



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA  
INSTITUTO DE BIOLOGIA

**Formação de ecótipos e potencial plástico de *Eugenia calycina* Camb. (Myrtaceae) em uma área de transição cerrado vereda**

**GRACE DE LOURDES CARDOSO**

2001



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA  
INSTITUTO DE BIOLOGIA

Formação de ecótipos e potencial plástico de *Eugenia calycina* Camb. (Myrtaceae) em uma área de transição cerrado vereda

**GRACE DE LOURDES CARDOSO**

**2001**

SISBI/UFU





**Universidade Federal de Uberlândia**

**Instituto de Biologia**

Grace de Lourdes Cardoso

NON  
 5/12/01  
 20502  
 TES/ME/1

**Formação de ecótipos e potencial plástico de *Eugenia calycina*  
 Camb. (Myrtaceae) em uma área de transição cerrado - vereda**

Dissertação apresentada à Universidade Federal  
 de Uberlândia, como parte das exigências para  
 obtenção do título de Mestre em Ecologia e  
 Conservação de Recursos Naturais.

Orientadora

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Cecília Lomônaco de Paula

UBERLÂNDIA

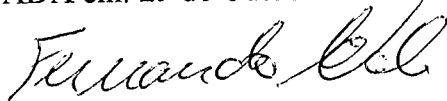
2001

Grace de Lourdes Cardoso

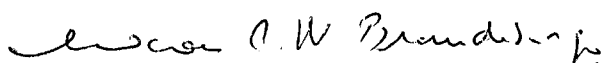
**FORMAÇÃO DE ECÓTIPOS E POTENCIAL PLÁSTICO DE  
*EUGENIA CALYCINA* CAMB. (MYRTACEAE) EM UMA  
ÁREA DE TRANSIÇÃO CERRADO - VEREDA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

APROVADA em: 29 de Outubro de 2001



Prof. Dr. Fernando Henrique Aguiar Vale - UFV



Prof. Dr. Malcon Antônio Manfredi Brandeburgo - UFU

Prof. Dr. Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira – UFU (Suplente)



Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Cecília Lomônaco de Paula

UFU

(Orientadora)

UBERLÂNDIA  
Outubro - 2001

## Da árvore

Um carpinteiro e seus auxiliares viajavam pela província de Qi, em busca de material para construções. Viram uma árvore gigantesca, cinco homens de mãos dadas não conseguiam abraçá-la. "Não vamos perder nosso tempo com esta árvore", disse o mestre carpinteiro. "Para cortá-la, demoraremos muito. Se quisermos fazer um barco, ele afundará. Se resolvermos usá-la para estrutura de um teto, as paredes terão que ser resistentes." O grupo seguiu adiante. Um dos aprendizes disse: "que árvore inútil". Você está enganado: ela apenas seguiu seu destino. Se fosse igual às outras, já a teríamos abatido. Mas – porque ousou ser diferente – permanecerá viva por muito tempo.

## Agradecimentos

Agradeço a Deus, por guiar meus passos e permitir sobreviver todos os meus dias, com dignidade e fé.

A Prof<sup>a</sup> Dra Cecília Lomônaco de Paula (minha orientadora), por toda a dedicação e paciência a mim dispensada. Cecília "Cada pessoa que passa em nossa vida, passa sozinha, porque cada pessoa é única e nenhuma substitui a outra" Pretendo levar por toda a minha vida todos os ensinamentos que aprendi com você, e que, num futuro não muito distante você possa sentir orgulho de ter tido uma participação especial na minha formação.

Aos verdadeiros amigos e colegas, por tudo. " Amigos são jóias raras e devemos guardá-los nos nossos corações, com muito carinho"

A um amigo especial, Edson, por todo apoio e incentivo, por me lembrar sempre que a evolução não pára e que, para nós humanos, ela ocorre de uma forma diferente....

Ao prof. Dr. Fernando Henrique Aguiar Vale e ao prof. Dr. Malcon Manfredi Brandeburgo por terem aceitado o convite para participarem da banca e pela cuidadosa leitura e sugestões para melhora do manuscrito.

## ÍNDICE

	<b>Página</b>
RESUMO .....	vii
ABSTRACT .....	viii
1 - INTRODUÇÃO.....	1
Revisão da Literatura.....	3
2 - MATERIAL E MÉTODOS.....	8
Área de Estudo .....	8
Organismo Estudado.....	8
Caracterização dos Ecótipos e das Áreas Estudadas.....	9
Plasticidade Fenotípica.....	14
3 - RESULTADOS.....	17
Caracterização dos Ecótipos.....	17
Plasticidade Fenotípica.....	24
4 - DISCUSSÃO.....	33
5 - CONCLUSÕES.....	38
6 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	40

## RESUMO

Cardoso, G.L. 2001. Formação de ecótipos e potencial plástico de *Eugenia calycina* Camb. (Myrtaceae) em uma área de transição cerrado-vereda. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG. 46p.

Este estudo teve como objetivo verificar a ocorrência de ecótipos e o potencial plástico de *Eugenia calycina* em uma área com gradiente de transição entre vereda e cerrado propriamente dito (ppd). Os ecótipos foram caracterizados quanto ao peso de sementes, número de sementes por fruto e número de flores por planta. Além disto, foram detectadas diferenças nas densidades de ocorrência e taxas de parasitismo por larvas de Diptera Tephritidae em cada área. Houve também assincronia temporal na floração, iniciada tardiamente nas áreas de cerrado ppd. Utilizando-se um modelo de genética quantitativa, a partir de um experimento de replicação recíproca de “sementes irmãs” em solos provenientes de cada área, avaliou-se o potencial para plasticidade em três caracteres: altura da parte aérea, número e comprimento de folhas das plântulas. Diferenças nestes caracteres foram geradas não somente por divergências genéticas entre plantas, mas também por plasticidade fenotípica. Os genótipos (indivíduos) apresentaram diferentes respostas plásticas, diferindo em sua habilidade de responder às influências ambientais. Os dados obtidos confirmam o papel da plasticidade fenotípica como mecanismo gerador de variabilidade fenotípica e apontam sua importância nos processos adaptativos e evolutivos na formação de ecótipos nas áreas de cerrado, recortadas por veredas.



## ABSTRACT

(Ecotype formation and plastic potential of *Eugenia calycina* Camb. (Myrtaceae) in a savanna/palm swamp transitional area). The aims of this work were to verify the incidence of ecotypes and the plastic potential of *Eugenia calycina* in a transitional savanna/palm swamp area. Ecotypes were characterized by seed weight, number of seeds per fruit and number of flowers per plant. Moreover, density of occurrence and fruits parasitism rate by a Diptera Tephritidae larvae on each area were significant different. Asynchrony of the flowering period, being later for the savanna area was also observed. A genetic quantitative model was used to measure phenotypic plasticity based on a reciprocal transplantation experiment of sibling-seeds into soils deriving from each area. Three aspects of plastic potential were evaluated: height of stem and number and width of the seedlings leaves. Observed differences in these characters were attributed not only by genetic divergences but also by phenotypic plasticity. The individuals showed different plastic responses, diverging in their ability to respond to environmental influences. The data confirm the role of phenotypic plasticity in the adaptive and evolutionary process involved in ecotype formation in savanna/palm swamp transitional vegetation.

Key words – *Eugenia calycina*, ecotypes, phenotypic plasticity, quantitative genetics

## INTRODUÇÃO

Plasticidade fenotípica retrata a habilidade de um organismo alterar sua fisiologia e/ou morfologia em decorrência de sua interação com o ambiente (Bradshaw 1965, Schlichting 1986, Stearns 1989, Scheiner 1993). Espécies com grande potencial para plasticidade em caracteres ligados à sobrevivência apresentam vantagens adaptativas em ambientes instáveis, heterogêneos ou de transição, visto que as mudanças produzidas podem facilitar a exploração de novos nichos, resultando no aumento da tolerância ambiental (Via 1993, Via *et al.* 1995).

Exemplos clássicos de plasticidade fenotípica descrevem variações na forma e tamanho de folhas em plantas terrestres e heterofilia em folhas aéreas e submersas de espécies aquáticas (Bradshaw 1965). Em animais, foi demonstrado o potencial plástico para a produção de defesas induzidas (morfológicas e químicas) contra o ataque de inimigos naturais (Gilbert 1966).

Por muito tempo, acreditou-se que a plasticidade fenotípica limitaria o potencial para mudanças evolutivas, por reduzir o impacto da seleção natural na estrutura genética de populações (Wright 1931). Entretanto, ao longo das duas últimas décadas, foram desenvolvidos novos métodos de estudo e modelos matemáticos de genética quantitativa que descreveram a relação da plasticidade fenotípica com importantes processos biológicos (Via & Lande 1985, Gomulkiewicz & Kirkpatrick 1992, Schlichting & Pigliucci, 1993, Scheiner & Callahan 1999).

A plasticidade fenotípica pode ser considerada um mecanismo gerador de variabilidade fenotípica e, uma vez que a seleção natural age sobre fenótipos, cria oportunidades para que mudanças genéticas ocorram. Além disto, se as divergências

fenotípicas geradas dentro de uma população forem mantidas por seleção disruptiva, haverá favorecimento para o surgimento de subespécies, raças ou ecótipos (Via & Lande 1985, Thompson 1991).

Espera-se que uma população que ocupe um ambiente heterogêneo apresente grande potencial plástico em suas características fisiológicas e/ou morfológicas (Fuzeto & Lomônaco 2000). Por causa disto, a formação de ecótipos ou variedades poder ser bastante favorecida em ambientes de transição ou ambientes que apresentam gradientes edáficos, como é o caso de áreas ocupadas pelo bioma do cerrado.

A caracterização de ecótipos ou verificação de potencialidades para sua formação gera importantes subsídios para maximizar a preservação da variabilidade genética, quando a delimitação de áreas de conservação ou projetos de manejo sustentado da flora silvestre estiverem sendo efetuados (Nanson 1993, Lortie & Aarssen 1996).

Este trabalho teve como objetivo verificar a ocorrência de ecótipos em *Eugenia calycina* Camb. em uma área que apresenta gradiente de transição entre vereda e cerrado propriamente dito (ppd). Com uso de modelo de genética quantitativa, avaliou-se também o potencial plástico desta espécie.

## Revisão da Literatura

O conceito de norma de reação, objeto central do estudo da plasticidade fenotípica, foi introduzido a partir da investigação sobre produção de respostas plásticas no crustáceo *Daphnia* (Cladocera) por Woltereck, em 1909 (*apud* Scheiner 1963). Mais tarde, Schmaulhausen (1949), propõe que a norma de reação pode ser entendida como a extensão na qual indivíduos são afetados fenotipicamente por influências ambientais. Naquela época, pesquisadores já percebiam que diferentes genótipos podem reagir de modos distintos a um mesmo ambiente e que genótipos semelhantes podem se comportar distintamente em ambientes diferentes.

Clausen *et al.* (1940, 1948), em experimentos com as plantas *Achillea* (L.) (Asteraceae) e *Potentilla* (L.) (Rosaceae), demonstraram que tamanho e o número de folhas estavam mais sujeitos às influências ambientais do que as estruturas reprodutivas. Esta observação foi corroborada por Stebbins (1950), em seu estudo sobre variações e evolução em plantas.

