica* 19(2): 233-244.
- Carreira, R.C. & Zaidan, L.B.P.** 2003. Estabelecimento e crescimento inicial de *Miconia albicans* (Sw.) Triana e *Schizocentron elegans* Meissn., sob fotoperíodos controlados.
- Cavalcanti, T. & Ramos, A.E.** 2001. Flora do Distrito Federal, Brasil. Embrapa Cenargen, Brasília.
- Cesarino, F., Araújo, J.E. & Zaidan, L.B.P.** 1998. Germinação de sementes e crescimento de plantas de *Diplusodon virgatus* Pohl, Lythraceae. *Acta Botanica Brasílica* 12(3-suplemento): 349-356.
- Cesarino, F. & Zaidan, L.B.P.** 1998. *Vernonia cognata* Less. (Asteraceae): armazenamento e viabilidade dos aquênios. *Hoehnea* 25(1): 59-70.
- Chen, S.C., Zhang, X.P., Ni, S.F., Fu C.X. & Cameron, K.M.** 2006. The systematic value of pollen morphology in Smilacaceae. *Plant Systematics and Evolution* 259: 19-37.
- Choat, B., Ball, M.C., Luly, J.G. & Holtum, J.A.M.** 2005. Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Trees* 19: 305-311.
- Conran, J.G.** 1989. Cladistic analyses of some net-veined Liliiflorae. *Plant Systematics and Evolution* 168: 123-141.
- Costa, I.R. & Araújo, F.S.** 2007. Organização comunitária de um cerrado sensu strictu no Bioma Caatinga, chapada do Araripe, Barbalha, Ceará. *Acta Botanica Brasílica* 21(2): 281-292.
- Coutinho, L.M.** 1969. Novas observações sobre a ocorrência do Efeito de DeSaussure e suas relações com a suculência, temperatura folhear e os movimentos estomáticos. *Boletim da Faculdade de Filosofia Ciência e Letras da USP – Botânica* 24: 77-102.
- Coutinho, L.M.** 1978. Aspectos ecológicos do fogo no cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 1: 93-96.
- Davis, W.** 1891. Variations in the rootstock of *Smilax glauca* dependent upon environment. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 18(4): 118-119.
- Demmig-Adams, B. & Adams, WW.** 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 43: 599-626.
- Eamus, D., Myers, B., Duff, G. & Williams D.** 1999. Seasonal changes in photosynthesis of eight savanna tree species. *Tree Physiology* 19: 665-671.
- Eiten, G.** 1992. Natural Brazilian vegetation types and their causes. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 64(supl.): 35-65.
- Elkins, M.** 1914 The maturation phases in *Smilax herbacea*. *Botanical Gazette* 57: 32-55.
- Felfili, J.M., Silva, M.C., Filgueiras, T.S. & Nogueira, P.E.** 1998. Comparison of cerrado vegetation in central Brazil. *Ciência e Cultura* 50(4): 237-243.
- Felippe, G.M. & Silva, J.C.S.** 1984. Estudos de germinação em espécies do Cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 7(2): 157-163.
- Ferri, M.G.** 1944. Transpiração de plantas permanentes dos cerrados. *Boletim da Faculdade de Filosofia Ciência e Letras da USP – Botânica* 4: 161-224.
- Ferri, M.G.** 1955. Contribuição ao conhecimento da ecologia do cerrado e da caatinga. *Boletim da Faculdade de Filosofia Ciência e Letras da USP – Botânica* 12: 7-170.

- Ferri, M.G. & Coutinho L.M.** 1958. Contribuição ao conhecimento da ecologia do cerrado. Boletim da Faculdade de Filosofia Ciência e Letras da USP – Botânica 15: 101-150.
- Fisher, J. & Jayachandran, K.** 2005. Presence of arbuscular mycorrhizal fungi in South Florida native plants. *Mycorrhiza* 15: 580-588.
- Franco, A.C.** 1998. Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala Montana*, an evergreen savanna species. *Plant Ecology* 136: 69-76.
- Franco, A.C.** 2004. Estratégias funcionais de plantas lenhosas das savanas do Brasil Central. In: Cabrera H.M.(ed). *Fisiologia Ecológica en Plantas*. EUV: Valparaíso (Chile).
- Franco, A.C., Bustamante, M., Caldas, L.S., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Kozovits, A.R., Rundel, P. & Coradin, V.T.** 2005. Leaf functional trait of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees* 19: 326-335.
- Franco, A.C. & Lüttge U.** 2002. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO<sub>2</sub>, assimilation and water use efficiency. *Oecologia* 131: 356-365.
