



**MINISTÉRIO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA - MCT**  
**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA**  
**BOTÂNICA**

**Ecofisiologia de *Aldina heterophylla* Spruce Ex Benth  
em um gradiente vegetacional na Amazônia Central**

**JOÃO VICTOR FIGUEIREDO CARDOSO RODRIGUES**

Dissertação apresentada ao programa de Pós-Graduação em Botânica - INPA como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas com área de concentração em Botânica.

**Manaus – AM**

**2009**



**MINISTÉRIO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA - MCT**  
**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA**  
**BOTÂNICA**

**Ecofisiologia de *Aldina heterophylla* Spruce Ex Benth  
em um gradiente vegetacional na Amazônia Central**

**João Victor Figueiredo Cardoso Rodrigues**  
**Orientador: Dr. José Francisco de Carvalho Gonçalves**

Dissertação apresentada ao programa de Pós-Graduação em Botânica - INPA como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas com área de concentração em Botânica.

**Manaus – AM**  
**2009**

R696 Rodrigues, João Victor Figueiredo Cardoso  
Ecofisiologia de *Aldina heterophylla* Spruce Ex Benth em um gradiente vegetacional na Amazônia Central/ João Victor Figueiredo Cardoso Rodrigues .--- Manaus : [s.n.], 2009.  
xv, 99 f. : il. color.

Dissertação (mestrado)-- INPA/UFAM, Manaus, 2009  
Orientador : José Francisco de Carvalho Gonçalves  
Área de concentração : Botânica

1. *Aldina heterophylla*. 2. Morfologia. 3. Ecofisiologia. 4. Fotossíntese. 5. Campina – Amazônia. 6. Campinarana – Amazônia. 7. Mudanças climáticas. I. Título.

CDD 19. ed. 583.3

**Sinopse:**

A fisiologia de árvores adultas de *Aldina heterophylla* foi estudada em gradiente vegetacional de Campina, Campinarana e Floresta Ombrófila na Amazônia Central. Aspectos como trocas gasosas, desempenho fotossintético, estado nutricional e características morfoanatômicas de folhas foram analisados visando entender o comportamento desta espécie frente aos fatores abióticos.

**Palavras-chave:**

Fotossíntese, relações hídricas, mudanças climáticas globais, Campina, plasticidade.

*Dedico ao meu pai: exemplo de homem, de pai, de marido.*

## **AGRADECIMENTOS**

Primeiramente agradeço a Deus por ter me dado condições de superar todas minhas dificuldades e ter colocado as coisas certas em meu caminho.

Agradeço também:

- Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA pela oportunidade de estudo.
- Ao CNPq pela bolsa de estudos concedida.
- Ao Dr. José Francisco de Carvalho Gonçalves pela orientação e confiança depositada para o desenvolvimento deste projeto.
- Aos membros e amigos do Laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal pelas conversas, científicas ou não, e pelas colaborações neste trabalho. Em especial ao Roniscley, pelas fundamentais ajudas no trabalho de campo. Obrigado amigo!
- Aos membros do Laboratório de Botânica Agroflorestal - UFAM pela ajuda nos trabalhos anatômicos, em especial ao Emanuel, com sua habilidade nos cortes, e a Ressiliane, sempre disposta a ajudar e parar seu trabalho para as fotografias das infindáveis lâminas.
- Aos membros do Laboratório Temático de Solos e Planta, pelos ensinamentos de análises de solo e nutricionais de planta.
- Ao Carlos, Eva e Geisianne, pelos valorosos ensinamentos na utilização dos equipamentos para pesquisa em ecofisiologia, em especial a Geisianne, pelas ajudas desde o estudo para ingresso no mestrado até discussões sobre a proposta do projeto. Aprendi muito com você!
- As amigas da Botânica, Rosangela, Ayumi, Jinny, Samia, pelos momentos de descontração durante as disciplinas e em especial Regiane, também amiga de república e laboratório, obrigado pela paciência das minhas conversas sem fim.
- As secretárias do curso, Neide e Gisele, sempre com palavras de conforto, fundamentais para nossa caminhada. Agradeço muito a vocês!

- A minha família: Mãe, irmãs, tias e tios, madrinha, avós, primo e primas. O apoio de vocês foi fundamental para ter vindo para Manaus e chegar até aqui. Vocês são muito importantes para mim. Amo minha família!

E por último e nem menos especial,

- A minha noiva, Rachel. Mulher que Deus colocou em meu caminho para ser feliz por completo. Obrigado pelo carinho, amor e ajudas. Admiro e te amo muito!

*Confia no SENHOR, e faze o bem; habitarás na  
terra, e verdadeiramente serás alimentado  
Deleita-te também no SENHOR, e te concederá os  
desejos do teu coração  
Entrega o teu caminho ao SENHOR; confia nele, e  
ele o fará.*

*Salmo 37:3-5*

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Fotografia ilustrativa da Vegetação de Campina, Campinarana e Floresta Ombrófila .....	4
Figura 2: <i>Aldina heterophylla</i> na Floresta Ombrófila (A), Campinarana (B) e Campina (C). Folha jovem de indivíduo na FO (I) e folha madura de indivíduo na CP (II).....	6
Figura 3: Teores de pigmentos cloroplastídicos em Campina (CP), Campinarana (CR) e Floresta Ombrófila (FO).....	21
Figura 4: Parâmetros da fluorescência da clorofila <i>a</i> de <i>Aldina heterophylla</i> para Campina (CP), Campinarana (CR) e Floresta Ombrófila(FO).....	22
Figura 5: Efeito da intensidade luminosa (DFFA) na taxa de fotossíntese líquida em folhas de <i>A. heterophylla</i> na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP).....	25
Figura 6: Efeito da intensidade luminosa (DFFA) na taxa de transpiração em folhas de <i>A. heterophylla</i> na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP). .....	26
Figura 7: Efeito da intensidade luminosa (DFFA) na condutância estomática em folhas de <i>A. heterophylla</i> na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP)...	26
Figura 8: Potencial hídrico foliar na ante-manhã, meio-dia e tarde nas diferentes formações vegetais, Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP). ....	53
Figura 9: Superfície abaxial da epiderme de <i>A. heterophylla</i> localizada na Floresta ombrófila (A), Campinarana (B) e Campina (C). Aumento de 20 vezes. ....	54
Figura 10: Resposta da Eficiência da utilização da água (EUA) ao aumento de luz para indivíduos de <i>A. heterophylla</i> localizados na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP). .....	55
Figura 11: Resposta da Eficiência intrínseca da utilização da água (EIUA) ao aumento de luz para indivíduos de <i>A. heterophylla</i> localizados na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP). .....	56
Figura 12: pH e Teores de nutrientes em solo de Floresta Ombrófila (FO), Campinarara (CR) e Campina (CP) em diferentes profundidades (0-10, 10-20 e 20-40). As unidades de medida são: $Al^{+++}$ ( $cmol_c Kg^{-1}$ ), P, Fe, Zn, Mn ( $mg Kg^{-1}$ ) e N ( $g Kg^{-1}$ ). .....	76



Figura 13: Teores de nutrientes e carbono em solo de Floresta Ombrófila (FO), Campinarara (CR) e Campina (CP) em diferentes profundidades (0-10, 10-20 e 20-40). As unidades de medida são: $\text{Ca}^{++}$ , $\text{Mg}^{++}$ , $\text{K}^+$ ( $\text{cmol}_c \text{Kg}^{-1}$ ) e $\text{Na}^+$ ( $\text{mg Kg}^{-1}$ ). .....	77
Figura 14: Concentrações de nutrientes no tecido foliar de indivíduos de Floresta ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP).....	80
Figura 15: Área foliolar média ( $\text{cm}^2$ ) de <i>Aldina heterophylla</i> na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP). .....	82
Figura 16: Área foliar específica na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP). .....	82
Figura 17: Razão entre o parênquima lacunoso e parênquima paliçádico de <i>A. heterophylla</i> nos diferentes ambientes: Floresta ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP). .....	84
Figura 18: Fotomicrografias de seções trasnversais do limbo foliar de <i>Adina heterophylla</i> em diferentes ambientes: (A) Floresta ombrófila, (B) Campinarana e (C) Campina.....	84

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Parâmetros da fluorescência da clorofila <i>a</i> de <i>Aldina heterophylla</i> para Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP).....	22
Tabela 2: Fluxo Específico expresso por centro de reação (RC), em folhas de <i>Aldina heterophylla</i> na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP).....	24
Tabela 3: Parâmetros fotossintéticos de folhas de <i>A. heterophylla</i> na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP) .....	26
Tabela 4: Potencial hídrico foliar na ante-manha ( $\Psi_{wam}$ ), meio-dia ( $\Psi_{wmd}$ ) e tarde ( $\Psi_{wt}$ ) nas diferentes formações vegetais, Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP)..	52
Tabela 5: Características da epiderme de <i>A. heterophylla</i> localizada na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP).....	53
Tabela 6: Eficiência no uso da água (EUA) e Eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) de <i>A. heterophylla</i> localizada na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP). .....	56
Tabela 7: pH e Teores de nutrientes em solo de Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP) em diferentes profundidades (0-10, 10-20 e 20-40). As unidades de medida são: $Al^{3+}$ , $Ca^{2+}$ , $Mg^{2+}$ , $K^+$ ( $cmol_c Kg^{-1}$ ), P, $Na^+$ , Fe, Zn, Mn ( $mg Kg^{-1}$ ) e N ( $g Kg^{-1}$ ).....	78
Tabela 8: Concentrações de nutrientes no tecido foliar de indivíduos de Floresta ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP).....	80
Tabela 9: Eficiência na utilização de nutrientes de <i>A. heterophylla</i> localizada na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP).....	81
Tabela 10: Valores médios da espessura dos tecidos do limbo foliar de <i>A. heterophylla</i> localizada na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP).....	83

## RESUMO

---

O bioma Amazônico é caracterizado por uma grande variabilidade de paisagens e tipos florestais, dentre eles a Campina (CP) e Campinarana (CR). A CP representa uma paisagem de vegetação de porte baixo (3-4m), aberta e escleromórfica, em solos arenosos oligotróficos, CR por uma paisagem menos aberta, com porte médio (10-15 m) em solos arenosos com a presença de grande quantidade de serrapilheira. Muitas dúvidas a respeito da dinâmica do gradiente vegetal CP, CR e Floresta Ombrófila (FO) ainda persistem. Assim, diante destas incertezas pode-se propor que as possíveis mudanças climáticas globais, que prevê aumento da temperatura e mudança dos regimes pluviométricos já nas próximas décadas, podem alterar a dinâmica deste gradiente. Neste contexto este trabalho teve como objetivo geral analisar aspectos ecofisiológicos de *Aldina heterophylla*, presente ao longo de todo o gradiente CP-CR-FO, investigando o efeito de fatores abióticos, como luz, água e nutrientes, em folhas maduras de indivíduos adultos. Para tanto, análises anatômicas, fisiológicas e bioquímicas foram realizadas. O trabalho de campo foi desenvolvido na Reserva Biológica de Campina do INPA, localizada no km 60 da rodovia BR-174, Manaus - Boa Vista (2° 34'S; 60° 02'W). Os resultados demonstraram que os indivíduos de *A. heterophylla* na CR estão mais vulneráveis as flutuações microclimáticas, fato observado principalmente pelo índice de desempenho do fotossistema II. Por outro lado, observou-se que os indivíduos na CP apresentam alta capacidade de aclimação a altas irradiâncias e temperatura. Adicionalmente, verificou-se que as diferenças morfológicas observadas entre as árvores de *A. heterophylla* nas diferentes formações, principalmente quanto à estatura, pode ser reflexo das taxas respiratórias, maiores para CP, que implica em um menor acúmulo de biomassa, e menor para FO, que resulta em maior acúmulo. Ao longo do gradiente *A. heterophylla* apresentou diferentes estratégias quanto à utilização da água. Na FO os indivíduos estão mais aclimatados as menores disponibilidades hídricas, utilizando mais eficientemente este recurso, e na CP utilizam-se deste recurso possivelmente para evitar situações de fotodano. Na CR apresentaram um menor desempenho na utilização deste recurso. A variação nutricional no solo foi grande entre as profundidades analisadas, aspecto demonstra grande importância da serrapilheira na disponibilidade de nutrientes. Apesar das grandes diferenças observadas quanto aos teores de nitrogênio foliar, estas não influenciaram nas respostas fotossintéticas, que demonstra alta plasticidade fisiológica para a espécie, podendo ser comprovada pela alta eficiência na utilização de nitrogênio principalmente na CP. Características morfológicas foram moduladas possivelmente pelas variações microclimáticas e edáficas, como observado na área foliar, área foliar específica e possivelmente na ontogenia do parênquima paliçádico e lacunoso. Dessa forma conclui-se que a menor capacidade de aclimação dos indivíduos de CR pode reduzir sua ocorrência nestas áreas frente às possíveis mudanças climáticas, convergindo em um ambiente que apresente características fitofisionômicas similares ao que observa atualmente para CP, podendo aumentar assim, estas áreas na vegetação amazônica.

## ABSTRACT

---

The Amazon biome is characterized by a great variety of landscapes and forest types, among them the Campina (CP) and Campinarana (CR). The CP is a landscape of low vegetation on size (3-4 m), open and scleromorphy on oligotrophic sandy soils, CR by a less open landscape, with medium size (10-15 m) in sandy soils with the presence of many of litter. Many questions about the dynamics of the plant gradient CP, CR and Rain Forest (FO) still persist. Thus, in view of these uncertainties can be proposed that the possible global climate change, which provides increased temperature and changes in rainfall regimes already in the coming decades, could change the dynamic of this vegetation gradient. In this context this study aimed to examine general aspects of ecophysiological of *Aldina heterophylla*, present throughout the gradient CP-CR-FO, investigating the effect of abiotic factors such as light, water and nutrients in mature leaves of adult plants. For this, anatomical analysis, physiological and biochemical were performed. The fieldwork was conducted in the Reserva Biológica de Campina do INPA, located at km 60 of BR-174 highway, Manaus - Boa Vista (2 ° 34'S, 60 ° 02'W). The results showed that individuals of *A. heterophylla* in the CR are more vulnerable to microclimatic fluctuations, a fact observed mainly by the index of performance of photosystem II. Furthermore, it was observed that individuals in the CP have high capacity of acclimation to high irradiance and temperature. Additionally, we found that the morphological differences observed between the trees of *A. heterophylla* in different formations, especially the height, can be due of respiratory rates, higher for CP, which results in a lower accumulation of biomass, and lower for FO, which results in higher accumulation. Along the gradient *A. heterophylla* showed different strategies in the use of water. In FO individuals are more acclimated to lower water availability, using this resource more efficiently, and CP use of this feature possibly to avoid situations of photodamage. In the CR showed a lower performance for using this feature. The variation in soil nutrient was great between the depths analyzed, showing important aspect of the litter in the availability of soil nutrients. Despite the large differences observed for the levels of leaf nitrogen, this didn't influence the photosynthetic responses, which shows high physiological plasticity for the species, may be proved by the high efficiency in the use of nitrogen mainly in the CP. Morphological characteristics were modulated possibly by microclimatic and soil changes, as observed in the leaf area, specific leaf area and possibly in the ontogeny of the palisade parenchyma and spongy. Thus it is concluded that the lower capacity of adaptation of individuals of CR may reduce its occurrence in these areas ahead of possible climate change, converging in vegetation that has characteristics similar to that currently observed for CP, probably, increasing these areas in Amazonian vegetation.