Waddington (1959) observou que respostas plásticas decorrentes de pressões seletivas podem ampliar as relações ecológicas da espécie, provocando alterações nas frequências gênicas.

Bradshaw, em (1963), verificou a formação de ecótipos em *Lemna* (L.) (Lemnaceae) em uma distância menor que 10 metros, constatando que pequenas distâncias não estabelecem barreiras para que mudanças evolutivas ocorram rumo à adaptação. Este mesmo autor publicou, alguns anos mais tarde, um artigo sobre as bases genéticas, implicações ecológicas e origem evolutiva da plasticidade fenotípica (Bradshaw 1965). Este trabalho motivou pesquisas empíricas durante as décadas de 1970 e 1980.

Via & Lande (1985) propuseram a aplicação da genética quantitativa na pesquisa da plasticidade fenotípica, formulando o modelo pleiotrópico, que aponta a plasticidade como função da expressão diferencial de um mesmo gene em distintos ambientes.

A formação de ecótipos em *Poa pratensis* (L.) (Poaceae) e *Agrostis capillaris* (L.) (Poaceae) foi constatada por Helgadottir & Snaydon (1986) em áreas heterogêneas, decorrente das influências de vários fatores climáticos e edáficos.

Hart & Colvillec (1988) verificaram a ocorrência de ecótipos de *Trifolium repens* (L.) (Fabaceae) altamente adaptadas às diferentes concentrações de fósforo no solo.

Maluf (1994) observou o efeito da luz solar direta, recebida em períodos diferentes do dia, no desenvolvimento de *Amaranthus hybridus* (L.) (Amaranthaceae), verificando que, em condições de estresse luminoso, esta espécie investe mais na produção de estruturas vegetativas do que estruturas reprodutivas, indicando possuir uma grande plasticidade fenotípica.

Kowalski *et al.* (1994) examinaram a ocorrência de ecótipos de *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Brassicaceae), mapeando a ação dos genes determinantes do número de nódulos e tamanho da roseta floral.

Pigliucci *et al.* (1995) investigaram o potencial plástico (variabilidade genética e interações G x A) em quatro populações de *A. thaliana*, em resposta a três fatores ambientais (água, luz e nutrientes). Detectaram substancial variação genética para plasticidade em decorrência dos gradientes de luz e de nutrientes.

Winn (1996) demonstrou plasticidade fenotípica em seis características foliares de *Dicerandra linearifolia* (Elliott) Benth. (Lamiaceae) em resposta à temperatura.

Dudley & Schmitt (1996) evidenciaram o papel adaptativo da plasticidade no alongamento do caule em *Impatiens capensis* (Meerb.) (Balsaminaceae), por manipulação da densidade e das proporções de luz vermelha incidente sobre as plântulas.

Pigliucci & Schlichting (1996) investigaram, em populações de *A. thaliana*, a variação temporal das normas de reação para o potencial reprodutivo, em resposta a diferentes concentrações de nutrientes no solo. Verificaram a ocorrência de seleção direcional para aumento de altura de plântulas, sob baixa e alta concentração de nutrientes e evidências de seleção disruptiva no período de floração.

Kudoh *et al.* (1996), ao analisarem variações entre duas populações de *Cardamine flexuosa* (With.) (Cruciferae), quanto à idade e tamanho apresentados na primeira floração, concluíram que correlações negativas entre estes caracteres podem limitar seu potencial para plasticidade adaptativa.

Pigliucci (1996) estudou a origem, evolução e função dos genes plásticos. Seus experimentos baseavam-se na exposição de plantas ou animais a um conjunto distinto de condições ambientais, com a identificação dos RNAs e proteínas produzidas em cada ambiente e no uso de mutantes, que anulariam ou interfeririam num padrão conhecido de plasticidade fenotípica.

Pigliucci (1997) manipulando a qualidade nutricional edáfica, constatou susceptibilidade ambiental na caracterização da duração do período reprodutivo em três populações de *A. thaliana*.

Wu (1998) verificou em *Populus trichocarpa* (T. & G. ex Hook) e *Populus deltoides* (Marshall) (Salicaceae) certos loci afetando respostas plásticas, que poderiam ser mapeados no genoma.

Scheiner & Callahan (1999) apresentaram um método para medir seleção fenotípica em população de *A. thaliana*. O método permitiu investigar padrões de seleção sobre a plasticidade fenotípica propriamente dita.

Danahue & Schmitt (1999), estudando o efeito da densidade populacional na expressão genética de *I. capensis*, observaram que as plantas desenvolvidas em alta densidade

tiveram maior alongamento dos internós, aumento no período de dormência meristemática, diminuição na área foliar e no comprimento das folhas, quando comparadas às plantas que cresceram em baixa densidade populacional.

Perfectti & Camacho (1999), ao verificarem as bases genéticas da homeostase no desenvolvimento de *Annona cherimola* (Mill.) (Annonaceae) e do híbrido *A. cherimola* x *A. squamosa* (L.), constataram que os híbridos apresentaram maior variação em seu desenvolvimento, quando comparados com espécies parentais.

Daehler *et al.* (1999) analisaram diferenças fenotípicas na morfologia do filódio, no desenvolvimento de nectários extraflorais e em outros caracteres morfológicos e de crescimento em *Acacia koa* (A. Gray) (Fabaceae). Os autores concluíram que muitas das diferenças fenotípicas observadas entre famílias e populações tem, provavelmente, significância ecológica, ou seja, poderiam ter se originado por plasticidade fenotípica.

Weinig (2000), investigando os custos de estabelecimento de um fenótipo e a evolução de estratégias competitivas em plantas, formulou a hipótese de que a plasticidade fenotípica poderia limitar, em certos casos, a evolução de especialistas, por reduzir a diferenciação entre genótipos.

Peter & Liina (2000) analisaram covariação entre área foliar e comprimento de raiz nas gramíneas *Dactylis glomerata* (L.) e *Dactylis polygama* (Horvat), em resposta a limitação de recursos edáficos. Este estudo demonstrou que a plasticidade fenotípica pode maximizar a aquisição de nutrientes e a taxa de crescimento de plantas.

Maad (2000) pesquisou a ação de diversos fatores ambientais sobre características reprodutivas, fenológicas e morfológicas de *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae).

Valladares *et al.* (2000) compararam 16 espécies de arbustos *Psychotria*, (L.) (Rubiaceae) de floresta tropical úmida, investigando o crescimento destas plantas em três ambientes distintos quanto à luminosidade (clareira, borda e interior de floresta). Verificaram

correlação significativa de alguns dos caracteres fenotípicos com os habitats nos quais as plantas se desenvolveram.

Curtis (2000) examinou a influência do clima e de nutrientes no solo no "tempo de vida" de folhas de *Pinus palustris* Engelm e *Pinus elliottii* Mill. (Pinaceae) ao longo de sua distribuição geográfica. Concluiu que as variações observadas poderiam, em parte, ser explicadas por plasticidade fenotípica.

Wells & Pigliucci (2000) discutem o papel adaptativo da plasticidade em um estudo experimental sobre heterofilia e propõem caminhos para pesquisas futuras.

Fuzeto & Lomônaco (2000) verificaram a formação de ecótipos em *Cabralea canjerana* subsp. *polytricha* (Adr. Juss.) Penn. (Meliaceae) em áreas de cerrado e vereda. Concluíram que a assincronia na floração e o modo de ação de dispersores de sementes poderiam contribuir para a evolução das divergências entre ecótipos na área estudada.

Todos estes trabalhos investigativos sobre a plasticidade fenotípica atestam sua importância nos processos adaptativos e evolutivos, a que estão sujeitas as populações em seus ambientes naturais. Estudos sobre o potencial plástico de espécies animais e vegetais poderão, portanto, contribuir para a melhor compreensão da história evolutiva ocorrida em nosso planeta. Além disto, conhecimentos sobre a plasticidade fenotípica podem ser aplicados na agricultura. Com uso de técnicas de melhoramento genético, variedades de plantas com maior potencial plástico poderiam ser selecionadas para que pudessem ser cultivadas em áreas com diferentes perfis climáticos e edáficos.



## MATERIAL E MÉTODOS

### Área de Estudo

O estudo foi realizado na Reserva Ecológica do Clube Caça e Pesca Itororó em Uberlândia, MG ( 18° 55' 23" S e 48° 17' 19" W) (Figura 1). A reserva, com 127 ha, preserva áreas de cerrado ppd e vereda. O clima da região é caracterizado por duas estações com marcantes diferenças nos índices pluviométricos, que oscilam anualmente em torno de 1.550 mm. Na estação úmida (outubro a março), as temperaturas podem chegar a 35 °C e, na estação seca, é comum a ocorrência de geadas durante o inverno. A temperatura média anual é de 22 °C (Nimer & Brandrão 1989).

### Organismo Estudado

*Eugenia calycina* é uma planta arbustiva, popularmente conhecida como pitanga-vermelha ou pitanga do cerrado (von Bulow *et al.* 1994). Pertence à família Myrtaceae, que compreende aproximadamente 100 gêneros e 3.500 espécies, distribuídas principalmente nas regiões tropicais e subtropicais do mundo, com poucas espécies ocorrendo nas regiões temperadas (Barroso *et al.* 1984). Segundo McVaugh (1968), o gênero *Eugenia* está representado por cerca de 500 espécies de distribuição neotropical, que são encontradas desde o México e Florida até o noroeste da Argentina, principalmente nas regiões centro-oeste e sudeste do Brasil, onde ocorrem cerca de 300 espécies. No Brasil, *E. calycina* já foi registrada

em áreas de cerrado dos estados de Goiás (Berg 1957, 1959), Minas Gerais e Distrito Federal, nos tipos fitofisionômicos de campo sujo, cerrado ppd, campo cerrado e transição cerrado-vereda (Arantes 1997). Nenhum estudo referente à biologia reprodutiva de *E. calycina* foi encontrado.

### Caracterização dos Ecótipos e das Áreas de Coleta

No período de 15/10/1999 a 21/10/1999, 80 indivíduos adultos de *E. calycina* foram identificados e marcados em duas áreas: no cerrado ppd e no ecótono de transição cerrado/vereda (borda de vereda). Foram tomadas medidas de altura da planta, largura e comprimento da copa de 40 indivíduos em cada área. Estas três medidas foram simplificadas por Análise de Componente Principal (ACP) para obtenção de um índice multivariado de tamanho (Manly 1994). Nestes indivíduos foi contado o número de flores. A densidade dos indivíduos nos dois ambientes foi estimada considerando 20 parcelas de 10 m x 10 m em cada área, nas quais foram contados todos os indivíduos presentes. O peso de 58 frutos provenientes de plantas do cerrado ppd e de 63 frutos da região de borda de vereda foi aferido com uso de balança analítica. Em seguida, os frutos foram abertos e tiveram suas sementes contadas e pesadas. Somente foram consideradas para pesagem sementes morfológicamente bem formadas e frutos não parasitados ou sem sinal característico de perfuração por larvas. (Por causa disto, foram descartadas 38 sementes). Diferenças significativas no tamanho da planta, peso de frutos e sementes entre as áreas foram verificadas por teste t. O teste de Mann-Whitney foi usado para averiguar diferenças na densidade de ocorrência, no número de flores e de frutos por planta e no número de sementes por fruto entre as áreas de coleta (Zar 1984).