- Franco, A.C., Matsubara, S. & Orthen, B.** 2007. Photoinhibition, carotenoid composition and the co-regulation of photochemical and non-photochemical quenching in neotropical savanna trees. *Tree Physiology* 27: 717-725.
- Franco, A.C., Olivares, E., Ball, E., Lüttge, U. & Haag-Kerwer, A.** 1994. *In situ* studies of crassulacean acid metabolism in several sympatric species of tropical trees of the genus *Clusia*. *New Phytologist* 126: 203-211.
- Gavande, S.A.** 1972. Física de suelos: Principios y aplicaciones. Centro Regionale de Ayuda Tecnologica, Cidade do México.
- Hanley, M., Fenner, M. & Ne'eman, G.** 2001. Pregermination heat shock and seedling growth of fire following Fabaceae from four Mediterranean climate regions. *Acta Oecologica* 22: 315-320.
- Hoffmann, W.A., Orthen, B. & Franco, A.C.** 2004. Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. *Oecologia* 140: 252-260.
- Humphrey, L.** 1914. A cytological study of the stamens of *Smilax herbacea*. *The Ohio Naturalist* 15(1): 357-369.
- Inamdar, J.A., Shenoy, K.N. & Rao, N.V.** 1983. Leaf architecture of some monocotyledons with reticulate venation. *Annals of Botany* 52: 725-735.
- Jackson, P.C., Meinzer, F.C., Bustamante, M., Goldstein, G., Franco, A.C., Rundel, P.W., Caldas, L., Iglar, E. & Causin F.** 1999. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian cerrado ecosystem. *Tree Physiology* 19: 717-724.
- Johnson, C., Franco, A.C., Caldas, L.S.** 1983. Fotossíntese e resistência foliar em espécies nativas do cerrado: metodologia e resultados preliminares. *Revista Brasileira de Botânica* 6(2): 91-97.
- Kanegae, M., Braz, V. & Franco, A.C.** 2000. Efeitos da seca sazonal e da disponibilidade de luz na sobrevivência e crescimento de *Bowdichia virgilioides* em duas fitofisionomias típicas dos cerrados do Brasil Central. *Revista Brasileira de Botânica* 23(4): 457-466.
- Kevan, P.G., Ambrose, J.D. & Kemp, J.R.** 1991. Pollination in an understorey vine, *Smilax rotundifolia*, a threatened plant of the Carolinian forests in Canada. *Canadian Journal of Botany* 69: 2555-2559.
- Khan, M.A. & Ungar, I.A.** 1996. Influence of salinity and temperature on the germination of *Haloxylon recurvum* Bunge ex. Boiss. *Annals of Botany* 78: 547-551.
- Khan, M.A. & Ungar, I.A.** 1997. Alleviation of seed dormancy in the desert forb *Zygophyllum simplex* L. from Pakistan. *Annals of Botany* 80: 395-400.

- Klein, A.L., Zaidan, L.B.P. & Felipe G.M.** 1996. Interaction between soil and photoperiod on development of *Bidens gardneri* Baker (Asteraceae), a herbaceous species from the Brazilian cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 19(1): 1-5.
- Labouriau, L., Válio, I. & Heringer, E.** 1964a. Sobre o sistema reprodutivo de plantas do cerrado. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 36(4): 450-464.
- Labouriau, L.G., Válio, I.F.M., Magalhães, A.C. & Franco, C.M.** 1964b. Nota sobre a abertura estomática noturna em plantas dos cerrados. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 36(4): 465-477.
- LaFrankie, J.V.** 1985. Morphology, growth and vasculature of the sympodial rhizome of *Smilacina racemosa* (Liliaceae). *Botanical Gazette* 146(4): 534-544.
- Lemos-Filho, J.P.** 2000. Fotoinibição em três espécies do cerrado na estação seca e na estação chuvosa. *Revista Brasileira de Botânica* 23(1): 45-50.
- Lemos-Filho, J.P., Goulart, M.F. & Lovato, M.B.** (2004). Chlorophyll fluorescence parameters in populations of two legume trees: *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville (Mimosoideae) and *Cassia ferruginea* (Schrad.) Schrad. ex DC. (Caesalpinioideae). *Revista Brasileira de Botânica* 27(3): 527-532.
- Liebig, M., Scarano, F.R., Mattos, E.A., Zaluar, H.L.T. & Lüttge, U.** 2001. Ecophysiological and floristic implications of sex expression in the dioecious neotropical CAM tree *Clusia hilariana* Schltdt. *Trees* 15(5): 278-288.