## Sumário

LISTA DE FIGURAS .....	viii
LISTA DE TABELAS .....	x
RESUMO .....	xi
ABSTRACT .....	xii
INTRODUÇÃO.....	1
ESPÉCIE ESTUDADA.....	5
OBJETIVOS.....	7
Objetivo Geral.....	7
Objetivos Específicos .....	7
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	8
Capítulo I: Comportamento fotossintético, pigmentos cloroplastídicos e fluorescência da clorofila <i>a</i> de <i>Aldina heterophylla</i> no gradiente vegetacional de Campina, Campinarana e Floresta Ombrófila na Amazônia Central.....	12
1. INTRODUÇÃO .....	12
3. MATERIAL E MÉTODOS .....	15
3.1 Local de estudo.....	15
3.2 Determinação dos teores de pigmentos cloroplastídicos.....	16
3.3 Determinação da fluorescência da clorofila <i>a</i> .....	17
3.4 Determinação das trocas gasosas .....	18
3.5 Delineamento experimental e análises estatísticas.....	19
4. RESULTADOS .....	20
4.1 Pigmentos cloroplastídicos.....	20
4.2 Fluorescência da clorofila <i>a</i> .....	21
4.3 Trocas gasosas.....	24
5. DISCUSSÃO .....	28
6. CONCLUSÕES .....	35

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	36
APÊNDICE 1 .....	44
Capítulo II: Utilização da água por <i>Aldina heterophylla</i> no gradiente vegetacional Campina, Campinarana e Floresta Ombrófila na Amazônia Central .....	45
1. INTRODUÇÃO .....	45
2. MATERIAL E MÉTODOS .....	49
2.1 Local de estudo.....	49
2.2 Relações hídricas.....	49
2.3 Eficiência na utilização da água e Eficiência intrínseca de utilização da água.	50
2.4 Características anatômico-funcionais dos estômatos .....	51
2.5 Delineamento experimental e análises estatísticas.....	51
3. RESULTADOS .....	52
3.1 Potencial hídrico.....	52
3.2 Características da epiderme.....	53
3.3 Eficiência na utilização da água .....	54
4. DISCUSSÃO .....	57
5. CONCLUSÕES .....	61
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	62
Capítulo III: Características nutricionais, morfológicas e eficiência no uso de nutrientes de folhas de <i>Aldina heterophylla</i> em um gradiente vegetacional de Campina, Campinarana e Floresta Ombrófila na Amazônia Central.....	67
1. INTRODUÇÃO .....	67
2. MATERIAL E MÉTODOS .....	70
2.1 Local de estudo.....	70
2.2 Determinação de nutrientes do solo .....	70
2.3 Determinação dos teores de nutrientes na planta e eficiência na utilização dos nutrientes. ....	71
2.4 Determinação da área foliolar e área foliar específica .....	72

2.5 Determinação das características anatômicas quantitativas da folha.....	72
2.6 Delineamento experimental e análises estatísticas.....	73
3. RESULTADOS .....	74
3.1 Nutrientes no solo e pH.....	74
3.2 Nutrientes no tecido foliar.....	79
3.3 Eficiência na utilização de nutrientes.....	81
3.4 Área foliolar .....	81
3.5 Área foliar específica .....	82
3.6 Características anatômicas quantitativas da folha.....	83
4. DISCUSSÕES .....	85
4. CONCLUSÕES .....	91
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	92
CONCLUSÕES GERAIS .....	98

## INTRODUÇÃO

---

O bioma Amazônia compreende uma área de aproximadamente 4.196.943 km<sup>2</sup>, que representa cerca de 50% do território nacional. Sua heterogeneidade fitofisionômica tem sido atribuída principalmente às diferentes condições climatológicas, topográficas, geológicas e edáficas encontradas em seu território (IBAMA, 1995; Bigarella & Ferreira, 1985). Dentre as formações vegetacionais encontradas, podemos citar: Floresta ombrófila densa, Floresta ombrófila aberta, Floresta estacional semidecídua, Vegetação oligotrófica dos pântanos (Campinarana), Savana estépica (campos de Roraima), Savana e Formações pioneiras (IBGE, 1993; Coutinho, 2006; Veloso & Góes-Filho, 1982).

As formações de Campina e Campinarana ocupam aproximadamente 282.300 km<sup>2</sup>, ou seja, por volta de 7% da Amazônia Brasileira (Roberts *et al.* 1998). Outras formações vegetais amazônicas sobre areia branca também são encontradas em outros países Amazônicos, como na Venezuela, Suriname, Guiana e Colômbia (Blydenstein, 1967; Anderson, 1981; Jordan, 1985).

Estas formações freqüentemente são encontradas justapostas, formando gradientes vegetacionais. A Campina se caracteriza por uma vegetação mais aberta, baixa diversidade, que varia de 2 – 3 metros de altura, com formações de “ilhas de vegetação” sobre areia branca, normalmente com uma espécie dominante, apresentando características xeromórficas, cercadas por areia exposta (Figura 1) (Anderson *et al.* 1975).

Neste gradiente, a vegetação de Campina vai modificando-se juntamente com o gradiente edáfico à Campinarana, que por sua vez, é caracterizada por uma vegetação arborescente com dossel apresentando poucas árvores emergentes, podendo chegar a 15 metros, sub-bosque com alta densidade de arvoretos com DAP<10, crescendo também sobre areia, diferenciando-se pelas copas contínuas e uniformes, apresentando epífitas e grandes quantidades de serrapilheira (Figura 1) (Anderson *et al.* 1975; Prance, 1975).

Especialmente a vegetação vai modificando, chegando à formação de floresta ombrófila, caracterizada por apresentar árvores entre 25 – 35 metros de altura, e emergentes podendo chegar a mais de 45 metros de altura, e um sub-bosque composto principalmente por pteridófitas, lianas lenhosas, palmeiras e epífitas em abundância (Figura 1) (Lisboa, 1975; Veloso *et al.* 1991).



Tanto a formação de Campina quanto a de Campinarana apresenta baixa diversidade, no entanto, alto endemismo (Ferreira, 1997; Anderson *et al.* 1975), sendo consideradas umas das formações vegetacionais amazônicas mais frágeis e vulneráveis às atividades antrópicas, principalmente pelas adaptações da flora às condições de pobreza nutricional do solo (Luizão, 1995; Silveira, 2003).

Estas adaptações incluem modificações anatômicas, morfofisiológicas e relacionadas ao crescimento, que se reflete nos padrões de distribuição, na sobrevivência, além da interação direta e indireta com outros indivíduos do local, alterando processos ecológicos, dinâmicas populacionais e funcionamento dos ecossistemas como um todo (Miner *et al.* 2005).

Contudo, sabe-se que espécies vegetais colonizando ambientes sob influência de diferentes fatores abióticos poderão expressar diferentes características permitindo-lhes aclimação àquele ambiente, mesmo apresentando um genótipo muito similar, processo este conhecido como plasticidade fenotípica.

Espécies com grande potencial para plasticidade fenotípica, especialmente com caracteres ligados à sobrevivência, apresentam vantagens de aclimação em ambientes instáveis, heterogêneos ou de transição, como encontrado na transição de Campina, Campinarana e Floresta Ombrófila (Cardoso & Lomônaco, 2003).

Portanto, para que todas as modificações fenotípicas ocorram, o desenvolvimento de uma plasticidade fisiológica se faz necessário, de modo que os processos metabólicos do carbono e dos nutrientes minerais em plantas são integrados e susceptíveis às variações ambientais, como as alterações de luminosidade, tanto quantitativa quanto qualitativamente. O fator primário luz, notadamente, afeta as taxas fotossintéticas e por conseguinte o crescimento e o desenvolvimento das espécies (Conroy, 1992; Nievola *et al.* 2001, Grechi *et al.* 2007).

Destaca-se ainda que as formações de Campina e Campinarana apresentam características abióticas comuns, por exemplo, altas irradiâncias e elevadas temperatura do ar, que implica no desenvolvimento de características específicas nas plantas como: um vigoroso sistema de ramos, folhas com várias camadas de células no mesófilo, ricas em cloroplastos e uma densa venação que conseqüentemente modifica o comportamento fotossintético, podendo encontrar maiores valores de capacidade fotossintética, de ponto de compensação à luz, de luz saturante da fotossíntese, respiração no escuro, eficiência de carboxilação, alta taxa de

transporte de elétrons do fotossistema II (FSII) ao fotossistema I (FSI), assim como redução da eficiência potencial do FSII (Krause *et al.* 1999, Sušila *et al.* 2004).

As plantas, mesmo com o desenvolvimento de características que poderiam minimizar os danos causados pela luz, ainda assim podem passar por situações de estresse, sofrendo com a alta irradiância, apresentando modificações fisiológicas como, por exemplo, o aumento da velocidade das reações fotoquímicas, podendo levar a total redução das plastoquinonas no tilacóide, processo conhecido como fotoinibição (Larcher, 2006).

Além disto, alta irradiância e, conseqüentemente, altas temperaturas foliares, tendem a induzir maior perda de água nas plantas, estratégia utilizada na tentativa de diminuir a temperatura do limbo foliar. Isso resulta em um maior influxo de CO<sub>2</sub> para câmara subestomática, diminuindo também a possibilidade potencial de fotorrespiração e formação de espécies reativas de oxigênio (Turner & Kramer, 1980).

As condições abióticas que levam as plantas a passarem por estas situações de estresse são comuns na Amazônia, devido a sua localização geográfica, na região equatorial. Porém, estas condições estressantes, poderão se intensificar, segundo estudos preditivos das mudanças climáticas globais em que se prevêem possibilidades para Amazônia de aumento das temperaturas, secas mais prolongadas, diminuição da pluviosidade anual, podendo levar a um aumento da flamabilidade da Amazônia como um todo, e tendenciando-a a uma vegetação mais savânica (Fearnside, 2007).

Portanto, considerando a influência dos fatores abióticos como, luz, água, nutrientes na ecofisiologia de espécies que ocorrem ao longo do gradiente vegetacional encontrado nas formações de Campina, Campinarana e Floresta Ombrófila, e como os seus comportamentos podem ser alterados frente às mudanças microclimáticas, faz-se necessário estudar mecanismos e/ou estratégias de espécies que colonizam estas formações. Adicionalmente os resultados destas investigações podem ser úteis para estabelecer padrões fisiológicos empregados pelas plantas quando crescendo em ambientes suscetíveis à variação de fatores primários, seja por variantes naturais ou antropogênicas.



Figura 1: Fotografia ilustrativa da Vegetação de Campina, Campinarana e Floresta Ombrófila na Reserva Biológica de Campina do INPA, Manaus-AM.

## ESPÉCIE ESTUDADA

---

*Aldina heterophylla* Spruce Ex Benth é uma árvore da família Fabaceae, pertencente à subfamília Papilionoideae, da tribo Swartziaeeae (Lewis *et al.* 2005).

Variações morfológicas são encontradas nas folhas e nas flores, variando o número de folíolos, estames, pétalas e sépalas.

Normalmente apresenta folhas compostas (variando de dois a cinco folíolos, mais comumente encontrada com três) ou pode apresentar-se unifoliolada, como geralmente ocorre nas formações de Campina; inflorescências abundantes (terminais e auxiliares) paniculadas; flores hermafroditas; cálice gamossépalo; corola dialipétala, com pétalas brancas, estames numerosos, estigma simples e ovário súpero (Maguire *et al.* 1953). O fruto é macio, globoso e simples-amentado (Gentry, 1993), florescendo e frutificando a cada três anos (Alencar, 1990).

Conhecida popularmente como Macucu ou Angelim de Campina, a *A. heterophylla* apresenta grande importância ecológica na Reserva Biológica de Campina do INPA, onde a mesma foi estudada, podendo facilmente ser observada sua contribuição para a manutenção de outras espécies vegetais. Normalmente é a espécie formadora das ilhas de vegetação (considerando as formações de Campina) e sob sua copa desenvolvem outras espécies, apresentando, inclusive o maior índice de valor de importância para esta formação (Ferreira, 1997).

Esta situação possivelmente ocorre pela criação de um microclima sob sua copa, uma maior umidade no solo, além de ser Fabaceae apresentando interações diazotróficas, contribuindo para a fixação de nitrogênio atmosférico no solo. Sua arquitetura de copa, com troncos ramificados horizontalmente, é um dos fatores que contribuem para a manutenção das populações de epífitas endêmicas destas formações, principalmente as Orchidaceas que freqüentemente são encontradas cobrindo por completo seus troncos além de não serem observadas colonizando em outras espécies vegetais.



Figura 2: *Aldina heterophylla* na Floresta Ombrófila (A), Campinarana (B) e Campina (C). Folha jovem de indivíduo na FO (I) e folha madura de indivíduo na CP (II)

## OBJETIVOS

---

### Objetivo Geral

Investigar os mecanismos de plasticidade morfo-fisiológica de *Aldina hererophylla* em um gradiente vegetacional de Campina, Campinarana e Floresta Ombrófila na Amazônia Central, com ênfase no comportamento desta espécie em relação a fatores abióticos como, luz, água e nutrientes.

### Objetivos Específicos

- Analisar as diferenças anatômicas adaptativas da folha de *A. hererophylla* nas diferentes formações;
- Determinar o comportamento fotossintético de *A. heterophylla* às mudanças de luz;
- Investigar os rendimentos fotoquímicos, o índice de desempenho e a eficiência fotossintética do fotossistema II;
- Quantificar as concentrações de pigmentos cloroplastídicos (clorofilas *a* e *b* e carotenóides) e a área foliar específica de *A. hererophylla*;
- Analisar a eficiência na utilização de nutrientes pela *A. hererophylla*;
- Analisar o *status* hídrico e sua influência na fisiologia de *A. hererophylla*.



## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

- Anderson, A. B. 1975. Estudos sobre a vegetação das Campinas Amazônicas III – A vegetação lenhosa da Campina da Reserva Biológica INPA – SUFRAMA (Manaus – Caracaraí, Km 62). *Acta Amazônica*. vol. 5, n. 3, p. 225-246.
- Anderson, A. B. 1981. White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica* vol. 13, p. 199-210
- Alencar, J. da C. 1990. Interpretação fenológica de espécies lenhosa de Campina na Reserva Biológica de Campina do INPA ao norte de Manaus. *Acta Amazônica*. vol. 20, p. 145-183.
- Bigarella, J. J. & Ferreira, A. M. M. 1985. *Amazon geology and the Pleistocene and the Cenozoic environments and paleoclimates*. Key Environments: Amazonia. Eds G.T. Prance & T. E. Lovejoy, pp. 49-71. Pergamon Press, Oxford.
- Blydenstein, J. 1967. Tropical savanna vegetation of the llanos of Colombia. *Ecology*. vol. 48, p. 1-15.
- Cardoso, G. L. & Lomônaco, C. 2003. Variações fenotípicas e potencial plástico de *Eugenia calycina* Cambess. (Myrtaceae) em uma área de transição cerrado-vereda. *Revista Brasileira de Botânica*. vol. 26, n. 1, p. 131-140.
- Coutinho, L. M. 2006. O conceito de bioma. *Acta Botânica Brasilica*. vol. 20, n. 1, p. 13-23.
- Conroy, J P. 1992. Influence of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on plant nutrition. *Australian Journal of Botany*. vol. 40, p. 445-456.
- Fearnside, P. M. 2007. Mudanças climáticas globais e a floresta amazônica. In: Marcos Buckeridge. (Org.). *A Biologia e as Mudanças Climáticas Globais no Brasil*. São Paulo: Universidade de São Paulo.
- Ferreira, C. A. 1997. *Variação florística e fisionômica da vegetação de transição Campina, Campinarana e Floresta de terra firme na Amazônia Central, Manaus (AM)*. Dissertação de mestrado. Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife. 112 p.

- Gentry, A. H. 1993. Papilionoideae. In: Gentry, A. H. 1993. *A Field guide to the families and genera of woody plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador; Peru) with supplementary notes on herbaceous taxa*. Washington: Dept. of Conservation Biology, Conservation International. 531 p.
- Grechi, I.; Vivin, P.; Hilbert, G.; Milin, S.; Robert, T.; Gaudillère, J. P. 2007. Effect of light and nitrogen supply on internal C:N balance and control of root-to-shoot biomass allocation in grapevine. *Environmental and Experimental Botany*. vol. 59, n. 2, p. 139-149.
- IBAMA - Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis, 1995. *Conhecimento científico para gestão ambiental — Amazônia, cerrado e pantanal* [coordenado por Mariam Laila Absy. *et al.*]. Brasília.
- IBGE. 1993. *Mapa de Vegetação do Brasil*. Ministério do Planejamento e Orçamento.
- Jordan, C. F. 1985. *Soils of the Amazon Rainforest*. p. 83-105 in G. T. Prance & T. E. Lovejoy, eds. *Key environments: Amazonia*. Pergamon Press, Oxford.
- Krause, G. H.; Schmude, C.; Garden, H.; Koroleva, Y. O.; Winter, K. 1999. Effects of solar Ultraviolet Radiation on the potencial efficiency of photosystem II in leaves of tropical plants. *Plant Physiology*. 122 1349:1358.
- Larcher, W. 2006. *Ecofisiologia Vegetal*. São Carlos. RiMa. 550 p.
- Lewis, G.; Schrire, B.; Mackinder, B.; Lock, M. 2005. *Legumes of the World*. The Royal Botanic Gardens, Kew. London. 592 p
- Lisboa, P. L. 1975. Estudos sobre a vegetação das Campinas Amazônicas III – Observações gerais e revisão bibliográfica sobre as Campinas Amazônicas de areia branca. *Acta Amazônica*. vol. 5, n. 3, p. 211-223.
- Luizão, F. J. 1995. *Ecological Studies in Three Contrasting Vegetation Types in Central Amazonia*. Tese de Doutorado. University Of Stirling, US, Grã-Bretanha. 288p.
- Maguire, B.; Cowan, R. S.; Wurdack, J. J. 1953. *The Botany of the Guayana Highland*. A Report of the Kunhardt, the Phelps, and the New York Botanical Garden Venezuela



- Expedition. *Memory of New York Botanical Garden*. vol 8, n. 2, p. 109-110 in: Araújo, M. G. P. de; Mendonça, M. S. 1998. Escleromorfismo foliar de *Aldina heterophylla* Spruce Ex Benth (Leguminosae: Papilionoideae) em três Campinas da amazônia central. *Acta Botânica*. vol. 28, n. 4, p. 353-371.
- Miner, B. G.; Sultan, S. E.; Morgan, S. G., Padilla, D. K., Relyea, R. A. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends of Ecology and Evolution*. vol. 20. n 12.
- Nievola, C. C.; Mercier, H.; Majerowicz, N. 2001. Levels of nitrogen assimilation in bromeliads with different growth habits. *Journal of Plant Nutrition*. vol. 24, n. 9, p. 1387-1398.
- Prance, G. T. 1975. Estudos sobre a vegetação das Campinas Amazônicas. Introdução a uma série de publicações sobre a vegetação de Campinas Amazônicas. *Acta Amazônica*. vol. 5, n. 3, p. 207-209.
- Roberts, D. A.; Nelson, B. W.; Adams J. B.; Palmer F. 1998. Spectral changes with leaf aging in Amazon caatinga. *Trees-Structure and Function*. vol. 12, p. 315-325.
- Silveira, M. 2003. *Vegetação e flora das Campinaranas do sudoeste amazônio (JU- 008)*. Relatório apresentado a S.O.S. Amazônia como um documento componente do Documento de Defesa Técnica, que subsidiará a criação de uma unidade de conservação na região das Campinaranas do sudoeste da Amazônia. Rio Branco (AC), 26 p. (disponível em:  
<http://www.nybg.org/bsci/acre/pdfs/VegetacaoeFloraCampinaranas.pdf>).
- Sušila, P.; Lazár, D.; Ilík P.; Tomek P.; Nauš, J. 2004. The gradient of exciting adiation within a sample affects the relative height of steps in the fast chlorophyll a fluorescence rise. *Photosynthetica*. vol. 42, n. 2, p. 161-172.
- Turner, N. C. & Kramer P. J. 1980. *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. Wiley. New York. 482p.
- Veloso, H.P. & Góes-Filho, L. 1982. *Fitogeografia Brasileira*. Classificação Fisionômico-Ecológica da Vegetação. Boletim Técnico Projeto RADAMBRASIL. Série Vegetação Nº 1, Salvador.

Veloso, H. P.; Rangel Filho, A. L.; Lima, J. C. A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. IBGE, Rio de Janeiro.

# **Capítulo I: Comportamento fotossintético, pigmentos cloroplastídicos e fluorescência da clorofila *a* de *Aldina heterophylla* no gradiente vegetacional de Campina, Campinarana e Floresta Ombrófila na Amazônia Central**

## **1. INTRODUÇÃO**

---

As áreas tropicais do planeta se caracterizam, entre outras coisas, por suas altas temperaturas e altas irradiâncias encontradas ao longo de todo o ano. Na floresta amazônica, além destes fatores, temos a presença de uma alta pluviosidade, que pode chegar a mais de 2700 mm por ano em algumas regiões. O conjunto destas variáveis é um dos fatores que explica a fitofisionomia predominante na Amazônia, a floresta ombrófila (Figueroa e Nobre, 1990).

No entanto, além desta formação vegetacional, observa-se outras fitofisionomias bastantes diferente das florestas ombrófilas, como as Campinas e Campinaranas, que apesar de estarem sujeitas às mesmas condições climáticas, apresentam uma condição microclimática diferenciada à medida que a vegetação assume padrões diversos. Dentre os fatores físicos do meio, provavelmente o mais heterogêneo e que contribui para a modificação de outras variáveis microclimáticas é a luz.

A luz é fator determinante para o crescimento, acúmulo de biomassa, sobrevivência e regeneração de espécies vegetais (Poorter, 2001; Leakey *et al.* 2003). Ela atua na regulação de inúmeros processos fisiológicos, modulando, portanto, os atributos funcionais das plantas.

As adequações ao ambiente que as espécies sofrem são dependentes do seu potencial genético, além de que, indivíduos de mesmo genótipo podem apresentar diferenças tanto morfollogicamente, quanto fisiologicamente em diferentes ambientes, aspecto que define plasticidade (Pigliucci, 2005).

Características plásticas são vantajosas tanto no que concerne a potencializar a captura de luz quando este é um recurso limitado, quanto minimizar os danos que poderão haver com seu excesso, considerando que as espécies trabalham para encontrar seu ótimo fisiológico.

A energia radiante em excesso pode convergir em situações de fotoinibição do aparato fotossintético, que permanecendo, podem levar ao fotodano. Estas situações acometem

frequentemente as plantas tropicais nestas condições (Mulkey & Pearcy 1992; Araus & Hogan 1994; Lovelock, *et al.* 1994).

Estes fenômenos, de forma geral, promovem distúrbios no FSII levando a menor eficiência na captura e processamento da luz e a conversão de seus fótons em energia química. Estas situações de estresse podem ser detectadas de forma rápida e não invasiva com a análise da fluorescência da clorofila *a*, que é uma técnica que tem sido aplicada eficientemente como ferramenta para investigar e descrever as condições fisiológicas das plantas, detectando sensíveis variações no FSII (Björkman & Demming, 1987).

Neste sentido, tanto a investigação da fluorescência da clorofila *a* quanto à análise de trocas gasosas podem informar da capacidade de aclimação das plantas quanto à luz e como este fator influencia na sua fisiologia.

Estas variações plásticas têm sido tradicionalmente vistas como uma alternativa a especialização, principalmente aos organismos fotossintetizantes que são sésseis (Hirose, 1987; Lortie & Aarssen, 1996).

Adicionalmente, estudos têm demonstrado que espécies encontradas naturalmente em ambientes de maior irradiância apresentam maior plasticidade fotossintética (Bazzaz & Carlson, 1982; Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996).

As variações das características fotossintéticas podem ser preditoras da distribuição das espécies, de modo que, nas florestas tropicais, as características fotossintéticas são diferentes quanto ao habitat de algumas espécies, distinguindo espécies pioneiras, de espécies tardias (Santos-Junior *et al.* 2006).

De outra maneira, analisando a fotossíntese, pode-se distinguir estas espécies quanto à capacidade de suporte de luz, em dois tipos: espécies tolerantes à sombra e espécies exigentes de luz (Swaine & Whitemore, 1988).

As espécies tolerantes à sombra podem germinar, crescer e sobreviver em ambientes de baixa luminosidade, como as espécies de sub-bosque. As espécies exigentes em luz precisam de ambientes de alta luminosidade para se estabelecerem.

Estes grupos de espécies são facilmente encontrados em gradientes vegetacionais que vão desde ambientes abertos, encontrando as espécies exigentes à luz, ao ambientes de vegetação fechada, encontrando as espécies tolerantes à sombra (Whitemore, 1996).

Observa-se, no entanto, que poucas espécies apresentam a capacidade de colonizar diferentes ambientes ao longo de um gradiente vegetacional, como ocorrem com *A. heretophylla* (Ferreira, 1997).

Muitos estudos demonstram as diferenças encontradas entre as espécies de sol ou de sombra em dois ou três diferentes ambientes (Portes, *et al.* 2008; Lichtenthaler *et al.* 2007; Gonçalves *et al.* 2005, 2001; Barth *et al.* 2001). No entanto, pouco se sabe do comportamento de espécies que são encontradas ao longo de todo o gradiente vegetacional, e quais parâmetros fisiológicos são mais plásticos frente a estas mudanças microclimáticas encontradas, que foi o objeto de estudo do presente trabalho.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

---

#### 3.1 Local de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Biológica de Campina do INPA, localizada no km 42 da rodovia BR-174, Manaus - Boa Vista (2° 34'S; 60° 02'W). Nesta área observa-se um gradiente vegetacional composto por vegetação de Campina, Campinarana, e Floresta Ombrófila. Em cada ambiente foram selecionados dez indivíduos onde todas as medições foram realizadas.

A reserva está localizada 44 metros acima da altura do mar. A temperatura apresenta os menores valores nos meses de junho e julho, com a média de 25°C para a Campina e Campinarana, podendo chegar a valores absolutos de 17,7 e 19°C para a Campina e Campinarana, respectivamente. Os maiores valores ocorrem nos meses de setembro e outubro, com a média de 27°C na Campina, podendo chegar a valores absolutos de 38°C, e na Campinarana 25,5°C, podendo chegar a valores absolutos de 33°C.

A umidade relativa média anual da reserva é de 90% nas áreas de Campina, apresentando nos meses de setembro e outubro os menores valores de 84%, e nos meses março e maio os maiores valores de 90%. Na Campinarana a média anual é de 94%, apresentando no mês de agosto o menor valor de 93%, e nos meses de abril e maio os maiores valores de 95%.

O clima da reserva, segundo classificação de Köppen, caracteriza-se como Ami, do tipo tropical chuvoso, com precipitações médias de 2.800 mm.

O solo nesta região apresenta variações, sendo solos de areia branca (Espodosolos), encontrados basicamente nas Campinas (98% de sua composição) e Campinaranas (96% de sua composição), e Argissolos (Falesi *et al.* 1971; Luizão, 1995).

A formação é de sedimentos terciários, pertencentes à formação de Alter do Chão, do grupo Barreiras (Luizão, 1995).

### 3.2 Determinação dos teores de pigmentos cloroplastídicos

A determinação dos pigmentos cloroplastídicos foi realizada em folhas completamente expandidas, utilizando-se o folíolo terminal, adequado do ponto de vista fitossanitário.

Durante o período da manhã foram coletadas três folhas de dez indivíduos na Campina, Campinarana e na Floresta Ombrófila e envolvidas em papel alumínio, acondicionadas em caixa térmica, em banho gelo e conduzidas ao Laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal (MCT-INPA), onde foram determinados, logo em seguida, os teores de clorofila *a*, clorofila *b* e carotenóides de acordo com a metodologia de Lichtenthaler & Wellburn (1983). Para a determinação dos teores de pigmentos cloroplastídicos foram retiradas amostras de 0,1 g de material vegetal fresco e maceradas com 10 mL de acetona (100% v/v) + 10 mL de uma solução de acetona (80% v/v) contendo MgCO<sub>3</sub> (0,5% p/v), necessário para prevenir a redução do pH e alterações nas clorofilas *a* e *b*, provocadas pela possível presença de ácidos orgânicos no vacúolo.