A ocorrência de correlações genéticas (utilizando valores médios por planta) entre peso dos frutos, peso das sementes bem formadas e número de sementes por fruto foram

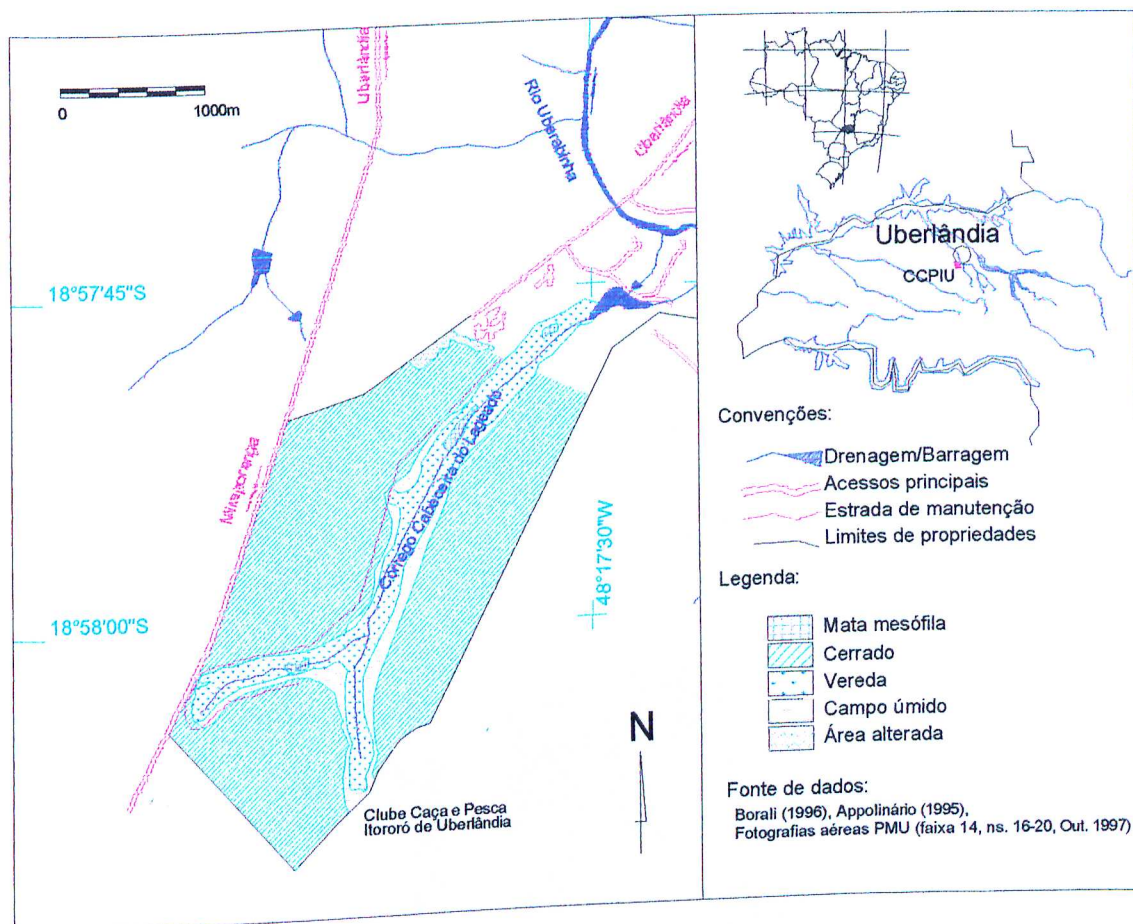
verificadas utilizando o teste de correlação de Pearson. Os coeficientes de correlação foram comparados, aos pares, por teste Z (Zar 1984).

A sincronia temporal na floração de *E. calycina* nas áreas estudadas foi averiguada considerando o estágio de maturação das estruturas reprodutivas de 40 indivíduos em cada área. Estes estágios reprodutivos foram caracterizados da seguinte forma: i) botão verde: com sépalas encobrendo todo o botão; ii) botão abrindo: com sépalas verdes semi-abertas deixando à mostra as pétalas brancas da flor; iii) flor jovem: com sépalas e pétalas totalmente abertas com os estames e/ou pistilo vistosos, odor característico bem evidente e presença de polinizadores; iv) flor senil: flor já fecundada ou abortada, podendo apresentar peças florais murchas, de coloração mais pálida, ainda na planta ou já caídas ao chão; v) fruto verde: de pequeno porte com coloração esverdeada; vi) fruto maduro: apresentando coloração vermelha “sangue” e tamanho maior (Figura 2). Diferenças entre as áreas na frequência de ocorrência em cada fase foram testadas por tabela de contingência (Zar 1984).

Em 25/10/00, o número de frutos inviabilizados ou não por atividade de um parasita larval (Diptera: Tephritidae) foi estimado em 43 indivíduos na área de cerrado ppd e em 44 indivíduos na área de borda de vereda. A taxa de parasitismo por planta (Tp) foi calculada utilizando a seguinte fórmula:  $Tp = [p / (p + np)] \times 100$ , onde p é o número de frutos parasitados e np o número de frutos não parasitados. Para averiguar diferenças nas taxas de parasitismo entre as áreas utilizou-se o teste de Mann-Whitney (Zar 1984).

Foram coletadas amostras de solo, aleatoriamente distribuídas nos dois ambientes, em seis covas com profundidade de 20 cm. As amostras coletadas foram analisadas para caracterização física e química de rotina, conforme metodologia preconizada pela EMBRAPA (1979). As análises foram realizadas no Laboratório de Análises de Solos (LABAS) do Instituto de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Uberlândia, MG. Para comparação,

entre as áreas, das características físicas e químicas das amostras de solo coletadas, foi utilizado o teste de Mann-Whitney (Zar 1984).



**Figura 1-** Mapa de localização da área estudada coleta da Reserva Ecológica do Clube Caça e Pesca Itororo, Uberlândia MG.



**Figura 2** - Estágios de maturação das estruturas reprodutivas de *Eugenia calycina* da Reserva Ecológica do Clube Caça e Pesca Itororó Uberlândia, MG, em áreas de cerrado propriamente dito e borda de vereda (i- botão jovem ii- botão abrindo; iii- flor jovem; iv- flor senil; v- fruto verde; vi- fruto maduro). Barra equivale a 1 cm.

### Plasticidade Fenotípica

No período de 11/11/99 a 12/11/99 foram coletados frutos de 24 plantas da área de cerrado ppd e de 15 plantas da área de borda de vereda. As sementes morfológicamente bem formadas foram colocadas em bandejas de germinação, contendo amostras de solo coletadas em cada uma das áreas. O plantio foi feito imediatamente após a extração das sementes, visto serem estas recalcitrantes (von Bulow *et al.* 1994). As sementes provenientes de uma mesma planta foram distribuídas simultaneamente nas células da bandeja com ambos os tipos de solo (Figura 3). Este procedimento foi realizado em laboratório, onde as sementes permaneceram à temperatura ambiente, sendo diariamente regadas com água destilada.

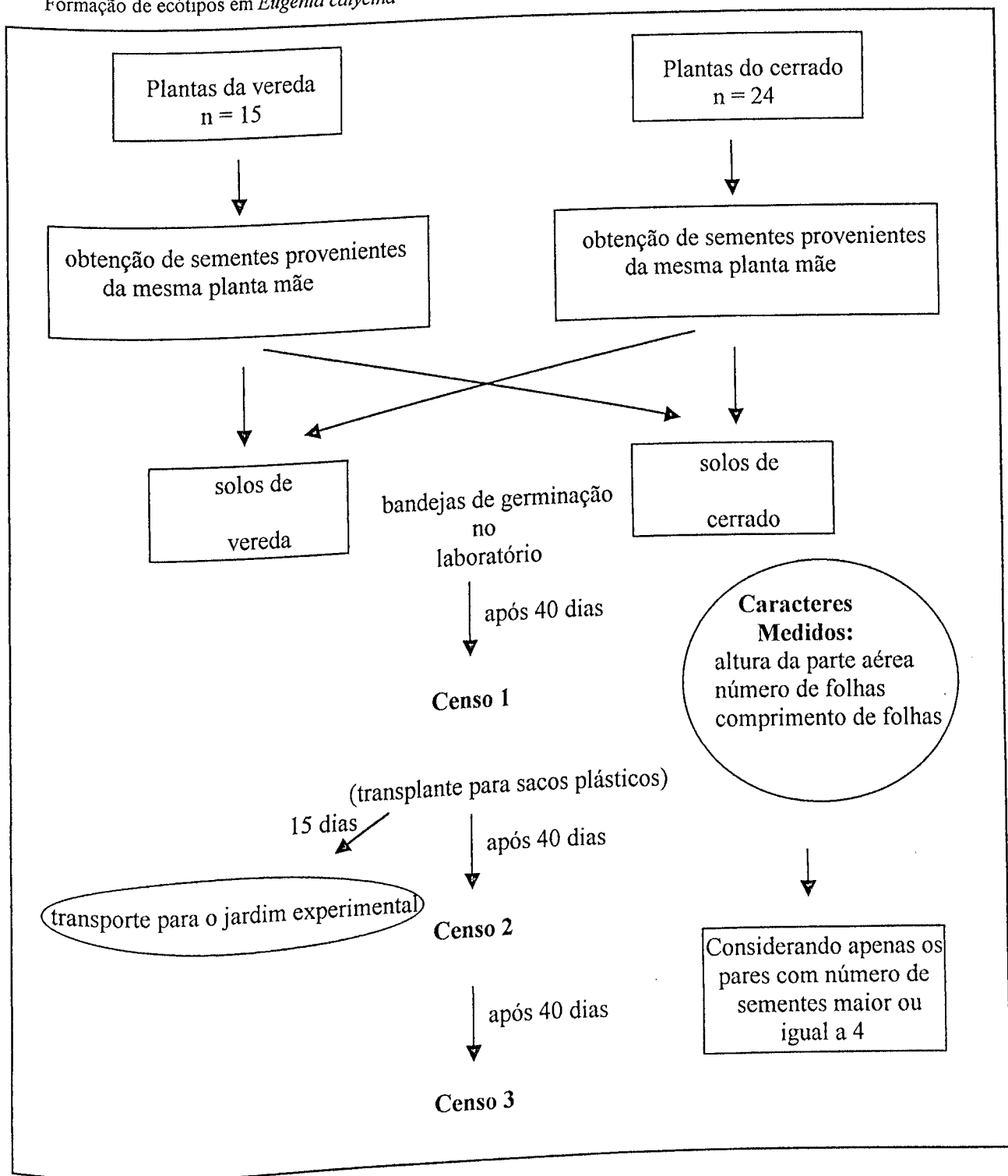
Após 40 dias, as plântulas e sementes com emissão de radícula foram transplantadas para sacos plásticos, seguindo as mesmas condições adotadas com relação aos tipos de solo das bandejas. Após transplante, as plântulas permaneceram em laboratório por 15 dias, antes de serem transportadas para o jardim experimental do Instituto de biologia da UFU.