- Lindsay, R.** 1929. The chromosomes of some dioecious angiosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 15: 611-613.
- Macêdo, IC. & Maciel, TT.** 1984. Estimativas de médias mensais de radiação solar ativa para fotossíntese no Estado de São Paulo. *Ciência e Cultura* 36(1): 86-90.
- Maitelli, G.T. & Miranda, A.C.** 1991. Evapotranspiração e fluxos de energia no cerrado. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 63(3): 265-272.
- Mandarim-de-Lacerda, A.F. & Andreato, R.H.P.** 1994/1995. Estudo comparativo entre folhas adultas de *Smilax* L. (Smilacaceae – Liliopsida) do Sul do Brasil. *Pesquisas-Botânica* 45: 77-114.
- Mangaly, J.K.** 1968. A cytotaxonomic study of the herbaceous species of *Smilax* section Coprosmanthus. *Rhodora* 70: 55-83, 247-273.
- Martin, B.F. & Tucker, S. C.** 1985. Developmental studies in *Smilax*. *American Journal of Botany* 72: 66-74.
- Martins, A.R. & Appezzato-da-Glória, B.** 2006. Morfoanatomia dos órgãos vegetativos de *Smilax polyantha* Griseb. (Smilacaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 29(4): 555-567.
- Marquete, O. & Pontes R.G.** 1994. Estudo anatômico foliar comparativo de *Smilax spicata* Vell., *Smilax rufescens* Griseb. e *Smilax fluminensis* Steudel. *Revista Brasileira de Biologia* 54(3): 413-426.
- Matallana, G., Wendt, T., Araújo, D.S.D. & Scarano, F. R.** 2005. High abundance of dioecious plants in a tropical coastal vegetation. *American Journal of Botany* 92(9): 1513-1519.
- Mattos, E.A., Reinert, F. & Moraes, J.A.P.V.** 1997. Comparison of carbon isotope discrimination and CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O gas exchange between the dry and the wet season in leaves of several cerrado woody species. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 9(2): 77-82.
- Medina, E. & Francisco, M.** 1994. Photosynthesis and water relations of savanna tree species differing in leaf phenology. *Tree Physiology* 14: 1367-1381.
- Meinzer, F.C., Goldstein, G., Franco, A.C., Bustamantes, M., Iglar, E., Jackson, P., Caldas, L, Rundel, P.W.** 1999. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Functional Ecology* 13(2): 273-282.

- Miranda, A.C., Miranda, H.S., Lloyd, J., Grace, J., Francey, R.J., McIntyre, J.A., Meir, P., Riggan, P., Lockwood, R. & Brass, J.** 1997. Fluxes of carbon, water and energy over Brazilian cerrado: an analysis using eddy covariance and stable isotopes. *Plant, Cell and Environment* 20: 315-328.
- Mistry, J.** 2000. *World savannas*. Prentice Hall, New York.
- Moreira, M.Z., Scholz, F.G., Bucci, S.J., Sternberg, L.S., Goldstein, G., Meinzer, F.C. & Franco, A.C.** 2003. Hydraulic lift in a neotropical savanna. *Functional Ecology* 17: 573-581.
- Morris, E.C., Tieu, A. & Dixon, K.** 2000. Seed coat dormancy in two species of *Grevillea* (Proteaceae). *Annals of Botany* 86: 771-775.
- Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M.** 2005. Phenology of the herbaceous layer in a campo sujo community in the Fazenda Água Limpa, Federal District, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 19: 979-988.
- Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M.** 2006. Phytosociology of the herb-subshrub layer in an area of campo sujo, Distrito Federal, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 20: 671-686.
- Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M.** 2007. Reproductive phenology of an herbaceous-subshrub layer of a savannah (campo sujo) in the Cerrado Biosphere Reserve I, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 67(2): 299-307.
- Nardini, A., Gortan, E. & Salleo, S.** 2005. Hydraulic efficiency of the leaf venation system in sun and shade-adapted species. *Functional Plant Biology* 32: 953-961.
- Nardoto, G.B., Souza, M.P. & Franco, A.C.** 1998. Estabelecimento e padrões sazonais de produtividade de *Kielmeyera coriacea* (Spr) Mart. nos cerrados do Planalto Central. *Revista Brasileira de Botânica* 21(3): 313-319.
- Naoum, P.C.** 1990. *Eletroforese: Técnicas e Diagnóstico*. Livraria Editora Santos: São Paulo.
- Naves-Barbiero, C.C., Franco, A.C., Bucci, S.J. & Goldstein G.** 2000. Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre-verdes no campo sujo e cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 12(2): 119-134.