Posteriormente, o extrato foi filtrado em papel filtro qualitativo e no extrato filtrado foram realizadas as leituras das absorvâncias para os teores de clorofila *a* (chl *a*), clorofila *b* (chl *b*) e carotenóides (C<sub>x+c</sub>) nos comprimentos de onda ( $\lambda$ ) de 663, 645 e 480 nm, respectivamente no espectrofotômetro Ultrospec 2100 pro UV/visible (Amersham Biosciences, Cambridge, UK). A partir das concentrações de clorofilas e carotenóides foram calculadas a concentração de clorofila total (clorofila *a* + clorofila *b*), e as razões clorofila *a* / clorofila *b* (chl *a/b*) e clorofila total / carotenóides (chl<sub>tot</sub> /C<sub>x+c</sub>). Para se calcular as concentrações dos pigmentos cloroplastídicos, tendo como base a massa ( $\mu\text{mol g}^{-1}$ ) e também com base na área ( $\mu\text{mol cm}^{-2}$ ), foram utilizadas as equações descritas por Hendry & Price (1993):

$$\text{Chl } a = \frac{(12,7 * A_{663} - 2,69 * A_{645}) * 1,119 * V}{1000 * \text{unidade de área (cm}^2\text{) ou massa (g)}}$$

$$\text{Chl } b = \frac{(22,9 * A_{645} - 4,68 * A_{663}) * 1,102 * V}{1000 * \text{unidade de área (cm}^2\text{) ou massa (g)}}$$

$$C_{x+c} = \frac{(A_{480} + 0,114 * A_{663} - 0,638 * A_{645}) * V * 1000}{1000 * \text{unidade de área (cm}^2\text{) ou massa (g)}}$$

112,5 \* unidade de área (cm<sup>2</sup>) ou massa (g)

Em que, A é a absorvância no comprimento de onda indicado, V é o volume final do extrato de clorofila – acetona (ml).

### 3.3 Determinação da fluorescência da clorofila *a*

A fluorescência da clorofila *a* foi determinada utilizando-se um fluorômetro portátil (Plant Efficiency Analyser-MK2– 9600 – Hansatech, Norfolk, UK) em folhas sadias e completamente expandidas.

As medições foram realizadas entre 8:00 e 11:00 horas em dez indivíduos por ambiente. Em cada planta foram medidas dez folhas. As folhas escolhidas foram submetidas a um período de 30 minutos de adaptação ao escuro e após este período, as folhas foram expostas a um pulso de luz saturante de intensidade de 3000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  emitidos por seis diodos (comprimento de onda de 650 nm) por cinco segundos. Obteve-se então os valores de fluorescência inicial ( $F_0$ ), fluorescência  $F_{50\mu\text{s}}$  (considerado  $F_0$  nesse estudo),  $F_{100\mu\text{s}}$ ,  $F_{300\mu\text{s}}$ ,  $F_{2\text{ms}}$ ,  $F_{30\text{ms}}$ , fluorescência máxima ( $F_M$ ) e fluorescência variável ( $F_v = F_M - F_0$ ). A partir destes dados foram calculados os fluxos específicos expressos por centro de reação (ABS/RC;  $\text{TR}_0/\text{RC}$ ;  $\text{DI}_0/\text{RC}$ ;  $\text{ET}_0/\text{RC}$ ); os fluxos fenomenológicos expressos por seção transversal (ABS/CS;  $\text{TR}_0/\text{CS}$ ;  $\text{DI}_0/\text{CS}$ ;  $\text{ET}_0/\text{CS}$ ) derivados da teoria do fluxo de energia de biomembranas (Sironval *et al.* 1981) no qual ABS se refere a absorção de fótons pelas moléculas de clorofila do complexo antena,  $\text{TR}_0$  se refere a energia absorvida que é capturada pelos centros de reação do PS II ( $P_{680}$ ),  $\text{DI}_0$  se refere a energia dissipada na forma de calor e fluorescência e,  $\text{ET}_0$  se refere a parte da energia capturada pelo centro de reação do PS II que é convertida em energia red-ox e direcionada para a cadeia transportadora de elétrons através da  $Q_A$  e  $Q_B$  (Strasser *et al.* 2000) e os rendimentos: a eficiência quântica máxima do PS II ( $\phi_{P_0} = \text{TR}_0/\text{ABS}$ ), a eficiência quântica máxima de de-excitação não fotoquímica ( $\phi_{D_0} = \text{DI}_0/\text{ABS}$ ) e a probabilidade da energia de excitação capturada pelo RC do PS II ( $\psi_0 = \text{ET}_0/\text{TR}_0$ ) e de um fóton absorvido ( $\phi_{E_0} = \text{ET}_0/\text{ABS}$ ) mover um elétron após a  $Q_A$ . Também foi determinada a densidade de centros de reação ativos do PS II (RC) por seção transversal (RC/CS). As fórmulas utilizadas para calcular cada um desses parâmetros estão detalhadas no Apêndice 1.

O índice de desempenho (PI) foi calculado de acordo com as equações de Nernst, a



saber:  $PI_{ABS} = (RC/ABS)[\phi_{P_0}/(1 - \phi_{P_0})][\psi_0/(1 - \psi_0)]$ . Esta variável relaciona um conjunto de parâmetros de fluorescência da clorofila *a* que fornecem informações quantitativas sobre o estado das plantas e suas respectivas vitalidades derivada dos princípios das reações red-ox (Srivastava *et al.* 1999; Strasser *et al.* 2000).

### 3.4 Determinação das trocas gasosas

As determinações de resposta da taxa fotossintética líquida a irradiância ( $P_n$ -I) (curvas de luz), foram realizadas com auxílio do analisador de gás por infravermelho (IRGA) portátil, de sistema aberto, modelo LI-6400 (LI-COR Biosciences, Lincoln, NE, USA). As curvas foram realizadas em folíolos terminais, completamente expandidos, localizados na parte superior da copa em sol pleno e bom aspecto fitossanitário entre 8:00 e 11:00 horas. Para a realização destas medidas foram instalados no campo andaimes para os indivíduos localizados na Campinarana e na Floresta Ombrófila, que eram mais altos, de forma que pudessem ser realizadas as leituras sem interferência de torção de galhos ou corte para a realização da mesma. As torres variaram de 12 a 15 metros de altura.

As curvas  $P_n$ -I foram realizadas usando-se a rotina das “curvas de luz” do software OPEN 3.4, modificada para gravar os dados da taxa fotossintética líquida em 11 níveis de irradiância (DFFA: 0, 25, 50, 75, 100, 250, 500, 750, 1000, 1500, 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) em ordem decrescente. O IRGA LI-6400 foi ajustado para trabalhar com fluxo de 400  $\mu\text{mol s}^{-1}$ , concentração de  $\text{CO}_2$  com câmara foliar ajustada para concentração de  $\text{CO}_2$ , temperatura e vapor de  $\text{H}_2\text{O}$  em torno de  $385 \pm 10 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ,  $31 \pm 1^\circ\text{C}$  e  $21 \pm 1 \text{ mmol mol}^{-1}$ , respectivamente. Antes da determinação das curvas de luz as folhas foram submetidas à irradiância de 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  durante um período de 5 a 10 min para a adaptação da folha à câmara de medição e só depois de adaptadas as determinações das curvas  $P_n$ -I foram realizadas. O modelo da equação exponencial foi usado para ajustar à curva de resposta fotossintética a intensidade luminosa (Iqbal *et al.* 1997):

$$P_n = (P_{n\max} + R_d) \{1 - \exp[-\alpha I / (P_{n\max} + R_d)]\} - R_d$$

Em que  $I$  é a irradiância ( $\sim$ DFFA);  $P_n$  é a taxa de fotossíntese líquida; ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ );  $P_{n\max}$  é a fotossíntese líquida máxima;  $R_d$  é a taxa de respiração no escuro; ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

correspondente ao valor de  $P_n$  quando  $DFFA = 0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; e  $\alpha$  é o rendimento quântico aparente da fotossíntese ( $\text{mol mol}^{-1}$ ). Nesse trabalho somente  $P_{n\text{max}}$  e  $\alpha$  foram estimados pelo modelo.

A irradiância de compensação de luz ( $I_c$ ; DFFA no qual  $P_n = 0$ ) foi calculada pela fórmula  $I_c = R_d/\alpha$  e a irradiância de saturação de luz ( $I_s$ ; DFFA no qual  $P_{n\text{sat}} = 90\% P_{n\text{max}}$ ) foi estimada como:

$$I_s = [(P_{n\text{max}} + R_d)/\alpha] \ln\{-(0,9P_{n\text{max}} + R_d)/(P_{n\text{max}} + R_d)\} + 1$$

A quantidade de irradiância incidente que excedeu a quantidade de luz que as plantas foram capazes de utilizar no processo fotossintético ( $\phi$ ) foi calculada conforme Nishio (2000):

$$\phi = (I/P_n) * \alpha$$

### 3.5 Delineamento experimental e análises estatísticas

O delineamento experimental utilizado foi inteiramente casualizado, com três tratamentos: Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP) com dez repetições, exceto para as análises de trocas gasosas, que foram analisadas com cinco repetições. Todas as análises foram realizadas a partir dos dez indivíduos selecionados em cada formação vegetacional. Portanto, no experimento foram analisadas de 15 e 30 plantas. Os resultados obtidos foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ). Os programas estatísticos utilizados para a realização das análises estatísticas foram STATISTICA 6.1 (Stat Soft. Inc.), Table Curve v1.1 (AISN Software) e ASSISTAT 7.5 BETA (UFCG - PB).

## 4. RESULTADOS

---

### 4.1 Pigmentos cloroplastídicos

As concentrações dos pigmentos cloroplastídicos não diferiram, podendo ser observado na Figura 3. Percebe-se, no entanto, que para concentração de clorofila *a*, a média dos indivíduos de Campinarana foi 23% maior que dos indivíduos de Campina, apresentando valores de  $1,63 \pm 0,5$  e  $1,31 \pm 0,3 \mu\text{mol}/\text{cm}^2$ , respectivamente. As concentrações de Chl *a* para os indivíduos de FO foi próxima aos indivíduos de CP, com valor médio de  $1,34 \pm 0,3 \mu\text{mol}/\text{cm}^2$ . Os valores das concentrações de clorofila *b* não diferiram apresentando valores de  $0,5 \pm 0,1$  (FO);  $0,58 \pm 0,2$  (CR) e  $0,48 \pm 0,1 \mu\text{mol}/\text{cm}^2$  (CP). Conseqüentemente aos resultados anteriores, a relação Chl *a/b* e a concentração de Chl totais (*a + b*) também não apresentaram diferenças significativas, com valores de  $2,87 \pm 0,3$  (FO);  $2,85 \pm 0,3$  (CR) e  $2,83 \pm 0,4$  (CP) e  $1,92 \pm 0,4$ (FO);  $2,08 \pm 0,4$  (CR) e  $1,95 \pm 0,3 \mu\text{mol}/\text{cm}^2$  (CP), respectivamente. Similar às concentrações de Chl *b*, as variações da concentração de carotenóides foram maiores quando comparado entre a média dos indivíduos de CR e CP, apesar de não ter exibido diferenças significativas, apresentando valores 24% acima da média das concentrações encontradas nas folhas dos indivíduos de Campina (valores médios de  $8,63 \pm 2,4$  (CR) e  $6,94 \pm 1,6 \mu\text{mol}/\text{cm}^2$  (CP)). Os indivíduos de FO apresentaram uma concentração média com valor intermediário ao observado entre CR e CP, de  $7,51 \pm 1,8 \mu\text{mol}/\text{cm}^2$ . Mesmo com estas diferenças, a relação Chl/Cx foi muito similar entre as formações, com valores médios de  $0,24 \pm 0,01$ (FO);  $0,25 \pm 0,02$  (CR) e  $0,26 \pm 0,02$  (CP) Figura 3.

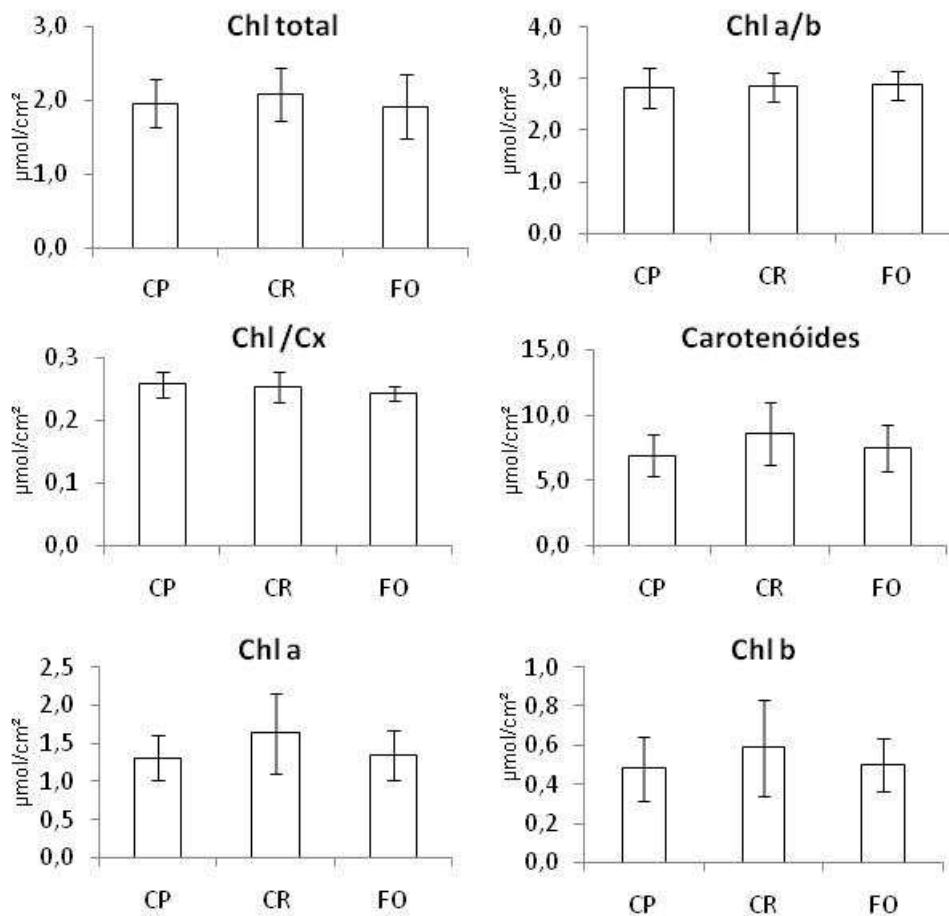


Figura 3: Teores de pigmentos cloroplásticos em Campina (CP), Campinarana (CR) e Floresta Ombrófila (FO). Os valores representam à média de dez indivíduos ( $\pm$  DP).

#### 4.2 Fluorescência da clorofila a

Os valores encontrados para  $F_0$ ,  $F_M$  e  $F_V$  não diferiram entre as formações (Tabela 1 e Figura 4).

Quanto à razão encontrada entre a fluorescência variável e fluorescência máxima ( $F_V/F_M$ ), obteve-se valores de  $0,85 \pm 0,01$  para FO que diferiu da média obtida para os indivíduos de CR, de  $0,83 \pm 0,01$ . Os indivíduos de Campina apresentam valor médio de  $0,84 \pm 0,01$ , não diferindo entre os indivíduos de FO e CR.

Quanto à razão  $F_V/T_M$ , não apresentou diferença entre as formações, apesar de os indivíduos na FO terem apresentado uma média 16% maior que observada nos indivíduos de

CR, que apresentaram a menor média,  $1,93 \pm 0,5$  e  $1,65 \pm 0,3$  respectivamente. Os indivíduos localizados na CP, apresentaram valor intermediário ao encontrado na FO e CR, de  $1,78 \pm 0,4$ , ou seja, 7% acima do encontrado na CR.