Medidas da altura da parte aérea das plântulas, comprimento e número de folhas foram tomadas em três censos. O primeiro censo foi realizado no dia anterior ao transplante das plântulas e das sementes para sacos plásticos. Os censos 2 e 3 foram realizados 40 e 80 dias após o transplante, respectivamente. As plântulas consideradas para análise foram apenas aquelas cujo número de replicas por indivíduo (planta mãe) foram, no mínimo, igual a quatro, numa tentativa de produzir um padrão balanceado de amostras (Zar 1984). A média do número de plântulas utilizadas nos três censos, para os três caracteres analisados, foi igual a  $392 \pm 75,8$ . A ANOVA para dois fatores foi usada para decompor a variabilidade fenotípica total de cada caráter em três componentes: o fator genético, a influência ambiental e a interação entre ambos (Falconer 1989). A quantidade de variação atribuída a cada componente foi avaliada por meio dos valores das médias dos quadrados (MQ) (Via & Lande

1985). A impossibilidade de caracterização das sementes provenientes de uma mesma planta como sendo meio-irmãs ou irmãs completas não permitiu que a variabilidade genética total fosse decomposta quanto a aditividade ou dominância (Falconer 1989). Por isso, o componente genético de variação foi estimado considerando os genótipos provenientes de diferentes plantas-mãe. A variabilidade nas respostas plásticas entre os genótipos analisados foi estimada, para cada caráter, pela interação entre os dois fatores (Via & Lande 1985, Scheiner 1993). Uma vez que as análises de variância informam apenas a quantidade de variação atribuída a cada um de seus componentes, foram construídas, para cada caráter analisado, normas de reação, que representam, graficamente, a direção e a variabilidade das respostas plásticas entre os genótipos.

As análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa Systat (1999).





**Figura 3** - Esquema da metodologia utilizada para avaliar o potencial plástico de *Eugenia calycina*, a partir de experimento de replicação recíproca de sementes em solos de vereda e de cerrado propriamente dito, coletados na Reserva Ecológica do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG.

## RESULTADOS

### Caracterização dos Ecótipos

A Análise de Componente Principal indicou que 64% da variação total pode ser atribuída a diferenças de tamanho entre os indivíduos. Sinal negativo no coeficiente do segundo autovetor, relativo à altura das plantas, indica ocorrência de distorção na forma de *E. calycina* (Tabela 1). Deste modo, as plantas, após atingirem determinada altura, passam a investir no aumento da copa (largura e comprimento da parte aérea).

Não foram verificadas diferenças estatísticas significativas entre os indivíduos pertencentes aos dois ambientes quanto ao tamanho, peso dos frutos e número e frutos por planta. Entretanto, o peso das sementes dos indivíduos da área de borda de vereda foi significativamente maior que o de indivíduos de cerrado ppd ( $t = -3,91$ ;  $p < 0,001$ ). Maior densidade populacional foi observada na área de cerrado ppd ( $U = 375,50$ ;  $p < 0,001$ ). Nesta área, foram também encontrados maior número de sementes por fruto ( $U = 2.176,00$ ;  $p = 0,036$ ), maior número de flores por planta e maiores taxas de parasitismo ( $U = 1.184,00$ ;  $p = 0,026$ ) (Tabela 2).

Todas as correlações genéticas foram significativas, exceto entre peso dos frutos e peso das sementes de indivíduos da área de cerrado ppd ( $r = 0,095$ ;  $p = 0,476$ ). Não foi constatada diferença entre os coeficientes de correlação obtidos para os dados de cada área de coleta (Tabela 3).

Houve assincronia na floração, iniciada tardiamente na área de cerrado ppd

( $X^2 = 824,63$ ;  $p < 0,001$ ) (Figura 4).

O resultado das análises para caracterização química e física das amostras de solo foi muito similar entre as áreas. Somente foram significativas as diferenças nas proporções de argila ( $U = 31,00$ ;  $p = 0,034$ ), maiores em solos de cerrado e nas concentrações de fósforo ( $U = 4,50$ ;  $p = 0,029$ ), que apresentaram maiores valores na área de borda de vereda (Tabela 4).

**Tabela 1** - Componentes principais da matriz de correlação entre medidas de indivíduos adultos de *Eugenia calycina* (n=80) da Reserva Ecológica do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG.

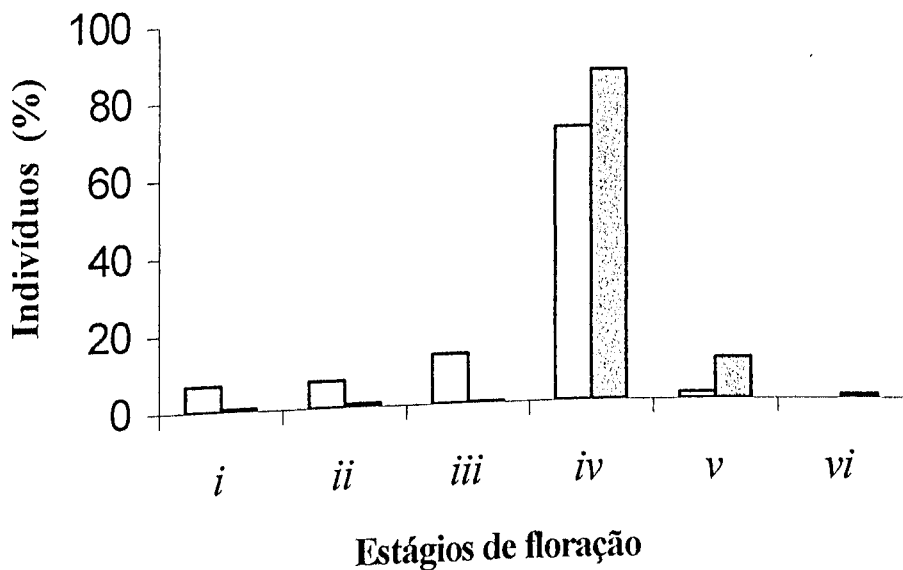
<b>Medidas</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>
Altura	0,768	-0,630	0,116
Largura	0,826	0,192	-0,531
Comprimento	0,806	0,404	0,433
Variância explicada pelos componentes	1,920	0,597	0,483
Percentagem do total de variância explicada (%)	<b>64,00</b>	19,91	16,09

**Tabela 2** - Caracterização e diferenciação dos ecótipos de *Eugenia calycina* nas áreas de cerrado propriamente dito e borda de vereda da Reserva Ecológica do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG, quanto ao tamanho (índice multivariado que considerou a altura, comprimento e largura dos indivíduos), peso das sementes, número de sementes morfológicamente viáveis por planta e densidade.

Componentes analisados	Cerrado	Vereda	t	p
	Média ± (S) n	Média ± (S) n		
Tamanho	-0,05 ± (0,62) n=40	0,05 ± (1,28) n=40	-0,47	0,639
Peso dos frutos (g)	1,43 ± (0,45) n=58	1,34 ± (0,44) n=63	1,08	0,282
Peso de sementes (g)	0,23 ± (0,11) n=87	0,30 ± (0,12) n=78	-3,91	<0,001
			U	p
Nº de estruturas florais/ planta	97,34 ± (104,28) n=40	67,90 ± (125,07) n=40	1.242,00	<0,001
Densidade (ind/100m <sup>2</sup> )	9,95 ± (7,10) n=20	1,70 ± (1,81) n=20	375,50	<0,001
Nº de sementes/fruto	1,48 ± (0,70) n=59	1,24 ± (0,53) n=63	2.176,00	0,036
Taxa de parasitismo	0,94 ± (0,12) n=43	0,84 ± (0,16) n=44	1.184,00	0,026
Nº de frutos/planta	21,05 ± (13,16) n=43	20,77 ± (18,42) n=44	1.059,00	0,337

**Tabela 3** - Índice de correlação de Pearson entre peso dos frutos, peso das sementes e números de sementes viáveis por fruto de indivíduos de *Eugenia calycina*, nas áreas de cerrado propriamente dito e borda de vereda da Reserva Ecológica do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG.

Características	Cerrado (n=58)		Vereda (n=63)		Z	p
	r	p	r	p		
peso fruto X peso semente	0,095	0,476	0,353	<b>0,005</b>	1,466	p> 0,05
peso fruto X n° sementes viáveis	0,420	<b>0,001</b>	0,546	<b>&lt;0,001</b>	0,884	p>0,05
peso sementes X n° sementes viáveis	0,432	<b>0,001</b>	0,376	<b>0,002</b>	0,359	p> 0,05



**Figura 4** - Estágios de floração de indivíduos de *Eugenia calycina* da Reserva Ecológica do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, em áreas de cerrado propriamente dito e borda de vereda ( i - botões verdes; ii - botões abrindo; iii - flores jovens; iv - flores senis; v - frutos verdes; vi - frutos vermelhos) ( □ cerrado; ■ vereda). A análise foi efetuada no período de 15/10/99 a 21/10/99.

**Tabela 4** - Caracterização química e granulométrica do solo em área de cerrado propriamente dito e borda de vereda no Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG.

Componentes analisados	Cerrado		Vereda	
	Média ± (S) (n=6)	Média ± (S) (n=6)	U	p
<b>Análise granulométrica</b>				
Areia grossa (g.kg <sup>-1</sup> )	423,33 ± (103,67)	476,67 ± (78,40)	7,00	0,076
Areia fina (g.kg <sup>-1</sup> )	426,67 ± (84,77)	405,00 ± (66,56)	23,50	0,377
Silte (g.kg <sup>-1</sup> )	18,33 ± (7,53)	13,33 ± (5,16)	25,00	0,212
Argila (g.kg <sup>-1</sup> )	131,67 ± (18,35)	105,00 ± (16,43)	31,00	<b>0,034</b>
<b>Análise química</b>				
pH água (1:2,5)	4,92 ± (0,15)	4,97 ± (0,05)	15,00	0,605
P (mg.dm <sup>-3</sup> )	0,40 ± (0,20)	0,78 ± (0,25)	4,50	<b>0,029</b>
K (mg.dm <sup>-3</sup> )	19,47 ± (10,40)	10,85 ± (2,69)	26,50	0,170
Al (cmolc.dm <sup>-3</sup> )	0,57 ± (0,12)	0,67 ± (0,05)	9,00	0,120
Ca (cmolc.dm <sup>-3</sup> )	0,10 ± (0,00)	0,10 ± (0,00)	18,00	1,000
Mg (cmolc.dm <sup>-3</sup> )	0,00 ± (0,00)	0,02 ± (0,04)	15,00	0,317
H+Al (cmolc.dm <sup>-3</sup> )	3,13 ± (0,44)	3,25 ± (0,45)	14,50	0,572
SB (cmolc.dm <sup>-3</sup> )	0,17 ± (0,05)	0,15 ± (0,08)	22,00	0,476
t (cmolc.dm <sup>-3</sup> )	0,74 ± (0,14)	0,83 ± (0,04)	12,50	0,376
T (cmolc.dm <sup>-3</sup> )	3,29 ± (0,48)	3,43 ± (0,46)	15,50	0,688
V (%)	5,00 ± (0,89)	5,17 ± (1,60)	19,00	0,866
m (%)	76,67 ± (3,08)	80,17 ± (6,11)	6,50	0,063
M.O (g.kg <sup>-1</sup> )	1,23 ± (0,26)	1,25 ± (0,30)	17,00	0,872

P= fósforo; K= potássio; Al= alumínio; Mg= magnésio; H+Al= hidrogênio + alumínio; SB= soma de bases; t= capacidade de troca catiônica efetiva; T= capacidade de troca catiônica a pH=7,0; V= saturação por bases; m= saturação por Al e M.O.= matéria orgânica.