- Ng, T. & Yu, Y.** 2001. Isolation of a novel heterodimeric agglutinin from rhizomes of *Smilax glabra*, the Chinese medicinal material trifuling. *The International Journal of Biochemistry and Cell Biology* 33: 269-277.
- Nogueira, A., Martinez, C.A., Ferreira, L.L. & Prado, C.H.B.A.** 2004. Photosynthesis and water use efficiency in twenty tropical tree species of differing succession status in a Brazilian reforestation. *Photosynthetica* 42(3): 351-356.
- Occhioni, P.** 1979. Galhas, cecídeas ou tumores vegetais em plantas nativas da flora do Brasil. *Leandra* 8/9: 5-35
- Ohman, M.** 2006. Characteristics of fuel beds invaded by *Smilax rotundifolia*. MSc dissertation, University of Massachusetts, Amherst.
- Oliveira, P. & Silva, J.** 1993. Reproductive biology of two species of *Kielmeyera* (Clusiaceae) in the cerrados of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9(1): 67-79.
- Palhares, D.** 2004. Proposta de aula prática sobre a germinação de *Vellozia flavicans* Mart. ex Schult (Velloziaceae). *Leacta* 22(1-2): 7-9.
- Palhares, D. & Silveira, C.E.S.** 2005. Estudo anatômico do rizoma de *Smilax goyazana*. *Revista Brasileira de Plantas Mediciniais* 8(1): 52-62.
- Palhares, D. & Silveira, C.E.S.** 2007. Aspectos morfológicos de plantas jovens de *Brosimum gaudichaudii* produzidas em condições alternativas de cultivo. *Revista Brasileira de Plantas Mediciniais* 9(1): 93-96.
- Pavlis, J. & Jenik, J.** 2000. Roots of pioneer trees in the Amazonian rain forest. *Trees* 14: 442-455.
- Perez, S.C. & Moraes, J.A.** 1991a. Curso diário e sazonal da água e da condutância estomática em espécies de cerrado. *Revista Brasileira de Biologia* 51(4): 805-811.

- Perez, S.C. & Moraes, J.A.** 1991b. Determinações de potencial hídrico, condutância estomática e potencial osmótico em espécies dos estratos arbóreo, arbustivo e herbáceo de um cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 3(1): 27-37.
- Prado, C.H.B.A. & Moraes, J.A.P.V.** 1997. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica* 33(1): 103-112.
- Prado, C.H.B.A., Moraes, J.A.P.V. & Mattos, E.A.** 1994. Gas exchange and leaf water status in potted plants of *Copaifera langsdorfii*. *Photosynthetica* 30(2): 207-213.
- Prado, C.H.B.A., Wenhui, Z., Rojas, M.H.C. & Souza, G.M.** 2004. Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 16(1): 7-16.
- Ramsey, M. & Vaughton, G.** 2001. Sex expression and sexual dimorphism in subdioecious *Wurmbea dioica* (Colchicaceae). *International Journal of Plant Sciences* 162(3): 589-597.
- Rawitscher, F.** 1948. The water economy of the vegetation of the campos cerrados in southern Brazil. *Journal of Ecology* 36(2): 237-268.
- Rawitscher, F. & Ferri, M.G.** 1942. Observações sobre a metodologia para o estudo da transpiração cuticular em plantas brasileiras, especialmente *Cedrella fissilis*. *Boletim da Faculdade de Filosofia Ciência e Letras da USP* 28 – Botânica 3: 115-139.
- Rawitscher, F., Ferri, M.G. & Rachid, M.** 1943. Profundidade dos solos e vegetação em campos cerrados do Brasil meridional. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 15(4): 267-294.
- Rede de Sementes do Cerrado.** 2003. Germinação de Sementes e Produção de Mudanças de Plantas do Cerrado. Rede de Sementes do Cerrado: Brasília.
- Rocha, A.M.S. & Moraes, J.A.P.V.** 1997. Influência do estresse hídrico sobre as trocas gasosas em plantas jovens envasadas de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 9(1): 43-48.
- Rondon, J.N., Sasaki, R.M., Zaidan, L.B.P. & Felipe, G.M.** 2001. Effects of moisture content and temperature during storage on germination of the achenes of *Bidens gardneri* Baker. *Revista Brasileira de Botânica* 24(1): 35-41.
- Ruggiero, P.G.C. & Zaidan, L.B.P.** 1997. Estudos de desenvolvimento de *Viguiera robusta* Gardn., uma Asteraceae do cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 20(1): 1-9.