Tabela 1: Parâmetros da fluorescência da clorofila *a* de *Aldina heterophylla* para Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP). Os valores representam a média de dez indivíduos ( $\pm$  DP).

	FO	CR	CP
$F_0$	$174,8 \pm 5,7a$	$184,2 \pm 12,7a$	$175,7 \pm 7,3a$
$F_m$	$1173,7 \pm 99,9a$	$1131,1 \pm 65,6a$	$1120,1 \pm 48,2a$
$F_v$	$998,9 \pm 95,1a$	$946,9 \pm 57,6a$	$944,4 \pm 47,5a$
$F_v/F_m$	$0,85 \pm 0,01a$	$0,83 \pm 0,01b$	$0,84 \pm 0,01ab$
$F_v/T_{fm}$	$1,93 \pm 0,5a$	$1,65 \pm 0,3a$	$1,78 \pm 0,4a$

\*Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de significância.

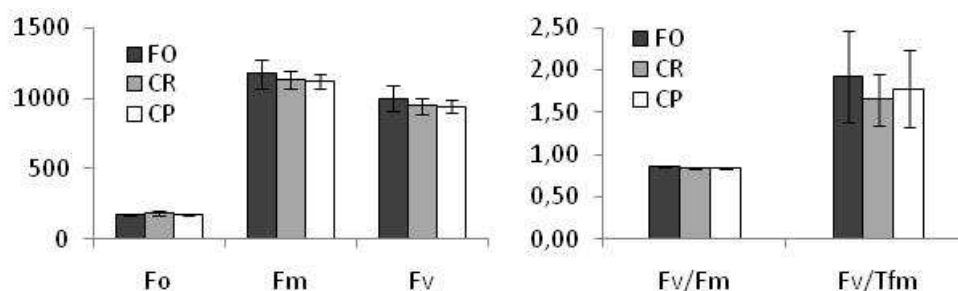


Figura 4: Parâmetros da fluorescência da clorofila *a* de *Aldina heterophylla* para Campina (CP), Campinarana (CR) e Floresta Ombrófila (FO). Os valores representam a média de dez indivíduos ( $\pm$  DP).

Quanto aos fluxos específicos (por centro de reação (RC)) obteve-se os seguintes resultados: para a absorção de fótons pelas moléculas de clorofilas por centro de reação, que representa o tamanho funcional do complexo antena (ABS/RC), encontrou-se diferenças entre os indivíduos situados nas diferentes formações, com a CR apresentando valor médio 11% maior que encontrado na FO. A CP apresentou média entre as encontradas na FO e CR, não se diferenciando destas. Analisando as taxas de captura de elétrons por centro de reação do FSII (TR0/RC) observou-se que CR apresentou os maiores valores, com média 9% maior que encontrado na FO, que apresentou a menor média. Os indivíduos de CP não diferiram de FO e CR. Os níveis de energia dissipada em calor e fluorescência por centro de reação (DI0/RC), fenômeno oposto à captura, as plantas de CR diferiu entre FO e CP, ambientes que não apresentaram diferenças. As plantas de CR dissipam 22% mais energia quando comparado

com FO, ambiente que apresenta a menor dissipação de energia. Na CP, as plantas dissipam 11% menos energia comparando com as plantas de CR. Analisou-se também o quanto de energia capturada pelo centro de reação do FSII que é convertida em energia red-ox e direcionada para a cadeia transportadora de elétrons pela  $Q_A$  e  $Q_B$  por centro de reação (ET<sub>O</sub>/RC), onde os indivíduos de CR foram os que apresentaram também maiores valores, havendo diferença dos indivíduos de FO, que apresentaram menores valores, em 9%. Os indivíduos de CP não diferiram dos indivíduos de FO e CR (Tabela 2).

Quanto aos fluxos fenomenológicos (por seção transversal (CS)) verificou-se que a quantidade absorvida de fótons por moléculas de clorofilas do complexo antena por seção transversal (ABS/CS), foi observado que os indivíduos de CR diferiram dos indivíduos de FO e CP, com média 6% maior. No entanto, a energia que é capturada pelos centros de reação do FSII por seção transversal (TR/CS) não diferiu entre as formações, apresentando médias muito próximas. A energia dissipada por seção transversal (DI/CS), a semelhança dos resultados encontrados por centro de reação, os indivíduos de CR dissiparam mais quando comparado com outros indivíduos na FO e CP, com 19% mais de energia que os indivíduos de FO, que apresentaram os menores valores de dissipação. Os indivíduos de CP não diferiram de FO, apresentando diferença 11% menor que a média de CR. A análise da energia capturada pelo centro de reação do FSII que é convertida em energia red-ox e direcionada para a cadeia transportadora de elétrons pela  $Q_A$  e  $Q_B$  por seção transversal (ET/CS) não apresentou diferenças entre as formações. A densidade de centros de reação ativos do FSII por seção transversal (RC/CS), não apresentam diferenças entre as formações.

Em análise dos resultados dos rendimentos fotoquímicos, observa-se que a eficiência quântica máxima do FSII ( $\phi_{P_0} = TR_O/ABS$ ), as médias não diferiram mais que 2%. A eficiência quântica máxima de de-excitação não fotoquímica ( $\phi_{D_0} = DI_O/ABS$ ) apresentou diferença significativa entre os indivíduos de CR com os de FO, com média 10% maior. Os valores de CP não diferiram dos valores de CR e FO. A probabilidade da energia de excitação capturada pelo RC do PS II ( $\psi_0 = ET_O/TR_O$ ) mover elétrons após a  $Q_A$  não diferiu entre as formações, apresentando a CR menores valores, com 9% em relação aos maiores valores encontrados na CP. Similar ao resultado anterior, a probabilidade de um fóton absorvido mover elétrons após a  $Q_A$  ( $\phi_{E_0} = ET_O/ABS$ ) não diferiu entre as formações, apesar da media da CR ter sido a menor 8% em relação ao maior valor, encontrado na CP.

Com relação ao índice de desempenho fotoquímico ( $PI_{ABS}$ ), observa-se que os indivíduos de FO e CP não diferiram entre si, no entanto verificou-se diferença em relação aos indivíduos de CR, com médias 27% e 28% acima daqueles obtidos para os indivíduos neste ambiente. Tabela 2.

Tabela 2: Fluxo Específico expresso por centro de reação (RC), em folhas de *Aldina heterophylla* na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP). Cada valor é composto pela média de dez indivíduos ( $\pm$  DP).

	FO	CR	CP
ABS/RC	1,34 $\pm$ 0,07 a	1,49 $\pm$ 0,09 b (+ 11%)	1,39 $\pm$ 0,10 ab
TR <sub>0</sub> /RC	1,12 $\pm$ 0,06 a	1,21 $\pm$ 0,06 b (+ 9%)	1,14 $\pm$ 0,08 a
DI <sub>0</sub> /RC	0,23 $\pm$ 0,02 b	0,28 $\pm$ 0,03 a (+ 22%)	0,25 $\pm$ 0,03 b
ET <sub>0</sub> /RC	0,69 $\pm$ 0,05 b	0,70 $\pm$ 0,06 a (+ 9%)	0,71 $\pm$ 0,06 ab
ABS/CS	195,1 $\pm$ 7,7 b	207,3 $\pm$ 14,5 a (+ 6%)	195,3 $\pm$ 8,4 b
TR <sub>0</sub> /CS	162,5 $\pm$ 7,8 a	168,5 $\pm$ 10,4 a	161,0 $\pm$ 5,7 a
DI <sub>0</sub> /CS	32,6 $\pm$ 1,1 b	38,7 $\pm$ 4,7 a (+ 19%)	34,4 $\pm$ 3,4 b
ET <sub>0</sub> /CS	100,4 $\pm$ 5,8 a	98,4 $\pm$ 11,4 a	100,9 $\pm$ 7,6 a
RC/CS	145,8 $\pm$ 8,6 a	139,9 $\pm$ 6,5 a (- 4%)	142,0 $\pm$ 7,8 a
TR <sub>0</sub> /ABS	0,83 $\pm$ 0,01 a	0,82 $\pm$ 0,01 b	0,83 $\pm$ 0,01 ab
DI <sub>0</sub> /ABS	0,17 $\pm$ 0,01 b	0,19 $\pm$ 0,01 a (+ 10%)	0,18 $\pm$ 0,01 ab
ET <sub>0</sub> /TR <sub>0</sub>	0,62 $\pm$ 0,02 a	0,57 $\pm$ 0,05 a (- 9%)	0,63 $\pm$ 0,04 a
ET <sub>0</sub> /ABS	0,52 $\pm$ 0,02 a	0,48 $\pm$ 0,04 a (- 8%)	0,52 $\pm$ 0,04 a
$PI_{ABS}$	6,20 $\pm$ 0,67 a (+ 27%)	4,87 $\pm$ 1,04 b	6,24 $\pm$ 1,4 a (+ 28%)

\*Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de significância. % referente às diferenças comparadas entre os valores que mais diferirem entre os tratamentos.

### 4.3 Trocas gasosas

A resposta da taxa fotossintética líquida ( $P_n$ ), da taxa de transpiração (E) e da condutância estomática ( $g_s$ ) a irradiância são apresentadas nas Figuras 5, 6 e 7. Observa-se que a fotossíntese máxima ( $P_{max}$ ) não apresentou diferenças entre as formações ( $P < 0,05$ ), encontrando nos indivíduos de CP uma taxa de fotossíntese líquida 11,4% menor que nos indivíduos de CR, que apresentaram o maior valor médio de  $P_{max}$ . A transpiração com irradiância incidente de 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $E_{2000}$ ) não apresentou diferenças entre as formações, apesar disto, na CR obteve-se o maior valor médio, como pode ser observado na Tabela 3. Ainda com relação à transpiração, verificou-se valores 24,7 % maiores que os encontrados na FO, formação onde verificou-se o menor valor médio. Próximo ao comportamento encontrado para a transpiração, na condutância com irradiância incidente de 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $g_{s2000}$ ) não

obteve-se diferenças significativas, no entanto o valor médio da CR foi 19% maior que na FO, que apresentou o maior e o menor valor, respectivamente.

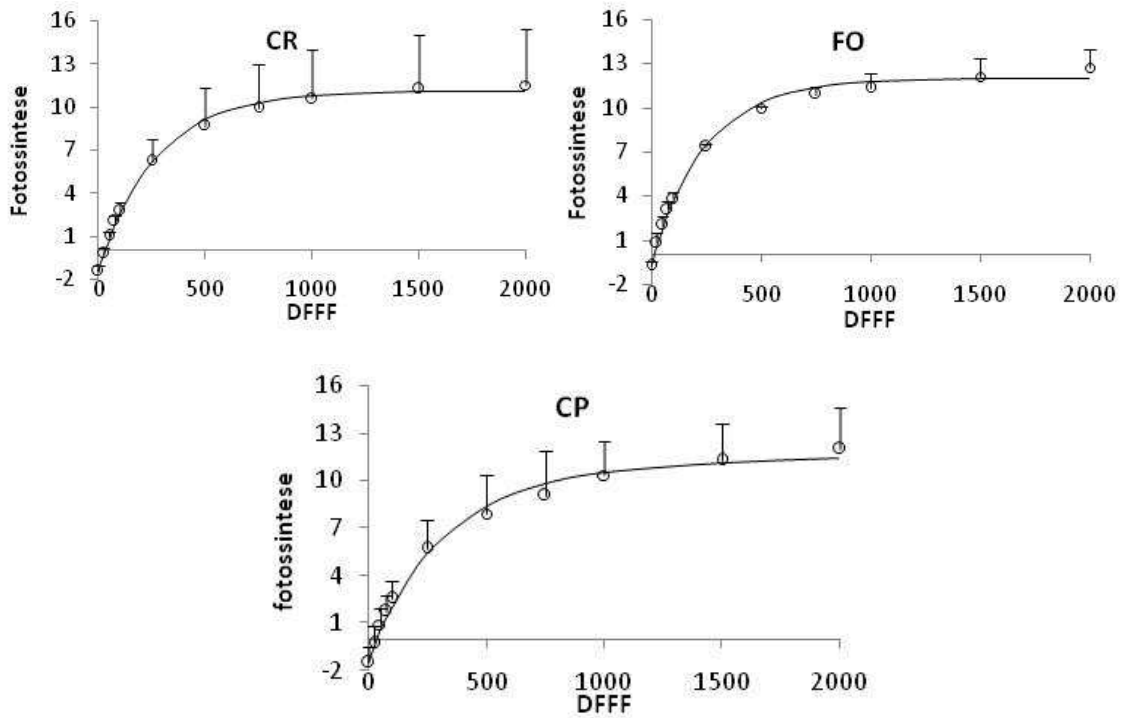


Figura 5: Efeito da intensidade luminosa (DFFF) na taxa de fotossíntese líquida em folhas de *A. heterophylla* na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP). Os valores representam a média das leituras de cinco indivíduos ( $\pm$  DP). As linhas representam a regressão exponencial obtida para cada tratamento.

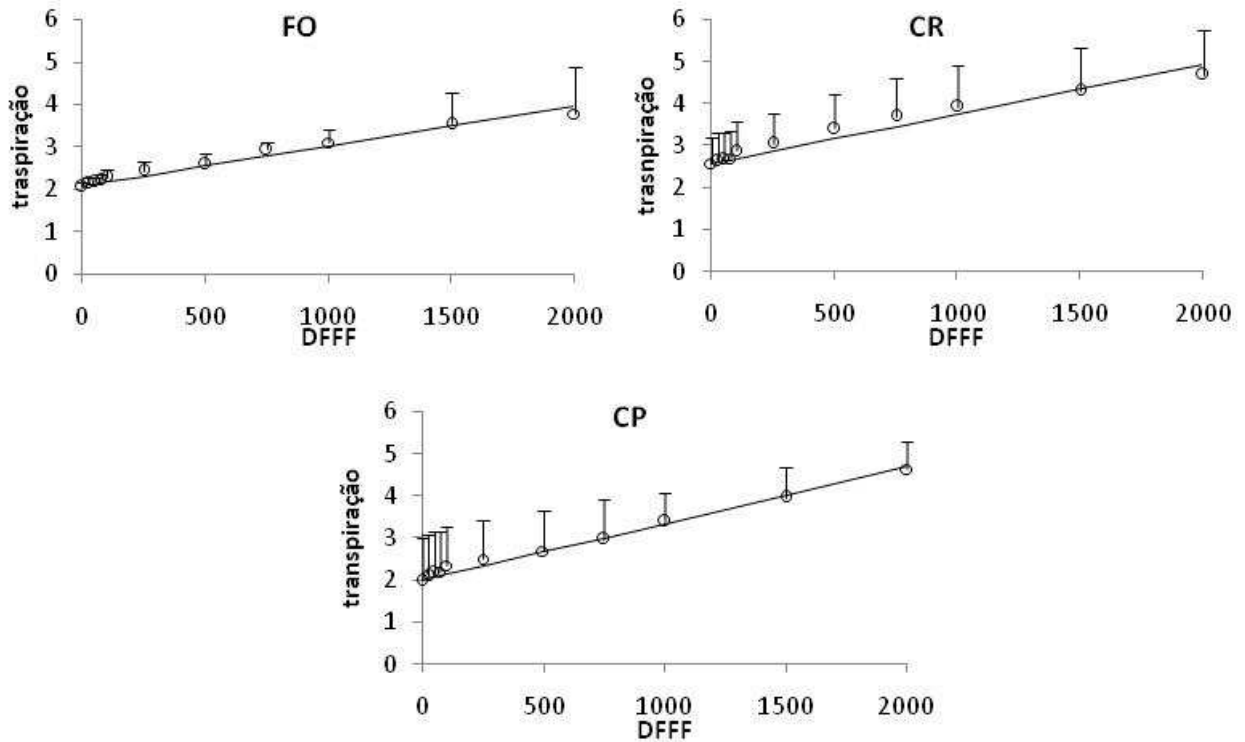




Figura 6: Efeito da intensidade luminosa (DFFA) na taxa de transpiração em folhas de *A. heterophylla* na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP). Os valores representam a média das leituras de cinco indivíduos ( $\pm$  DP). As linhas representam a regressão obtida para cada tratamento.