## Plasticidade Fenotípica

A altura das plântulas variou significativamente entre os indivíduos nos três censos, indicando haver variabilidade genética entre os indivíduos amostrados ( $F = 4,23$ ;  $p < 0,001$  no censo 1;  $F = 4,45$ ;  $p < 0,001$  no censo 2 e  $F = 3,72$ ;  $p < 0,001$  no censo 3). Entretanto, respostas plásticas somente estiveram presentes no primeiro censo ( $F = 15,18$ ;  $p < 0,001$ ), pois, nos demais, as variações na altura de plântulas entre os lotes cultivados nos solos provenientes das duas áreas não foram estatisticamente significativas. Analogamente, as interações entre os fatores somente foram significativas no primeiro censo ( $F = 2,53$ ;  $p < 0,001$ ) (Tabela 5). As normas de reação confirmam, graficamente, este padrão de variação (Figuras 5 e 8), que aponta para a redução na ocorrência de respostas plásticas ao longo do tempo, ou seja, indicam a redução na diferenciação de plântulas quanto a altura, apesar de terem sido cultivadas em solos de áreas distintas. Por causa disto, os componentes genéticos de variação (valores de MQ), passaram, a partir do segundo censo, a explicar a maior parte das variações fenotípicas, em contraste com o primeiro censo, que apresentou maior valor de variância no componente ambiental.

O número e o comprimento de folhas apresentaram significativas variações entre os indivíduos nos três censos ( $F = 4,41$ ;  $p < 0,001$  no censo 1,  $F = 6,73$ ;  $P < 0,001$  no censo 2 e  $F = 5,71$ ;  $p < 0,001$  no censo 3 para comprimento de folhas;  $F = 4,15$ ;  $p < 0,001$  no censo 1,  $F = 4,39$ ;  $p < 0,001$  no censo 2 e  $F = 3,48$ ;  $p < 0,001$  no censo 3 para número de folhas). Entretanto, baseando-se nos valores de MQ, a maior parte das variações encontradas foram devidas à plasticidade fenotípica (componente ambiental de variação). Interações entre os fatores que descrevem as diferenças quantitativas entre os indivíduos quanto as suas respostas plásticas foram significativas para ambos os caracteres nos três censos, com uma exceção: número de folhas no censo 2 ( $F = 1,06$ ;  $p = 0,377$ ). Isto significa que houve diferenças entre

plantas, na sua habilidade de apresentar variações plásticas para o comprimento e número de folhas (Tabela 5).

As normas de reação, além de confirmarem as indicações da análise quantitativa, mostram ainda, que grande parte da variabilidade dos caracteres medidos nas plântulas desenvolvidas em solo de vereda no primeiro censo foi sendo gradativamente perdida ao longo do tempo e que, por ocasião do terceiro censo, as plântulas que se desenvolveram em solos de cerrado ppd já apresentavam maior variabilidade para todos os caracteres avaliados (Figuras 6, 7, 9 e 10).

Tabela 5 - ANOVA para dois fatores (genótipos e ambiente) das medidas de altura da parte aérea, comprimento e número de folhas de plântulas de *Eugenia calycina* desenvolvidas em solos de cerrado propriamente dito e borda de vereda. (censos 1, 2 e 3).

Variável	Fonte	Censo 1			Censo 2			Censo 3		
		MQ	F	p	MQ	F	p	MQ	F	p
Altura da parte aérea	Genótipo	5,15	4,23	<0,001	8,68	4,45	<0,001	7,38	3,72	<0,001
	Ambiente	18,49	15,18	<0,001	2,06	1,06	0,305	2,33	1,18	0,279
	G x E	3,08	2,53	<0,001	2,15	1,10	0,324	2,71	1,37	0,095
	Erro	1,22			1,95					
Comprimento das folhas	Genótipo	0,80	4,41	<0,001	4,06	6,73	<0,001	4,55	5,71	<0,001
	Ambiente	7,83	42,95	<0,001	9,73	16,16	<0,001	7,09	8,91	0,003
	G x E	0,36	1,99	0,001	1,18	1,97	0,001	1,40	1,76	0,005
	Erro	0,18			0,60			0,80		
Número de folhas por plântula	Genótipo	17,25	4,15	<0,001	37,31	4,39	<0,001	40,94	3,48	<0,001
	Ambiente	140,58	33,85	<0,001	191,47	22,54	<0,001	330,78	28,11	<0,001
	G x E	6,15	1,48	0,038	9,02	1,06	0,377	16,99	1,44	0,048
	erro	4,15			8,49			11,77		

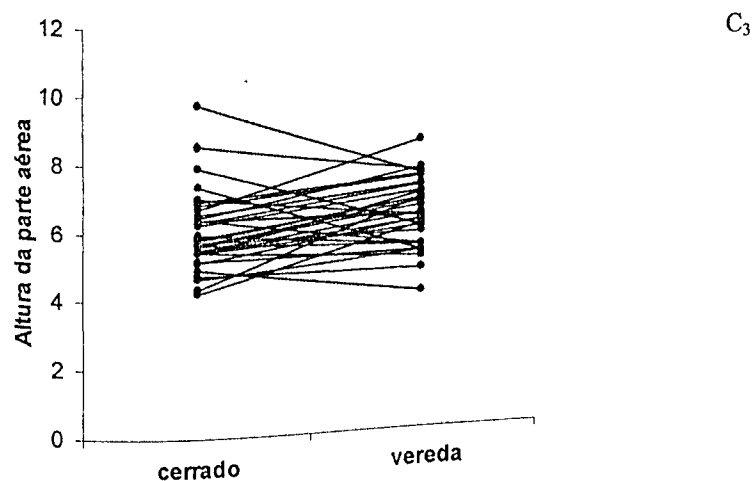
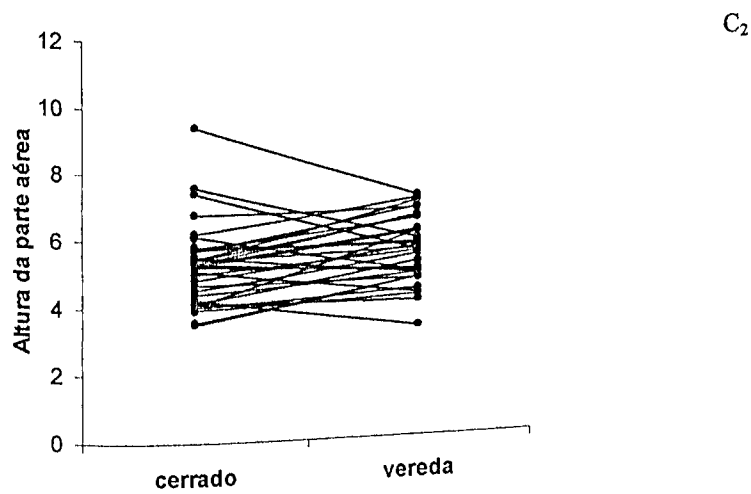
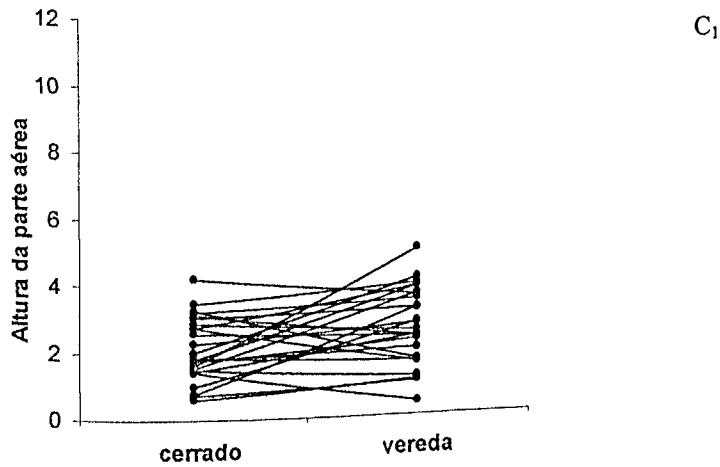
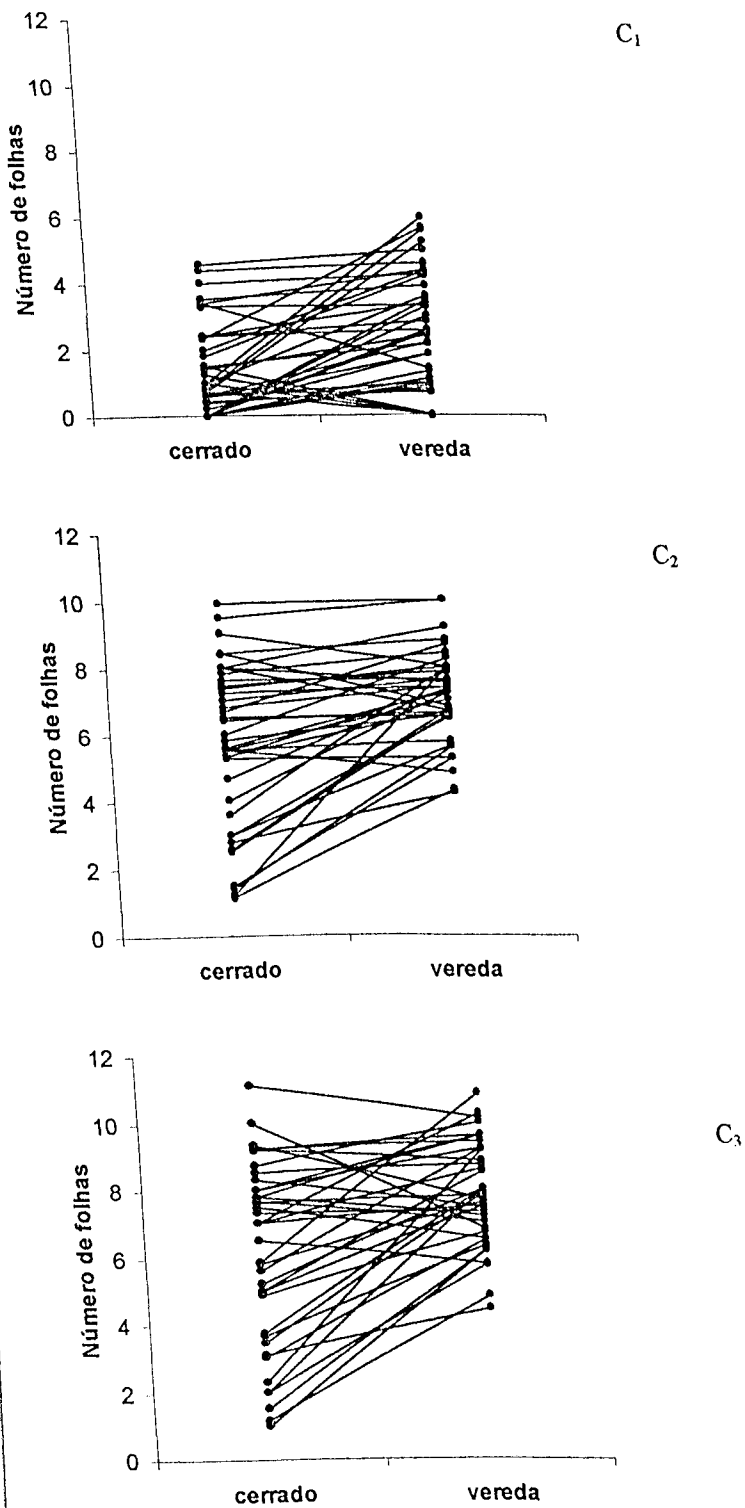
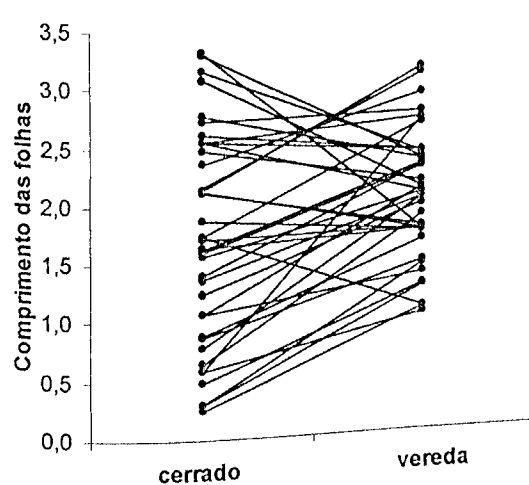
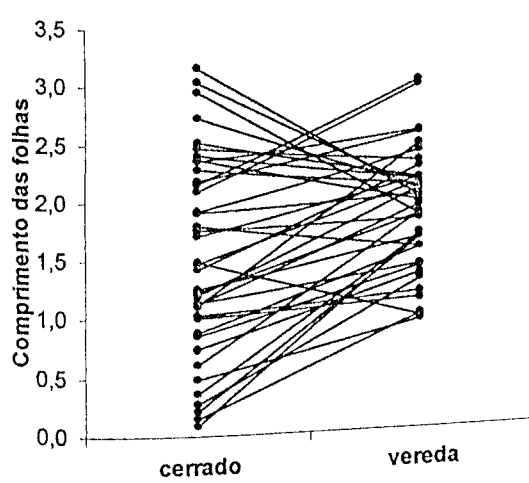
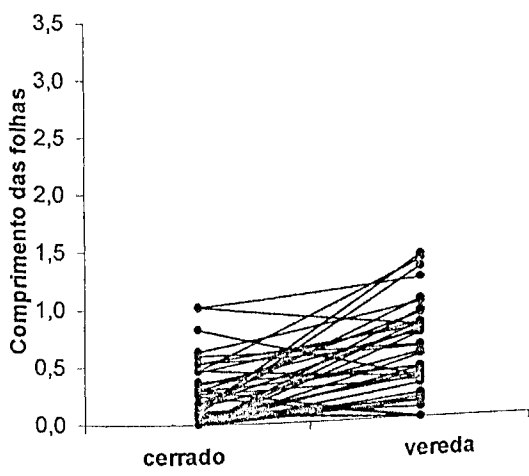