- Sasaki, R.M., Machado, E.C., Lagoa, A.M.M.A. & Felipe, G.M.** 1997. Effect of water deficiency on photosynthesis of *Dalbergia miscolobium* Benth., a cerrado tree species. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 9(2): 83-87.
- Sasaki, R.M., Rondon, J.N., Zaidan, L.B.P. & Felipe, G.M.** 1999a. Germination of seeds from herbaceous plants artificially stored in cerrado soil. *Revista Brasileira de Biologia* 59(2): 271-279.
- Sasaki, R.M., Rondon, J.N., Zaidan, L.B.P. & Felipe, G.M.** 1999b. Longevity of seeds from legume tree species artificially stored in cerrado and forest soils. *Hoehnea* 26(1): 29-45.
- Sasaki, R.M., Zaidan, L.B.P. & Felipe, G.M.** 1999c. Effects of storage of achenes of *Bidens gardneri* Baker on light sensitivity during germination. *Revista Brasileira de Botânica* 22(1): 75-81.
- Sasaki, R.M., Rondon, J.N., Zaidan, L.B.P. & Felipe, G.M.** 1999d. Number of buried seeds and seedlings emergence in cerrado, cerrado and gallery forest soils at Pedregulho, Itirapina (SP), Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 22(2): 147-152.
- Sato, A. & Moraes, J.A.P.V.** 1992. O efeito do estresse hídrico sobre as trocas do CO<sub>2</sub> gasoso em plantas jovens de espécies do cerrado. *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 35(4): 763-775.
- Sawyer, N.W. & Anderson, G.J.** (1998). Reproductive biology of the carrion-flower *Smilax herbacea* (Smilacaceae). *Rhodora* 100(901): 1-24.

- Scholz, F.G., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C. & Franco, A.C.** 2002. Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees. *Tree Physiology* 22: 603-612.
- Scholz, F.G., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C & Miralles-Wilhelm, F.** 2006. Removal of nutrient limitations by long-term fertilization decreases nocturnal water loss in savanna trees. *Tree Physiology* 27: 551-559.
- Scholz, F.G., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C & Miralles-Wilhelm, F.** 2007. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. *Plant, Cell and Environment* 30: 236-248.
- Schroeder, E.** 1988. Tratamento antiviral na antiga medicina chinesa. *Anais Paulistas de Medicina e Cirurgia* 115(1-2): 49-80.
- Schulze E.D.** 1986. Carbon dioxide and water vapour exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Annual Review of Plant Physiology* 37: 247-274.
- Silva, P.** 1998. *Farmacologia*. Guanabara Koogan: Rio de Janeiro
- Souza, R.C.O.S., Toni, K.L.G., Andreato R.H.P. & Costa, C.G.** 2005. Anatomia e vascularização das flores estaminadas e pistiladas de *Smilax fluminensis* Steudel (Smilacaceae). *Rodriguesia* 56(87): 107-121.
- Speese, B.** 1939 Mitosis in leaves of *Smilax*. *American Journal of Botany* 26: 852-855.
- Sternberg, L.S.L., Bucci, S., Franco, A.C., Goldstein, G., Hoffman, W.A., Meinzer, F.C., Moreira, M.Z. & Scholz, F.** 2004. Long range lateral root activity by neo-tropical savanna trees. *Plant and Soil* 270: 169-178.
- Tardieu, F. & Simonneau, T.** 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modeling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany* 49 (supl.): 419-432.
- Terashima, I. & Hikosaka, K.** 1995. Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. *Plant Cell and Environment* 18: 1111-1128.
- Thaler, I., Plese, N., Gailhofer, M. & Rusak, G.** 2000. Investigation of ring spot virus disease of *Smilax aspera* L. *Phyton* 40(2): 303-313.
- Válio, I. & Labouriau, M.** 1964. Pollen grains of plants of the cerrado – VII: Liliaceae subfamily Smilacoideae and Loganiaceae. *Revista Brasileira de Biologia* 24(2): 119-126.
- Veras, T.N., Lannes, G.M., Piva, J.P., Stein, R.T., Jones, M.H., Silva, V.D., Garcia, P.C.R. & Pitrez P.M.C.** 2005. Plastic bronchitis in a child with thalassemia alfa. *Jornal de Pediatria* 81: 499-502.
- Vijayavalli B. & Mathew P.M.** 1989. Karyomorphology of five South Indian species of *Smilax* Linn. *Cytologia* 54: 65-72.
- Zhenbo, S. & Dilcher D.** 1988. Fossil *Smilax* from Eocene sediments in western Tennessee. *American Journal of Botany* 75(supl. 6): 118.

# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)