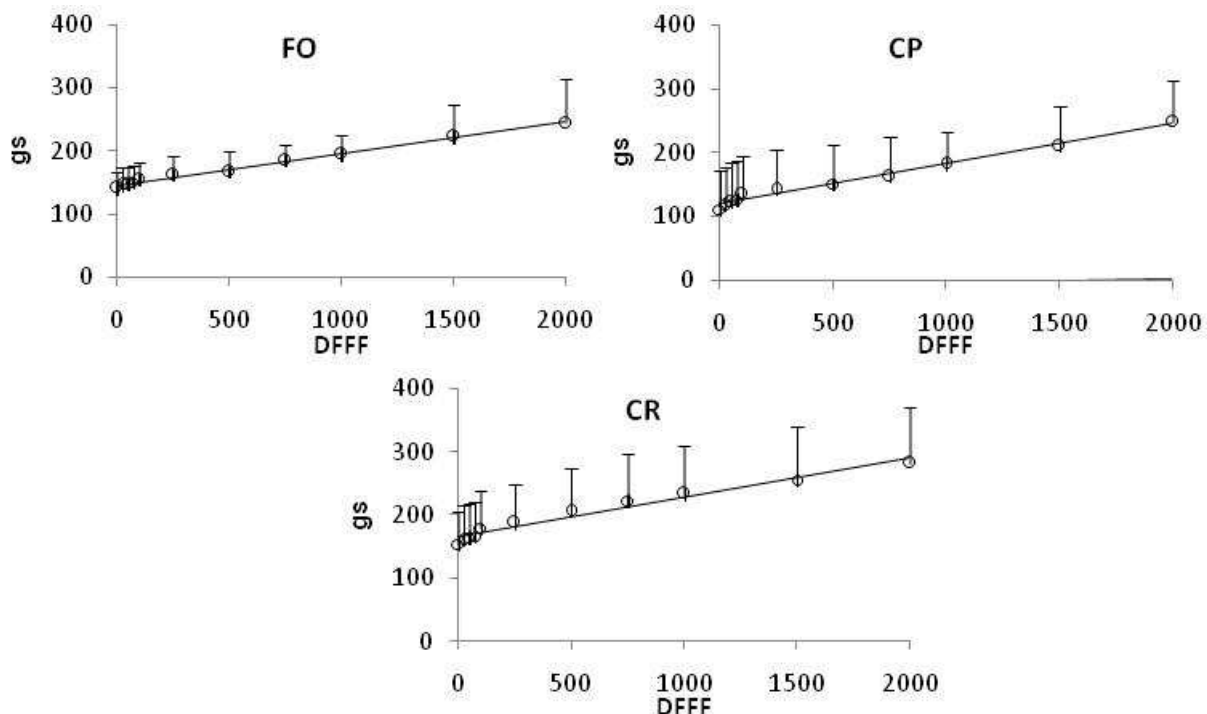


Figura 7: Efeito da intensidade luminosa (DFFA) na condutância estomática em folhas de *A. heterophylla* na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP). Os valores representam a média das leituras de cinco indivíduos ( $\pm$  DP). As linhas representam a regressão obtida para cada tratamento.

Tabela 3: Parâmetros fotossintéticos de folhas de *A. heterophylla* na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP). Os valores são compostos pela média de cinco indivíduos ( $\pm$  DP).

	FO	CR	CP
$P_{nmax}$	$12,0 \pm 1,3a$	$12,6 \pm 3,9a$	$11,3 \pm 2,6a$
$Rd_{31}$	$0,8 \pm 0,3c$	$1,5 \pm 0,25b$	$2,3 \pm 0,3a$
$\alpha$	$0,054 \pm 0,01a$	$0,049 \pm 0,01a$	$0,048 \pm 0,01a$
$I_c$	$14,7 \pm 7,2b$	$29,6 \pm 8,3a$	$41,6 \pm 12,9a$
$I_s$	$574,0 \pm 151a$	$617,9 \pm 66a$	$666,2 \pm 92a$
$\Phi_{2000}$	$9,2 \pm 2,3a$	$8,0 \pm 1,0a$	$8,7 \pm 1,9a$
$E_{2000}$	$4,0 \pm 1,1a$	$4,9 \pm 1,1a$	$4,8 \pm 0,5a$
$gs_{2000}$	$248 \pm 57a$	$295 \pm 98a$	$266 \pm 55a$

\*Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de significância.

O rendimento quântico aparente ( $\alpha$ ) não diferiu significativamente entre as formações, apesar da média encontrada na FO ter sido 10% maior que nas outras formações. Observando a irradiância de compensação ( $I_c$ ) na Tabela 3, observa-se que variou de  $14,7 \pm 7,2$  (FO) a  $41,6 \pm 12,9$  (CP), diferenciando significativamente, observando na CR média 102% maior que

a média dos indivíduos de FO, e na CP 40% maior que observado na CR. Acompanhando a tendência dos resultados observados na I<sub>c</sub>, a I<sub>s</sub>, apresentou os menores valores na FO (574,0 ± 151), e os maiores valores na CP (666,2 ± 92), que apesar de não diferirem significativamente, a média da FO foi 13% menor que na CP. A respiração no escuro apresentou diferenças entre todos as formações, com menores valores para FO (0,8 ± 0,3) que foi 50% menor que o encontrado na CR (1,5 ± 0,3) que foi 34% menor que encontrado na CP (2,3 ± 0,4).

## 5. DISCUSSÃO

---

As baixas concentrações de pigmentos cloroplásticos observadas (Chl *a*, Chl *b* e Chl total) podem ser atribuídas a elevadas taxas de degradação destes pigmentos sob altas irradiâncias, como observado em folhas de sol que apresentam menores concentrações quando comparados com folhas de sombra (Lichtenthaler *et al.* 2007, Gonçalves *et al.* 2001, Boardman, 1977). Adicionalmente, destaca-se que nesses trabalhos a variação entre a concentração encontrada em condição de sombra foi 65% maior que em folhas de sol em duas espécies tropicais (Gonçalves *et al.* 2001). Também seguindo esta linha de resultados, quatro espécies tropicais de Bignoniaceae, exibiram uma diferença média de 90% em relação às concentrações em condições de baixa e alta irradiância (Kitajima & Hogan, 2003).

As concentrações de carotenóides observadas não são suficientes para explicar a dissipação do excesso de energia provinda da irradiância nestes indivíduos, demonstrando valores próximos a outras espécies tropicais, independente da condição luminosa que esta se encontrava (Lichtenthaler *et al.* 2007, Gonçalves *et al.* 2001). No entanto, considerando estes valores e comparando com a concentração de Chl total e conseqüentemente obtendo baixos valores de Chl/Cx, tem-se um indicativo da alta atividade do ciclo das xantofilas nestes indivíduos, destacando os indivíduos de CR, pelas suas maiores concentrações de carotenóides, demonstrando sutil indicativo da menor aclimação dos indivíduos a alta irradiância (Hölscher, 2004; Tausz *et al.* 2004; Thayer & Björkman, 1990).

Ao que se observa da relação Chl*a*/b, não há consenso na literatura quanto a sua correlação positiva à irradiância, devendo levar em consideração outros fatores, como por exemplo, a disponibilidade de nitrogênio (Terashima & Hikosaka, 1995; Kitajuma & Hogan, 2003). Eichelmann *et al.* (2005), observaram que plantas crescendo em ambientes pobres em nitrogênio, parte substancial é estocada em proteínas não fotossintéticas em ambientes de alta irradiação.

Em ambientes com baixas concentrações de nitrogênio e sob alta irradiância em floresta tropical, as espécies estão mais vulneráveis ao fotodano. Neste caso a tendência é que a aclimação com fotoprotetores, como pigmentos, seja mais lenta, quando não, o processo pode-se tornar energeticamente desfavorável, investindo mais em síntese de rubisco (Bungard *et al.* 2000).

Comparando os resultados de Chl *a/b* com Krause *et al.* (1999), os valores observados nesta espécie, independente do ambiente, foram abaixo do esperado para espécies de sol observada pelos autores. No entanto, estudos com diferentes espécies tropicais, típicas de sol e de sombra, tem-se menores valores para relação Chl *a/b* em folhas de espécies típicas de sol, demonstrando que estas apresentam menor complexo de captação de luz (LHCII), fato este que pode estar ocorrendo mediante ao oligotrofismo encontrado nestes ambientes (Barth *et al.* 2001).

Os resultados observados foram similares aos encontrados por Gonçalves *et al.* (2001) e Cavalin & Mattos (2007). Estes últimos autores ressaltam que espécies de *Clusia* crescendo em ambientes de alta luminosidade sob areia, e neste ambiente destacaram a capacidade de aclimação da espécie a condição de sol do que à sombra.

A atividade da clorofila *a* e sua resposta ao processamento de luz pelo fotossistema II, medida por meio de sua fluorescência, permitem maiores inferências quanto à aclimação da *A. heterophylla* no gradiente vegetacional, dando um indicativo do comportamento fotossintético destas plantas bem como o transporte de elétrons para a fixação de carbono (Maxwell & Johnson, 2000; Strasser *et al.* 2004).

A fluorescência da clorofila *a*, desenvolvido para obter informação sobre os fluxos de fótons, e eventos metabólicos adicionais relacionados ao FSII, tem sido usado para avaliar a influência dos mais variados fatores abióticos na resposta fotossintética, como, intensidade de luz, temperatura, seca, aumento de CO<sub>2</sub> e Ozônio, contaminação por metais pesados (Gonçalves *et al.* 2007; De Ronde *et al.* 2004; Appenroth *et al.* 2001; Clark *et al.* 2000; Krüger *et al.* 1997).

Do ponto de vista ecológico, a abordagem científica que reúne o processo fotossintético como indicador para demonstrar adaptações das plantas em resposta ao seu ambiente de ocorrência (Adams & Demmig-Adams 2004, Loreto *et al.* 2004; De Ronde *et al.* 2004), elucidar parte das respostas que expliquem o porquê de sua ocorrência e/ou padrão de distribuição (Richards *et al.* 2003; Thach *et al.* 2007), tem sido frequentemente utilizado, trazendo robustas informações.

Nesse sentido, em primeira análise dos dados apresentados, permitiria concluir que o processamento da luz, o *fitness* do FSII e, conseqüentemente, as respostas fotossintéticas não apresentam diferenças e está em ótimas condições, não demonstrando nenhum indicativo de estresse, mesmo nas condições de alta luminosidade, baixa disponibilidade hídrica e

nutricional em que está acometida, como permite observas nas respostas à fluorescência dos seguintes parâmetros:  $F_0$ ,  $F_v$ ,  $F_m$  e  $T_{fm}$ . Estas não apresentaram diferenças significativas, além de exibirem valores muito próximos. Adicionalmente, os valores encontrado para  $F_v/F_m$ , que representa a eficiência máxima do fotossistema II está com valores que demonstram ausência de estresse, ou até mesmo exato com os valores considerados ótimos pela literatura de 0,832 (Tabela 1) (Björkman & Demmig, 1987).

No entanto, observando mais desdobramentos da captura de energia pelas plantas e observando alguns estudos têm demonstrado que este parâmetro é pouco sensível às mudanças para algumas espécies (Filella *et al.* 1998; Force *et al.* 2003; Strasser *et al.* 2000; Hermans *et al.* 2003; Strauss *et al.* 2006; Thach *et al.* 2007, Gonçalves *et al.* 2007), destacando a vantagem de utilizar outros parâmetros calculados, derivados do rápido crescimento da fluorescência nos primeiros instantes, de acordo com o teste O-J-I-P, avaliando a funcionalidade do FSII, em comparação com a avaliação da relação  $F_v/F_m$  sozinha.

No presente trabalho, como sugestionado pelos autores anteriormente citados, esta relação ( $F_v/F_m$ ) avaliada sozinha não contribui para elucidação do comportamento desta espécie frente as variações encontradas entre as formações e como esta reflete no processamento da luz. Nesse sentido, o índice de performance ( $PI_{ABS}$ ) apresenta informações mais robustas e consistentes, de modo que combina fatores de três etapas funcionais da atividade fotossintética pelo centro de reação do FSII: a absorção de luz, a transferência da energia de excitação e a conversão desta energia para o transporte de elétrons no FSII (Strasser *et al.* 2004).

A partir disso, pode-se afirmar que os indivíduos da CR são significativamente menos eficientes para o processamento da alta irradiância incidente no dossel.

Para melhor entender este comportamento, observou-se que outras variáveis apresentaram diferenças significativas entre os indivíduos de CR com CP e FO, que foram  $DI_0/RC$  e  $DI_0/CS$ . Estas variáveis evidenciam que os indivíduos de CR dissipam mais energia proveniente da irradiação, seja ela por calor ou por fluorescência (Tabela 2).

Este comportamento demonstra que os indivíduos na Campinarana estão provavelmente lidando com situações mais frequentes de fotoinibição. Adicionalmente, nestas situações de alta irradiância, as folhas tendem a absorver mais luz, comparando com que é utilizada pela fotossíntese, levando a uma situação em que o aparato fotossintético não pode

sustentar o fotodano, e conseqüentemente perda na produtividade da fotossíntese (Hikosaka *et al.* 2004; Loreto *et al.* 2004).

À primeira vista, o fenômeno de dissipação por calor ou fluorescência pode ser avaliado como boa alternativa para evitar as situações de fotodano, indicando melhor aclimação das plantas em situações de alta irradiância e, por conseguinte, um melhor desempenho. No entanto, considerando os possíveis destinos da energia incidente pelo fotossistema, dissipação térmica, fluorescência e transferência para os centros de reação, percebe-se que uma maior habilidade na transferência de energia para os centros de reação convergem em uma menor dissipação de energia por calor e/ou fluorescência, refletindo em maior ganho energético, que em última instância quase sempre resulta em maior acúmulo de biomassa.