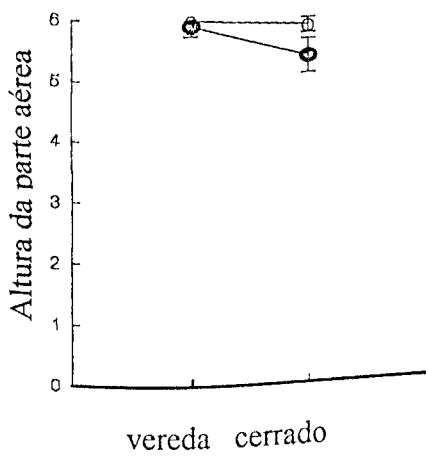
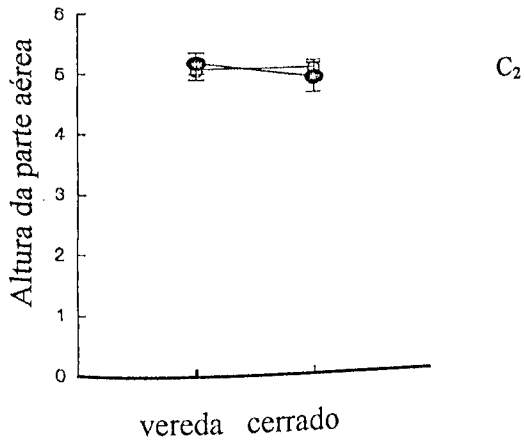
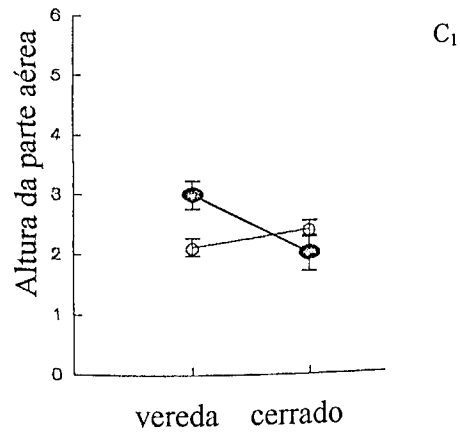
Figura 5 - Normas de reação da altura da parte aérea (em centímetros) de plântulas de *Eugenia calycina* cultivadas em solos de cerrado propriamente dito e borda de vereda (Censos 1, 2 e 3). Cada símbolo (•) representa a média obtida entre sementes provenientes de uma mesma planta.



**Figura 6** - Normas de reação do número de folhas de plântulas de *Eugenia calycina* cultivadas em solos de cerrado propriamente dito e borda de vereda (Censos 1, 2 e 3). Cada símbolo (•) representa a média obtida entre sementes provenientes de uma mesma planta.



**Figura 7** - Normas de reação do comprimento (em centímetros) das folhas de *Eugenia calycina* cultivadas em solos de cerrado propriamente dito e borda de vereda (Censos 1, 2 e 3). Cada símbolo (•) representa a média obtida entre sementes provenientes de uma mesma planta.



**Figura 8** - Normas de reação da altura da parte aérea (em centímetros) de plântulas de *Eugenia calycina* cultivadas em solos de vereda e de cerrado propriamente dito. Os símbolos (○) representam valores médios por área de sementes advindas do cerrado ppd e os símbolos (●) representam valores médios por área de sementes advindas da borda de vereda (Censos 1, 2 e 3).

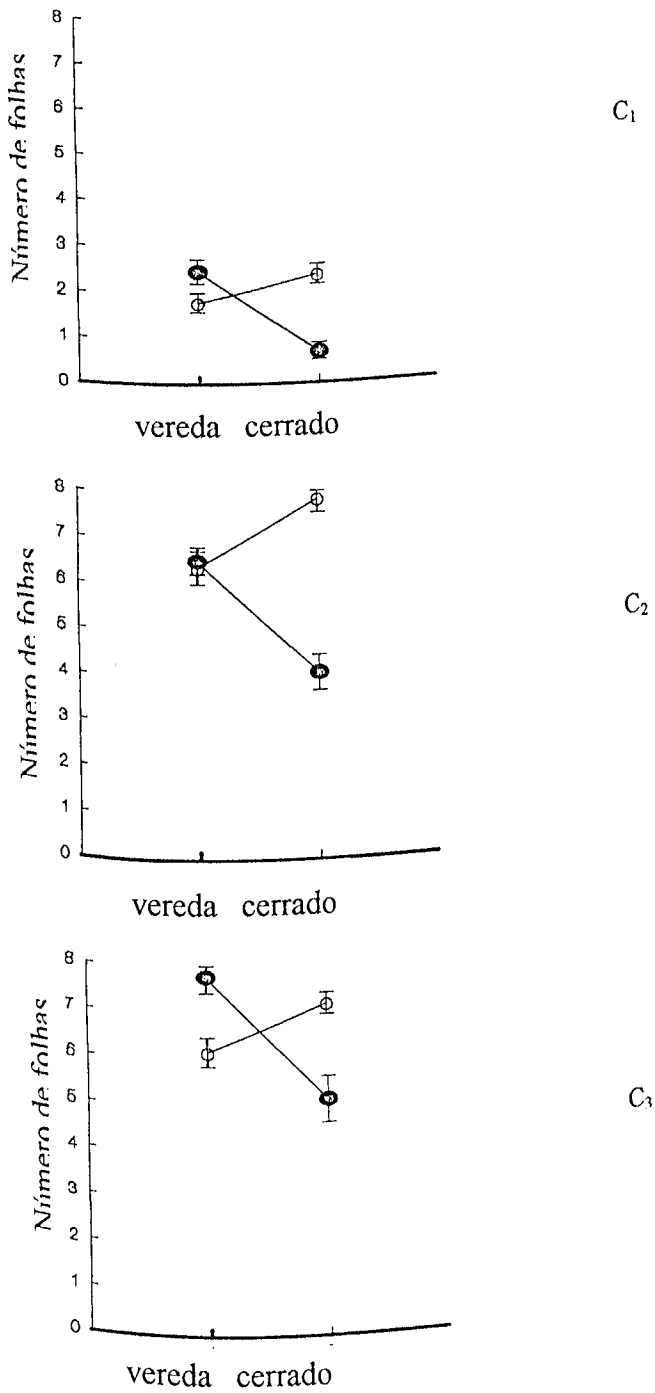
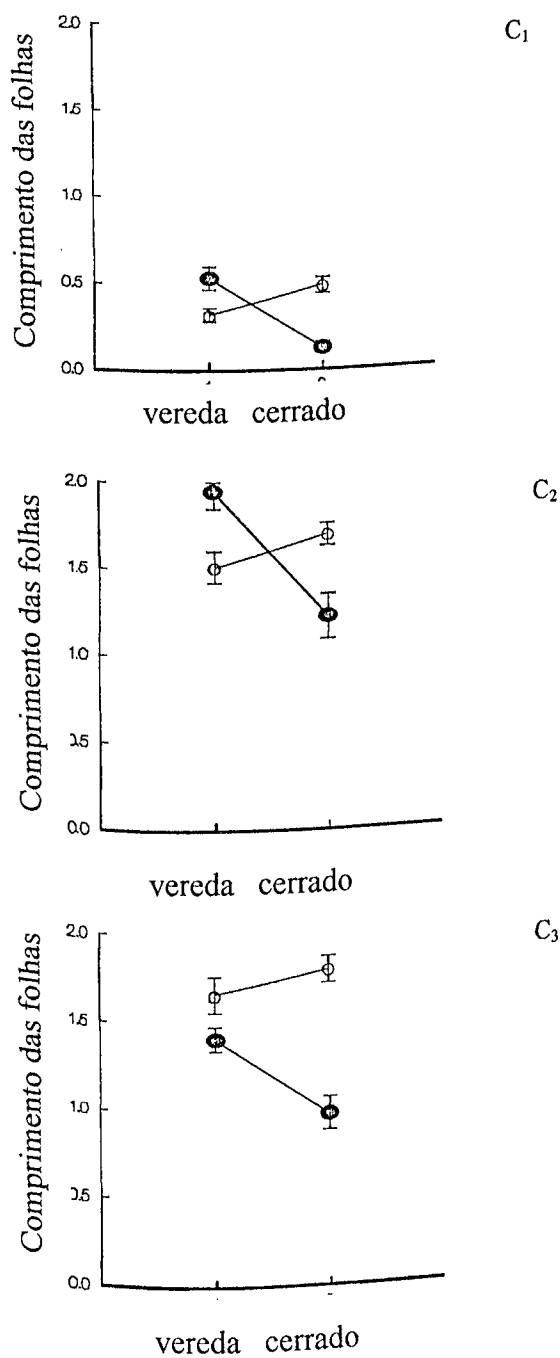
Formação de ecótipos em *Eugenia calycina*

Figura 9 - Normas de reação do número de folhas de plântulas de *Eugenia calycina* cultivadas em solos de vereda e de cerrado propriamente dito. Os símbolos (○) representam valores médios por área de sementes advindas do cerrado ppd e os símbolos (●) representam valores médios por área de sementes advindas da borda de vereda (Censos 1, 2 e 3).



Formação de ecótipos em *Eugenia calycina*

**Figura 10** - Normas de reação do comprimento das folhas de plântulas (em centímetros) de *Eugenia calycina* cultivadas em solos de vereda e de cerrado propriamente dito. Os símbolos (○) representam valores médios por área de sementes advindas do cerrado ppd e os símbolos (◉) representam valores médios por área de sementes advindas da borda de vereda (Censos 1, 2 e 3).

## DISCUSSÃO

As subpopulações de *E. calycina* não foram caracterizadas por diferenças fenotípicas que pudessem ser facilmente visualizadas, tais como tamanho da planta, número de frutos por planta ou biomassa dos frutos. Entretanto, houve diferenças no peso e número de sementes por fruto e no número de flores por planta. Segundo Allaby (1994), para a caracterização de ecótipos, basta que sejam detectadas pequenas mudanças morfológicas, relacionadas a um habitat específico ou que sejam induzidas geneticamente. Por causa disto, acredita-se que *E. calycina* tenha respondido fenotipicamente formando ecótipos nas áreas estudadas. As subpopulações foram também diferentes quanto à densidade de ocorrência e taxas de parasitismo apresentadas.

O maior peso das sementes na área de borda de vereda pode ser resultante de seleção direcional, dadas as dificuldades de sobrevivência da espécie nos solos que apresentam menor cobertura de copas e, conseqüentemente, menor sombreamento. O fato de *E. calycina* apresentar sementes recalcitrantes, que reduzem rapidamente a viabilidade para germinação, após serem colhidas, pode também contribuir para dificultar a sobrevivência destes indivíduos em áreas de borda de vereda. A ocorrência de indivíduos em menor densidade nesta área corrobora esta afirmação. Além disto, von Bulow *et al.* (1994) constataram que lotes de sementes maiores de *E. calycina* (peso médio = 0,33g) apresentaram maior taxa de germinação que lotes de sementes pequenas (peso médio = 0,19g), o que sugere que a sobrevivência nesta planta pode ser maximizada por aumento em biomassa.

Custos para aumento em biomassa de sementes podem gerar redução no número de sementes produzidas por frutos, por meio de mecanismos de compensação de investimentos

energéticos, conhecidos por "trade-offs" (Stearns 1989). Assim, a produção de sementes maiores por plantas de borda de vereda passaria a ser compensada pela redução significativa no número de sementes produzidas por frutos, visto estarem estes caracteres negativamente correlacionados. Deste modo, a ocorrência de "trade-offs" ou seleção disruptiva poderia explicar as diferenças no peso e número de sementes entre as áreas estudadas.

Similarmente, as maiores taxas de parasitismo em frutos na área de cerrado poderiam estar sendo compensadas pelo aumento médio de cerca de 43% no número de flores produzidas por plantas desta área, em relação às de borda de vereda. Esta estratégia parece ser eficiente, uma vez que as áreas não diferem quanto ao número de frutos viáveis produzidos por planta. A maior taxa de parasitismo na área de cerrado ppd pode estar relacionada à maior densidade de ocorrência da espécie neste local, considerando que a maior abundância de recursos permitiria uma maior capacidade suporte para a população de parasitas. Maad (2000), que considerou o número de frutos para estimar êxito reprodutivo de *Platanthera bifolia* (L.) L.C. Rich (Orchidaceae), verificou que plantas com maior número de flores apresentavam maior aptidão, provavelmente por atrair maior número de polinizadores.

Embora diferenças fenotípicas tenham sido encontradas entre os ecótipos quanto às estratégias de alocação de recursos nas sementes (isto é, investimento em número ou biomassa), as correlações genéticas foram mantidas, visto não ter havido diferenças significativas entre os coeficientes de correlação efetuados. Correlações genéticas entre dois caracteres métricos informam sobre a influência de um mesmo grupo de genes na determinação fenotípica destes caracteres (Falconer 1989). Segundo Kudoh *et al.* (1996) mudanças na associação entre caracteres podem ser menos sujeitas à variação, se comparadas às mudanças na plasticidade do caráter em duas populações. Por causa disto, pode-se supor que parte das divergências apontadas entre as subpopulações possam ter sido geradas por plasticidade fenotípica.

Formação de ecótipos em *Eugenia calycina*

A assincronia no processo de floração entre as áreas poderia ser resultante da variação temporal na profundidade do lençol freático (Berg *et al.* 1987, Lima *et al.* 1989). Com o início das chuvas na região, os solos de vereda, que se localizam nas porções mais baixas da vertente, concentrariam maior teor de umidade, que somente mais tardiamente estaria presente nos solos de cerrado ppd, com o acúmulo de água (pluviométrica). A assincronia na floração foi também constatada por Fuzeto & Lomônaco (2000) em estudos nestas mesmas áreas com *Cabralea canjerana* subesp. *polytricha* (adr. Juss.) Penn. (Meliaceae), mas, outras evidências precisam ser obtidas para se afirmar se este fenômeno poderia ser generalizado para outras espécies ou para anos subsequentes. Maad (2000), por exemplo, acompanhando por três anos a fenologia e morfologia de flores e frutos da já mencionada orquídea *P. bifolia*, verificou variação nos padrões de seleção destes caracteres, sem contudo apontar o fator-chave gerador destas diferenças. A determinação do período de floração pode também ocorrer como resposta a pequenas quantidades de nutrientes no solo (Sanda & Amasino 1996). Susceptibilidade ambiental na caracterização do período de florescimento em três populações de *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh (Brassicaceae) também foi descrita por Pigliucci (1997), com base na qualidade nutricional edáfica.

Uma outra hipótese que poderia explicar o atraso na floração de *E. calycina* em áreas de cerrado ppd foi elaborada por Kudoh *et al.* (1996), com base em dados empíricos coletados em *Cardamine flexuosa* With. (Cruciferae). Estes autores acreditam que o investimento em grande número de estruturas reprodutivas pode prolongar o período pré-floração. Kowalski *et al.* (1994) também já haviam verificado que atrasos na floração resultam da transição tardia do crescimento vegetativo para o crescimento reprodutivo em um ecótipo de *A. thaliana*.

O experimento com transplantes recíprocos de sementes demonstraram que as diferenças nas taxas de crescimento (altura de plântulas), número e tamanho de folhas foram geradas não somente por divergências genéticas entre plantas, mas também por plasticidade

fenotípica. Também foi demonstrado que indivíduos apresentaram diferentes respostas plásticas. Organismos diferem em sua habilidade de responder às variações ambientais (Callahan *et al.* 1997), podendo, inclusive não apresentar plasticidade, o que é denominado canalização (Stearns 1989, Weinig 2000). O potencial para a plasticidade pode diferir entre indivíduos de uma população porque existem genes específicos para a plasticidade fenotípica que atuam como elementos regulatórios (Schlichting & Pigliucci 1995, Pigliucci 1996).

Uma vez que todas as plântulas desenvolveram-se sobre as mesmas condições micro climáticas (temperatura, umidade relativa do ar e quantidade de água para rega), diferenças nas influências ambientais só poderiam ter sido causadas pelas distintas características físicas e químicas dos solos amostrados. É interessante notar que, apesar de as concentrações dos elementos químicos e da análise granulométrica parecerem muito similares, foram suficientemente diferentes para gerar respostas plásticas nas plantas neles cultivadas neste experimento. Hart & Coevillec (1988) verificaram, por exemplo, que diferentes concentrações de fósforo no solo induziram a formação de variedades altamente adaptadas de *Trifolium repens* (L.) (Fabaceae). Solos mais ricos em fósforo também influenciaram o desenvolvimento de sementes maiores em *Senecio vulgaris* (L.) Hayeck (Compositae) (Aarssen & Burton 1990) e *Rorippa nasturtium aquaticum* (L.) (Brassicaceae) (Austin 1966). Experimento similar a este, feito com *A. thaliana*, demonstrou que distintas concentrações de nitrogênio, fósforo e potássio no solo podem gerar respostas plásticas, promovendo variações no período de desenvolvimento (tempo para floração), número de folhas e frutos e altura da planta, além de outras diversas características (Pigliucci *et al.* 1995, Pigliucci & Schlichting 1996). Entretanto, não se sabe, ao certo, se variações destes nutrientes puderam efetivamente contribuir para a formação de ecótipos em *E. calycina* nas áreas estudadas, visto que os indivíduos não foram acompanhados até a fase adulta. Além disto, áreas poderiam também divergir quanto à disponibilidade de água, por apresentarem diferentes perfis granulométricos,

Formação de ecótipos em *Eugenia calycina*

o que não foi reproduzido em laboratório. Pelo contrário, a oferta ilimitada de água para sementes e plântulas em desenvolvimento poderia ter sido responsável pelas modificações nas normas de reação ao longo dos censos efetuados, reduzindo as diferenças fenotípicas observadas.

## CONCLUSÕES

Ecótipos de *Eugenia calycina* foram caracterizados quanto ao peso e número de sementes e número de flores por planta. Variações nestes caracteres nas áreas estudadas foram consideradas adaptativas.

Embora diferenças fenotípicas tenham sido encontradas entre os ecótipos de *E. calycina*, correlações genéticas entre número de sementes, peso de sementes e de frutos não se diferenciaram significativamente entre as subpopulações de cada área. Por causa disto, pode-se supor que, parte das divergências apontadas tenham sido geradas por plasticidade fenotípica.

As subpopulações de *E. calycina* das áreas de cerrado ppd e de borda de vereda diferiram quanto à densidade de ocorrência e taxas de parasitismo de frutos. Estes dois eventos podem estar relacionados entre si e, ainda, com o grau de investimento em estruturas reprodutivas. Deste modo, na subpopulação que ocupa áreas de cerrado ppd, a maior densidade poderia ter favorecido as maiores taxas de parasitismo. Perdas provocadas por ação de parasitas estariam, por sua vez, sendo minimizadas pelo maior investimento em estruturas reprodutivas. A não diferenciação quanto ao número de fruto em cada área atesta a eficiência desta estratégia adaptativa.

Formação de ecótipos em *Eugenia calycina*

A assincronia no período de floração de *E. calycina* entre as áreas já havia sido anteriormente descrita para *Cabralea canjerana* subsp. *polytricha* (Meliaceae). Este padrão de variação pode ser decorrente das diferenças entre as áreas nas proporções de argila, concentração de fósforo e disponibilidade de água, advinda do lençol freático, aliadas ao investimento diferencial em estruturas reprodutivas entre os ecótipos. Entretanto, outras evidências precisam ser obtidas para confirmar se este fenômeno se repete anualmente e se poderia ser generalizado para outras plantas.