No presente estudo, verificou-se que apesar dos indivíduos localizados na Campinarana apresentarem maior transferência de elétrons por centro de reação ( $TR_0/RC$ ), estes indivíduos apresentam diminuição de mesma proporção da probabilidade de transferência desta excitação mover um elétron além da quinona A ( $Q_A^-$ ), revelando baixa capacidade de processamento da quantidade de energia recebida no centro de reação.

Nos últimos anos, alguns trabalhos tem associado a inativação de centros de reação a susceptibilidade à fotoinibição (De Ronde *et al.* 2004, Gonçalves *et al.* 2007, Thach *et al.* 2007, Greer, 1998). Destaca-se, portanto, que esta relação pode ser estabelecida quando ocorre indução de estresse pelo excesso de luz, principalmente em espécies não aclimatadas ou adaptadas a ambientes de alta irradiância. Portanto, em *A. heterophylla*, que é uma planta adaptada as condições de alta irradiância, a inativação dos centros de reação pode não ser um indicativo de fotoinibição, sendo mais expressivo, o parâmetro relacionado ao processamento direto deste excesso de energia incidente, como discutido anteriormente.

Por se tratar da mesma espécie e condições de irradiância similares (deve-se considerar nas Campinas a reflectância da areia branca exposta) em seu dossel, o comportamento quanto ao processamento de luz pelo FSII pode ser melhor explicado pela influência de outros fatores abióticos, e não necessariamente a luz.

Nossa hipótese sugere que a água (neste caso, sua baixa disponibilidade) estaria modulando os resultados de forma geral, convergindo para menores índices de  $PI_{ABS}$  na CR. Na FO o cenário microclimático demonstra-se mais favorável à disponibilidade hídrica, dentre vários fatores, podemos citar a menor incidência de luz no interior da vegetação, maior

quantidade de matéria orgânica no solo, maior umidade relativa do ar, que reflete em um  $PI_{ABS}$  maior que na CR. NA CP, apesar das temperaturas serem mais altas, o solo exposto, menor umidade, o resultado do PI foi próximo ao encontrado na FO e melhor para os indivíduos distribuídos neste ambiente comparando com a CR.

Contribuindo para a hipótese de a água ter sido o fator que mais influenciou nestas respostas, sabe-se que neste ambiente o lençol freático é mais superficial do que na CR (nível de 1 a 2 metros de profundidade na CP e 4 à 7 metros de profundidade na CR), aumentando a disponibilidade deste recurso para a CP (Ferreira, 1997).

Neste sentido, os indivíduos de CR estão potencialmente mais sujeitos ao estresse hídrico, de forma que nestas áreas, que, além da maior profundidade do lençol freático, pode-se observar maior irradiância chegando ao solo, considerando que é característico dessa formação vegetacional a presença do dossel menos denso e mais baixo quando comparado com a FO, contribuindo para uma menor umidade do mesmo. Além disso, o solo na qual essa vegetação cresce é também arenoso, apresentando baixa capacidade de campo, refletindo na dependência da flutuação do lençol freático ou chuva para a disponibilidade hídrica (Luizão, 1995).

Quando compara-as os resultados a de espécies adaptadas a condições extremas de seca e alta irradiância, como espécies de deserto, os parâmetros apresentam um comportamento similar, não de mesma magnitude, mas reforça o indicativo da água ser o fator que mais influencia no índice de performance do FSII para a *A. heterophylla* neste gradiente vegetacional.

As diferenças encontradas no  $PI_{ABS}$  não apresentaram relação direta com os resultados de encontrados de assimilação de carbono ( $P_{nmax}$ ), observado na Figura 5 e na Tabela 3, que não apresentaram diferenças ( $P < 0,05$ ) para estes resultados.

Apesar das análises estatísticas não terem apresentado diferenças, a pequena variação na média de  $\phi_{2000}$  que indica a capacidade de utilizar a irradiância nos processos de assimilação de carbono, foram sensivelmente menores para os indivíduos de CR.

Para a condutância estomática verificou-se resultado similar a outros estudos com espécies tropicais crescendo sob alta irradiância (Kumar *et al.* 2007; Feng *et al.* 2008; Portes *et al.* 2008). Apesar de, principalmente, CP e CR estarem potencialmente mais vulneráveis a limitação hídrica e os resultados da condutância estomática não terem variado entre as formações, Panković *et al.* (1999) demonstraram que em situações em que a limitação hídrica

diminui as taxas fotossintéticas, este déficit hídrico não necessariamente converge para a limitação estomática, e que, nestes casos, quando a limitação estomática não é sensível a limitação hídrica, as respostas podem ser atribuídas à redução da regeneração da RiBP, reduzida quantidade funcional da ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase, entre outras respostas metabólicas.

No entanto, deve-se destacar que a resposta da fotossíntese à irradiância dos indivíduos na CR apresentou um alto desvio padrão (Figura 5), que permite distinta interpretação, ou que as amostras daquela área apresentam alta variabilidade de resposta, ou que os indivíduos daquela área estão mais sensíveis às variações microclimáticas. A segunda hipótese é mais factível sabendo que a CR é um ambiente de transição entre a CP e a FO, e que observa-se maior flutuação destas variáveis e de recursos. Estes ambientes menos constantes levam as plantas a terem uma resposta metabólica também menos estável, como demonstrado por Portes *et al.* (2008).

Em relação à transpiração, os resultados podem evidenciar uma tentativa de proteger o FSII dos danos causados pelo excesso da luz, como demonstrado por trabalhos realizados em ambientes de alta altitude em que as plantas apresentam altas taxas de transpiração (Kumar *et al.* 2007). O gradiente estudado também apresenta altas irradiâncias e altos valores de transpiração. Neste sentido, apesar de não ter sido evidenciado diferenças significativas, percebe-se que os indivíduos localizadas na CR apresentam a maior média, o que pode ser traduzido no ambiente em que estão mais vulneráveis, indo ao encontro dos resultados obtidos no  $PI_{ABS}$  por meio da fluorescência da clorofila *a*.

Dentre as variáveis que apresentaram diferenças, sem dúvida, a respiração no escuro a 31°C ( $R_{d31}$ ) foi a que apresentou maior variação entre as formações. Desse modo, esta variável possivelmente revela indícios que permitem entender as diferenças morfológicas, principalmente quanto a estatura, que esta espécie apresenta ao longo do gradiente.

Neste sentido, indivíduos que apresentam uma maior  $R_d$  pode-se ser indício que apresentem taxas metabólicas mais altas, e que estas são influenciadas pelo aumento da irradiância (Ramos & Grace, 1990; Fredeen & Field; 1991; Han *et al.* 1999).

A influência da irradiância na  $R_d$ , foi também observada por Gonçalves *et al.* (2005), onde indivíduos de pau-roda (*Aniba rosaedora*) apresentaram aumento das taxas de  $R_d$  em resposta aos tratamentos de aumento da irradiância incidente.



O aumento das taxas metabólicas pode implicar em menor ganho de biomassa, portanto, espécies que crescem em ambientes de baixa irradiância, como no sub dossel das florestas, por exemplo, onde as plantas apresentam baixo ganho de carbono (Chazdon *et al.* 1996; Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996) elas precisam minimizar a perda de carbono, principalmente, pela redução da respiração, para um balanço positivo de carbono e incremento de biomassa que permita investir em crescimento, tendo como consequência o aumento das possibilidades de sobrevivência (Givnish, 1988).

Estudos comparando tipos vegetacionais contrastantes na África revelaram que espécies de floresta tropical apresentaram  $R_d$  menor que espécies crescendo em uma formação vegetacional conhecida como “moitas de tigre” ou “vegetação em arcos” (formação vegetacional em que encontra-se solo exposto entre as estreitas áreas vegetadas, similar ao padrão de cor observada nos tigres) (Neir *et al.* 2007).

Contudo, pode-se inferir que dentre os fatores que poderiam influenciar a variação morfológica dos indivíduos de *A. heterophylla* quanto a sua estrutura, mais baixa e ramificada na Campina, um pouco mais alta e menos ramificada na Campinarana e alta e com poucas ramificações na floresta ombrófila, a  $R_d$  se destaca de forma que aqueles indivíduos que apresentam menores taxas respiratórias teriam potencialmente mais chances de sobrevivência na formação de floresta ombrófila.

Com relação a disponibilidade de água, estudos sobre o comportamento metabólico de *Populus przewalski* entre situação de estresse hídrico e bem hidratado, concluíram que o aumento na respiração foi o fator que determinou a redução do crescimento desta espécie (Yin *et al.* 2006).

No presente estudo, observa-se também que em resposta a respiração, a irradiância de compensação ( $I_c$ ), foi menor para FO, intermediário para CR e maior para CP (Tabela 3).

Outra característica importante de aclimação, tolerância a alta irradiação, pode-se observar que, conforme predizemos, foi maior para os indivíduos de CP, seguido pelos indivíduos de CR e FO respectivamente. Ou seja, uma maior quantidade de luz foi necessária para saturar o metabolismo fotossintético ( $I_s$ ) dos indivíduos de CR comparando com as outras formações.

## 6. CONCLUSÕES

---

Os indivíduos de *A. heterophylla* localizados ao longo da Campinarana estão mais vulneráveis às flutuações microclimáticas, observado principalmente pelo índice de desempenho ( $PI_{ABS}$ ) obtido por meio da fluorescência da clorofila *a*, que demonstra menor capacidade de processamento da energia incidente.

Os indivíduos localizados ao longo da Campina apresentam alta capacidade de aclimação às altas irradiâncias e temperatura apresentando possibilidades de maior sucesso de sobrevivência frente às possíveis previsões de mudanças climáticas para a Amazônia.

As diferenças morfológicas observadas entre as árvores de *A. heterophylla* nas diferentes formações, principalmente quanto à estatura, pode ser resultado das taxas respiratórias, que são maiores para CP, e implicam em um menor acúmulo de biomassa, e inversamente este raciocínio serve para FO, que resulta maior acúmulo de biomassa.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

- Adams III W W, Demmig-Adams B. 2004. Chlorophyll fluorescence as a tool to monitor plant response to the environment. In: Papageogiou G; Govindjee (eds) Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis. *Advances in photosynthesis and respiration*, vol 19. Springer, Dordrecht, pp 583-604.
- Appenroth K.J; Stockel J; Srivastava A; Strasser R.J. 2001. Multiple effects of chromate on the photosynthetic apparatus of *Spiriodela polyrhiza* as probed by OJIP chlorophyll a fluorescence measurements. *Environment Pollution* 115:49-64
- Araus J.L. & Hogan K.P. (1994) Leaf structure and patterns of photoinhibition in two neotropical palms in clearings and forest understory during the dry season. *American Journal of Botany* 81, 726–738
- Barth, C.; Krause, G. H.; Winter, K. 2001. Responses of photosystem I compared with photosystem II to high-light stress in tropical shade and sun leaves. *Plant, Cell and Environment*. 24, 163:176.
- Bazzaz, F. A.; Carlson, R. W. 1982. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia* 54:313-316
- Björkman O, Demmig-Adams B. 1987. Photon yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170:489-504.
- Boardman, N K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*, California, 28, 355:377
- Bungard, R. A.; Press M. B.; Sholes, J. D. 2000. The influence of nitrogen on rain forest dipterocarp seedlings exposed to a large increase in irradiance. *Plant, Cell and Environment* 23 1183:1194

- Cavalin, P. O. & Mattos, E. A. 2007. Spatio-temporal variation of photosynthetic pigments in the CAM tree *Clusia hilariana* Schlechtendal associated with dry spells during the rainy season in southeastern Brazil. *Trees*. 21 671:675.
- Chazdon, R. L.; Pearcy, R. W.; Lee, D. W.; Fetcher, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: Mulkey, S. S.; Chazdon, R. L.; Smith, A. P. (ed): *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Pp 5-55. Chapman & Hall, New York.
- Clark AJ, Landolt W, Bucher JB, Strasser RJ. 2000. Beech (*Fagus sylvatica*) response to ozone exposure assessed with a chlorophyll a fluorescence performance index. *Environmental Pollution*. 109:501-507.
- De Ronde, J. A; Cress, W. A; Krüger, G.H.J; Strasser, R.J; Van Staden, J. 2004. Photosynthetic response of transgenic soybean plants, containing na *Arabidopsis* P5CR gene, during heat and drought stress. *Journal of Plant Physiology*. 161, 1211-1224.
- Eichelmann, H.; Oja, V.; Rasulov, B.; Padu, E.; Bichele, I.; Pettai, H.; Mänd, P.; Kull, O.; Laisk, A. 2005. Adjustment of leaf photosynthesis to shade in a natural canopy: reallocation of nitrogen. *Plant, cell and Environment*. 28, 389:401
- Falesi, L. C.; Souza Cruz, E.; Pereira, F. A. 1971. Solos do distrito agropecuário da SUFRAMA, (Km 30 – Km 79. Rod Br. 174), Manaus. *Instituto de Pesquisa de Experimentação Agropecuária da Amazônia Ocidental*. Série Solo, vol. 1, n. 1, p. 1-99.
- Feng, Y.; Fu, G.; Zheng, Y. 2008. Specific leaf area relates to the differences in leaf construction cost, photosynthesis, nitrogen allocation, and use efficiencies between invasive and noninvasive alien congeners. *Planta*. 228:383-390.
- Ferreira, C. A. 1997. *Variação florística e fisionômica da vegetação de transição Campina, Campinarana e Floresta de terra firme na Amazônia Central, Manaus (AM)*. Dissertação de mestrado. Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife. 112 p.

- Figueroa, S. N.; Nobre, C. A. 1990. Precipitation distribution over Central and Western tropical South America. *Climanálise*, São José dos Campos, v. 5, n.6 p. 36-44
- Filella I, Llusia J, Pinol J, Penuelas J. 1998. Leaf gas exchange and fluorescence of phyllirea latifolia, Pistacia lentiscus and Quercus ilex saplings in severe drought and high temperature conditions. *Environment and Experimental Botany*. 39:213-220.
- Force L; Critchley C; Van Resen JJS. 2003. New fluorescence parameters for monitoring photosynthesis in plants: 1. The effect of illumination on the fluorescence parameters of the JIP-test. *Photosynthesis Research*. 78:17-33.
- Fredeen, A. L.; Field, C. B. 1991. Leaf respiration in *Piper* species native to a Mexican rainforest. *Physiologia Plantarum*. 82: 85-92.
- Givnish, T. J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*. 15: 63-92.
- Gonçalves J F C, Marengo, R A, Vieira, G. 2001. Concentration of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence of mahogany and tonka bean under two light environments. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*. 13 (2) 149:157
- Gonçalves, J. F. C.; Barreto, D. C. de S.; Santos-Junior, U. M. dos; Fernandes, A. V.; Sampaio, P. T. B.; Buckeridge, M. S. 2005. Growth, photosynthesis and stress indicators in young rosewood plants (*Aniba rosaeodora* Ducke) under different light intensities. *Brazilian Journal of Plant Physiology*. 17 (3): 325:334.
- Gonçalves, J. F. C; Santos Jr, U. M; Nina Jr, A. R; Chevreuil, L. R. 2007. Energetic flux and performance index in copaiba (*copaifera multijuga* Hyne) and mahogany (*Swietenia macrophylla* King) seedlings grown under two irradiance environments. *Brazilian Journal of Plant Physiology*. 19 (3) 171-184.
- Greer DH. 1998. Photoinhibition of photosynthesis in dwarf bean (*Phaseolus vulgaris* L) leaves: effect of sink-limitations induced by changes in daily photon receipt. *Planta*. 205:198-96.