*Eugenia calycina* respondeu fenotipicamente à influência edáfica na determinação da altura da plântula e no número e tamanho de suas folhas. Além do potencial para a plasticidade, houve também variação genética quanto à habilidade de apresentar respostas plásticas. Deste modo, os dados obtidos confirmam plasticidade como mecanismo gerador de variabilidade fenotípica e apontam sua importância nos processos adaptativos e evolutivos envolvidos na formação de ecótipos, nas áreas de cerrado recortadas por veredas.



## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AARSSSEN, L.W. & BURTON, S.M. 1990. Maternal effects at four levels of *Senecio vulgaris* (Asteraceae) grown on a soil nutrient gradient. *American Journal of Botany* 77:1231-1240.
- ALLABY, M. 1994. *The concise Oxford dictionary of ecology*. Oxford Univ. Press. Oxford.
- ARANTES, A.A. 1997. Florística da família Myrtaceae Juss. na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, MG. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de São Paulo, UNESP, Rio Claro.
- AUSTIN, R.B. 1966. The growth of watercress (*Rorippa nasturtium aquaticum* (L.) Hayeck from seed as affected by the phosphorous nutrition of the parent plant. *Plant and Soil* 24:113-120.
- BARROSO, G.M. PEIXOTO, A.L., ICHASO, C.L.F., COSTA, C.G., GUIMARÃES, E.F. & LIMA, H.C. 1986. *Sistemática de Angiospermas do Brasil*. v.3. Imprensa Universitária da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- BERG, O.K. 1957. Myrtaceae *In* Flora Brasiliensis. (C.F. Martius, A.G. Eichler & I. Urban, eds.) v.14, p.1-527.
- BERG, O.K. 1959. Supplementum Myrtacearum. *In*: Flora Brasiliensis. (C.F. Martius, A.G. Eichler & I. Urban, eds.) v.14, p.528-655.
- BERG, M.V.D., LEPSCH, I.F. & SAKAI, E. 1987. Solos de planícies aluviais do Vale do Ribeira do Iguapé SP. II. Relações entre características físicas e químicas. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 11:315-321.

- BRADSHAW, A.D. 1963. The analysis of evolutionary process involved in the divergence of plant population. *Proceedings of the International Congress of Genetics* 1:143.
- BRADSHAW, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *In* *Advances in genetics*. (E.M. Caspary & J.M. Thoday, eds) Academic Press, New York. p.115-155.
- CALLAHAN, H.S., PIGLIUCCI, M. & SCHLICHTING, C.D. 1997. Developmental phenotypic plasticity: where ecology and evolution meet molecular biology. *BioEssays* 19:519-525.
- CLAUSEN, J., KECK, D.D. & HIESEY, W.M. 1940. Experimental studies on the nature of species. I. The effect of varied environments on western North American plants. Carnegie Washington, Institute of Washington Publications.
- CLAUSEN, J., KECK, D.D. & HIESEY, W.M. 1948. Experimental studies on the nature of species. III. Environmental responses of climatic races of *Achillea*. Washington, Carnegie Institute of Washington Publications.
- CURTIS, H.D. 2000. Geography of *Pinus elliotti* Engelm and *Pinus palustris* Mill. leaf lifespans in the southeastem USA. *Journal of Biogeography* 27:311-318.
- DAEHLER, C.C., YORKSTON, M., SUN, W. & DUDLEY, N. 1999. Genetic variation in morphology and growth characters of *Acacia koa* in the Hawaiian Inlands. *International Journal of Plant Sciences* 160:767-773.
- DANAHUE, K. & SCHMITT, J. 1999. Genetic architecture of plasticity density in *Impatiens capensis*. *Evolution* 53:1377-1386.
- DUDLEY, S.A. & SCHMITT, J. 1996. Testing the adaptive plasticity hypothesis: density-dependent selection on manipulated stem length in *Impatiens capensis*. *The American Naturalist* 142:445-465.

- EMBRAPA, 1979. Serviço nacional de levantamento e conservação dos solos. Manual de métodos de análise do solo. EMBRAPA-CNPQ, Rio de Janeiro.
- FALCONER, D.S. 1989. Introduction to quantitative genetics. Hongnam Sei & Tech., New York.
- FUZETO, A.P. & LOMÔNACO, C. 2000. Potencial plástico de *Cabralea canjerana* subsp. *polytricha* (Adr. Juss.) Penn. (Meliaceae) e seu papel na formação de ecótipos em área de cerrado e vereda, Uberlândia, MG. Revista Brasileira de Botânica 23:169-176.
- GILBERT, J.J. 1966. Rotifer ecology and embryological induction. Science 224:1357-1359.
- GOMULKIEWICZ, R. & KIRKPATRICK, M. 1992. Quantitative genetics and evolution of reaction norms. Evolution 46:396-411.
- HART, A.L. & COEVILLEC, C. 1988. Differences among attributes of white clover genotypes at various levels of phosphorus supply. Journal of Plant Nutrition 11:189-208.
- HELGADOTTIR, A. & SNAYDON, R.W. 1986. Patterns of genetic variation among populations of *Poa pratensis* and *Agrotis capillaris* from Britain (UK) and Iceland. Journal of Applied Ecology 23:3-719.
- KOWALSKI, S.P., L.A.N, T., FELDMANN, K.A. & PATERSON, A.H. 1994. QTL mapping of naturally-occurring variation in flowering time of *Arabidopsis thaliana*. Molecular Gen and Genetics 245:548-555.
- KUDOH, H., ISHIGURI, Y. & KAWANO, S. 1996. Phenotypic plasticity in age and size at maturity and its effects on the integrated phenotypic expressions of life history traits of *Cardamine flexuosa* (Cruciferae). Journal of Evolutionary Biology 9:541-570.
- LIMA, S.C., ROSA, R. & FELTRAN FILHO, A. 1989. Mapeamento do uso do solo no Município de Uberlândia-MG, através de imagens TM/LANDSAT. Sociedade & Natureza. 1:127-145.

- LORTIE, C.J. & AARSSSEN, L.W. 1996. The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *International Journal of Plant Science* 157:484-487.
- MAAD, J. 2000. Phenotypic selection in hawkmoth-pollinated *Platanthera bifolia* targets and fitness surfaces. *Evolution* 54:112-123.
- MALUF, A.M. 1994. Plasticidade fenotípica em *Amaranthus hybridus* L. (Amaranthaceae). *Acta botânica Brasilica* 8:213-218.
- MANLY, B.F.J. 1994. *Multivariate statistical methods*. Chapman and Hall. London.
- McVAUGH, R. 1968. The genera of American Myrtaceae, an interim report. *Taxon* 7:354-418.
- NANSON, A. 1993. Gestion des ressources génétiques forestières. *Annales de Gembloux* 99: 13-36.
- NIMER, E. & BRANDÃO, A.M.P.M. 1989. Balanço hídrico e clima da região dos cerrados. IBGE, Rio de Janeiro.
- PERFECTTI, F. & CAMACHO, J.P.M. 1999. Analysis of genotypic differences in developmental stability in *Annona cherimola*. *Evolution* 1396-1405.
- PETER, R. & LIINA, E. 2000. Consequences of phenotypic plasticity vs. interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources. *American Journal of Botany* 87:402-411.
- PIGLIUCCI, M. 1996. How organisms respond to environmental changes: from phenotypes to molecules (and vice versa). *Trends in Ecology and Evolution* 11:168-173.
- PIGLIUCCI, M. 1997. Ontogenetic phenotypic plasticity during the reproductive phase in *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 84:887-895.
- PIGLIUCCI, M. & SCHLICHTING, C.D. 1996. Reaction norms of *Arabidopsis* IV. Relationships between plasticity and fitness. *Heredity* 76:427-436.

- PIGLIUCCI, M., WHITTON, J. & SCHLICHTING, C.D. 1995. Reaction norms of *Arabidopsis* I. Plasticity of characters and correlations across water, nutrient and light gradients. *Journal of Evolutionary Biology* 8:421-438.
- SANDA, S.L. & AMASINO, R.M. 1996. Ecotype-specific expression of flowering mutant phenotype in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology* 111: 641-644.
- SCHEINER, S.M. 1993. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:35-68.
- SCHEINER, S.M. & CALLAHAN, H.S. 1999. Measuring natural selection on phenotypic plasticity. *Evolution* 53:1704-1713.
- SCHLICHTING, C.D. 1986. The evolution phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Sistematics* 17:667-693
- SCHLICHTING, C.D & PIGLIUCCI, M. 1993. Control of phenotypic plasticity via regulatory genes. *The American Naturalist* 142:367-371.
- SCHLICHTING, C.D & PIGLIUCCI, M. 1995. Gene regulation, quatitative genetic and the evolution of reaction norms. *Evolutionary Ecology* 9:154-168.
- SCHMALHAUSEN, I.I. 1949. Factores of evlution: the theory of stabilizing selection. Philadelphia, Blakiston.
- STEARNS, A.D. 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience*. 39:436-445.
- STEBBINS, G.L. 1950. Variation and evolution in plants. New York, Columbia University Press.
- SYSTAR. 1999. Systat ® 9 Software. Systat products. SPSS Inc.
- THOMPSON, J. D. 1991. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *Trends in Ecology and Evolution* 6:246-249.

- VALLADARES, F., WRIGHT, S.J., LASSO, F., KITAJIINA, K. & PEARCY, R.W. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology* 81:1925-1936.
- VIA, S. 1993. Adaptive phenotypic plasticity: target or by-product of selection in a variable environment. *The American Naturalist* 142:352-365.
- VIA, S. & LANDE, R. 1985. Genotype-environment interactions and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 39:505-522.
- VIA, S., GOMULKIEWICZ, R., DeJONG, S., SCHEINER, S.M., SCHLICHTING, C.D. & VanTIENDEREN, P.H. 1995. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology and Evolution* 19:212-217
- VonBULOW, J.F.W; CARMONA, R. & PARENTE, T.V. 1994. Armazenamento e tratamento de sementes de pitanga-vermelha-do-cerrado (*Eugenia calycina*). *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 29:961-970.
- WADDINGTON, C.H. 1959. Canalization of development and genetic assimilation of acquired characters. *Nature* 183:1654-1655.
- WEINIG, C. 2000. Plasticity versus canalization: population differences in the timing of shade-avoidance responses. *Evolution* 54:441-451.
- WELLS, C. L. & PIGLIUCCI, M. 2000. Adaptive phenotypic plasticity: the case of heterophylly in aquatic plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 3:1-18.
- WINN, A.A. 1996. The contributions of programmed developmental change and phenotypic plasticity to within-individual variation in leaf traits in *Dicerandra linearifolia*. *Journal Evolution Biology* 9:737-752.
- WRIGHT, 1931. Evolution of Mendelian populations. *Genetics* 16:97-159.

Formação de ecótipos em *Eugenia calycina*

WU, R. 1998. The detection of plasticity genes in heterogeneous environments. *Evolution* 52:967-977.

ZAR, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Inc., New Jersey.

FU-00012787-1