- Han, Q.; Yamaguchi, E.; Odaka, N.; Kakubari, Y. 1999. Photosynthetic induction responses to variable light under field conditions in three species grown in the gap and understorey of a *Fagus crenata* forest. *Tree Physiology*. 19:625-634.
- Hendry, G. A. F.; Price, A. H. 1993. Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. In: Hendry, G.A.F.; Grime, J.P. (eds), *Methods in Comparative Plant Ecology*, Chapman Hall, London, p. 148-152.
- Hermans C, Smeyers M, Rodriguez RM, Eylettrs M, Strasser R, Dehaye JP. 2003. Quality assessment of urban's trees: a comparative study of physiological characterization, airborne imaging and on site fluorescence monitoring by the OJIP test. *Journal of Plant Physiology* 160:81-90.
- Hikosaka K, Kato M C, Hirose T. 2004. Photosynthetic rates and partitioning of absorbed light energy in photoinhibited leaves. *Physiologia Plantarum* 121:699-708
- Hirose, T. 1987. A vegetative plant growth model: adaptative significance of phenotypic plasticity in dry matter partitioning. *Functional Ecology* 1:1950-202
- Hölscher, D. 2004. Leaf traits and photosynthetic parameters of saplings and adult trees of co-existing species in a temperate broad-leaved forest. *Basic Applied Ecology*. 5 163:172
- Iqbal, R.M., Rao, Aur.-R., Rasul, E., Wahid, A., 1997. Mathematical models and response functions in photosynthesis: an exponential model. In: Pessaraki, M. (Ed.), *Handbook of photosynthesis*. Marcel Dekker Inc., New York, U.S.A., pp. 803–810.
- Kitajima, K; Hogan, K. P. 2003. Increase of chlorophyll a/b ratios during acclimation of tropical wood seedlings to nitrogen limitation and high light. *Plant, cell and Environment*. 26 857:865
- Krause, G. H.; Schmude, C.; Garden, H.; Koroleva, Y. O.; Winter, K. 1999. Effects of solar Ultraviolet Radiation on the potencial efficiency of photosystem II in leaves of tropical plants. *Plant Physiology*. 122 1349:1358.
- Krüger G. H.J; Tsimilli-Michel M; Strasser R J. 1997. Light stress provokes plastic and elastic modifications in structure and fuctions of photosystem II in camellia leaves. *Physiologia Plantarum*. 101:265-277.

- Kumar, N; Kumar, S; Ahuja, P, S. 2007. Different photosynthetic responses of wild and cultivated plants to high irradiance. *Photosynthetica*. 45 (1) 70-74
- Leakey, A. D. B; Press, M. C.; Scholes, J. D. 2003. High-temperature inhibition of photosynthesis is greater under sunflecks than uniform irradiance in a tropical rain forest tree seedling. *Plant Cell and Environment* 26(10): 1681-1690.
- Lichtenthaler, H. K.; Ač, A.; Marek, M. V., Kalina, J; Urban, O. 2007. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. *Plant Physiology and Biochemistry*. 45, 577:588.
- Lichtenthaler, H.K.; Wellburn, A.R. 1983. Determination of total carotenoids and chlorophyll *a* and *b* of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Societ Transactions*, p. 591-603.
- Loreto F. Baker NR, Ort DR. 2004. Environmental constraints: chloroplast to leaf. In: Smith WK, Voelmann TC, Critchley C (eds) *Photosynthetic adaptation*. Ecological studies, vol 178. Springer, New York, pp 231-261.
- Lortie, C. J.; Aarssen, L. W. 1996. The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *International Journal of plants Sciences* 157:484-487.
- Lovelock C.E., Jebb M. & Osmond C.B. (1994) Photoinhibition and recovery in tropical plant species: response to disturbance. *Oecologia* 97, 297–307.
- Luizão, F. J. 1995. *Ecological Studies in Three Contrasting Vegetation Types in Central Amazonia*. Tese de Doutorado. University Of Stirling, US, Grã-Bretanha. 288p.
- Maxwell, K. & Johnson, G. N. 2000. Chorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany*. 51 656:668
- Mulkey S.S. & Pearcy R.W. (1992) Interactions between acclimation and photoinhibition of photosynthesis of a tropical forest understory herb, *Alocasia macrorrhiza*, during simulated canopy gap formation. *Functional Ecology* 6, 719–729.
- Neir, P.; Levy, P. E.; Grace, J.; Paul G. J. 2007. Photosynthetic parameters from two contrasting woody vegetation types in West Africa. *Plant Ecology*. 192:277-287.

- Nishio, J.N., 2000 Why are higher plants green? Evolution of the higher plant photosynthetic pigment complement. *Plant Cell Environ.* 23, 539-548.
- Panković, D.; Sakač, A.; Kevrešan, S.; Plesničar, M. 1999. Acclimation to long-term water deficit in the leaves of two sunflower hybrids: photosynthesis, electron transport and carbon metabolism. *Journal of experimental botany.* 50: 127-138.
- Pigliucci, M.. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology and Evolution.* vol. 20, n. 9, 481-486 p.
- Poorter, L. 2001. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology* 15:113-123
- Portes, M. T.; Alves, T. H.; Souza, G. M. 2008. Time-course of photosynthetic induction in four tropical woody species grown in contrasting irradiance habitats. *Photosynthetica.* 46(3) 431:440.
- Ramos, J.; Grace, J. 1990. The effects of shade on the gas exchange of seedlings of four tropical trees from Mexico. *Functional Ecology.* 4:667-677.
- Richards A, Shapcott A, Playford J, Morrison B, Critchley C, Schimidt S. 2003. Physiological profiles of restricted endemic plants and their widespread congeners in the North Queensland wet tropics Australia. *Biology Conservation* 111:41-52
- Santos Junior, U. M.; Gonçalves, J. F. de C.; Feldpausch, T. R. 2006. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in central Amazonia. *Forest, Ecology and Management.* 226:299-309
- Sironval, C, Strasser, R.J., Brouers, M., 1981. Equivalence entre la theorie des flux et la theorie des relations entre proportions de pigments pour la description de la repartition de lenergie lumineuse absorbee par les membranas photoactives. *Bull. Acad. R. Belg.* 67, 248-59.



- Srivastava ,A., Strasser, R.J., Govindjee, 1999. Greening of peas: parallel measurements of 77 K emission spectra, OJIP chlorophyll *a* fluorescence transient, period four oscillation of the initial fluorescence level, delayed light emission, and P700. *Photosynthetica* 37,365-92.
- Strasser, R.J., Srivastava, A., Tsimilli-Michael, M., 2000. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. In: Yunus, M., Pathre, U., Mohanty, P., (Eds), *Probing photosynthesis: mechanisms, regulation and adaptation*. London: Publishers Taylor and Francis; pp. 445-483.
- Strasser, R.J.; Srivastava, A., Tsimilli-Michael, M., 2004. Analysis of the chlorophyll *a* fluorescene transient. In Papageorgiou, G.C., Govindjee (Eds.), *Photosynthesis and Respiration*, Vol. 19. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 321-362.
- Strauss AJ, Krüger GHJ, Strasser RJ, Van Heerden PDR. 2006. Ranking of dark chilling tolerance in soybean genotypes probed by the chlorophyll *a* fluorescence transient O-J-I-P. *Environment and Experimental Botany*. 56:147-157.
- Strauss-DeBenedetti, S.; Bazzaz, F. A. 1996. Photosynthetic characteristics of tropical tress along successional gradients. In: Mulkey, S. S.; Chazdon, R. L.; Smith, A. P. (ed): *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Pp 5-55. Chapman & Hall, New York.
- Swaine, M. D. & Whitmore, T. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81-86.
- Thach, B. L; Shapcott, A; Schmidt, S; Critchley, C. 2007. The OJIP fast fluorescence rise characterizes Graptophyllum species and their stress response. *Photosynthesis Research*. 94:423-436.
- Tausz, M.; González-Rodríguez, A. M.; Wonisch, A.; Peters, J.; Grill, D.; Morales, D.; Jiménez. 2004. Photostress, photoprotection, and water soluble antioxidants in the canopies of Five Canarian laurel Forest tree species during a diurnal course. *Flora*. 199:110-119.
- Terashima I. & Hikosaka K. 1995. Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*. 18 1111:1128

- Thayer, S. S.; Björkman, O. 1990. Leaf xanthophyll content and composition in sun and shade leaves. *Photosynthesis Research*. 23, 331:343.
- Whitemore, T. C. 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. *The Ecology of Tropical Forest Tree Seedling*. Ed M. D. Swaine. Vol 17. Parthenon, Paris. 3-39 pp.
- Yin, C. Y.; Berninger, F., Li, C. Y. 2006. Photosynthetic responses of *Populus przewalski* subjected to drought stress. *Photosynthetica*. 44(1) 62-68.

## APÊNDICE 1

	Fórmulas	Definições
<i>Parâmetros de fluorescência</i>		
$F_0 = F_{50\mu s}$ (O)		Fluorescência em 50 $\mu s$
$F_J = F_{2ms}$ (J)		Fluorescência em 2 ms
$F_I = F_{30ms}$ (I)		Fluorescência em 30 ms
$PA = F_M$ (P)		Fluorescência máxima
$F_{100\mu s}$		Fluorescência em 100 $\mu s$
$F_{300\mu s}$		Fluorescência em 300 $\mu s$
$T_{Fmax}$		Tempo para alcançar $F_M$ (ms)
<i>Parâmetros calculados</i>		
$F_v$	$= (F_M - F_{50\mu s})$	Fluorescência variável
$V_K$	$= (F_{300\mu s} - F_{50\mu s}) / (F_M - F_{50\mu s})$	Fluorescência variável relativa a 300 $\mu s$
$V_J$	$= (F_{2ms} - F_{50\mu s}) / (F_M - F_{50\mu s})$	Fluorescência variável relativa a 2 ms
$V_I$	$= (F_{30ms} - F_{50\mu s}) / (F_M - F_{50\mu s})$	Fluorescência variável relativa a 30 ms
OEC	$= 1 - (V_K / V_J)$	Complexo de evolução do oxigênio
$M_0$	$= [4 \cdot (F_{300\mu s} - F_{50\mu s}) / (F_M - F_{50\mu s})]$	Taxa líquida de PSII fechados
$S_M$	$= (area / F_v)$	Área normalizada
$N$	$= S_M \cdot M_0 \cdot (1 / V_J)$	Número de retornos da $Q_A$
<i>Fluxos específicos (RC)</i>		
ABS/RC	$= [(TR_0/RC) / (TR_0/ABS)]$	Tamanho efetivo do complexo antena por RC ativo
$TR_0/RC$	$= (M_0 / V_J)$	Máxima captura por RC
$DI_0/RC$	$= [(ABS/RC) - (TR_0/RC)]$	Dissipação do RC ativo
$ET_0/RC$	$= [(TR_0/RC) (ET_0 / TR_0)]$	Taxa de transporte de elétrons por RC
<i>Fluxos fenomenológicos (CS)</i>		
ABS/CS	Proporcional a $F_0$	Número de fótons absorvidos por CS
$TR_0/CS$	$= (ABS/CS) (TR_0/ABS)$	Energia capturada por CS
$DI_0/CS$	$= (ABS/CS) - (TR_0/CS)$	Energia dissipada por CS
$ET_0/CS$	$= (ET_0/RC) (RC/CS)$	Transporte de elétrons por CS
RC/CS	$= (ABS/CS) (RC/ABS)$	Densidade de centros de reação por CS
<i>Rendimentos</i>		
$\phi_{P_0}$ ( $TR_0/ABS$ )	$= F_v / F_m = 1 - (F_{50\mu s} / F_M)$	Eficiência quântica máxima do fotossistema II
$\phi_{D_0}$ ( $DI_0/ABS$ )	$= DI_0/ABS = 1 - \phi_{P_0} = (F_{50\mu s} / F_M)$	Eficiência quântica máxima de de-excitação não fotoquímica
$\Psi_0$ ( $ET_0/TR_0$ )	$= 1 - V_J$	Probabilidade da energia de excitação capturada pelo RC II mover um elétron após a $Q_A^-$
$\phi_{E_0}$ ( $ET_0/ABS$ )	$= \phi_{P_0} \cdot \Psi_0 = [1 - (F_{50\mu s} / F_M)] (1 - V_J)$	Probabilidade de um fóton absorvido mover um elétron após a $Q_A^-$
<i>Índice de vitalidade</i>		
$PI_{ABS}$	$= (RC/ABS)[\phi_{P_0}/(1 - \phi_{P_0})][\Psi_0/(1 - \Psi_0)]$	Índice de desempenho

## **Capítulo II: Relações hídricas e aspectos morfo-funcionais na utilização da água por *Aldina heterophylla* no gradiente vegetacional Campina, Campinarana e Floresta Ombrófila na Amazônia Central**

### **1. INTRODUÇÃO**

---

Atualmente a comunidade científica que monitora os impactos ambientais causados pelo desmatamento, queimadas e degradação dos solos têm dedicado maior atenção à fisiologia das árvores. O fato é que modificações no cenário florestal repercutem diretamente em mudanças dos fatores primários como luz, água e nutrientes que tem como consequência, alterações dos padrões fisiológicos das plantas (Mulkey *et al.* 1996).

No caso da disponibilidade hídrica, além das potenciais perdas de vapor de água para atmosfera, como consequência da exposição do solo a altas irradiâncias como ocorre em regiões tropicais, deve-se ressaltar que a Amazônia central está sob o domínio da célula de Hadley que impõe um período característico de baixa precipitação na região (Fisch *et al.* 1998). Portanto, estudos que busquem monitorar e caracterizar os efeitos da diferença do potencial hídrico foliar na fisiologia vegetal podem contribuir para estabelecer padrões de respostas das plantas nos seus ambientes naturais e também prever o uso dos recursos florestais em planos de manejo.

Pesquisas sobre deficiência hídrica têm sido feitas de maneira bastante intensa em culturas agrônômicas (Wang *et al.* 2007). Porém, estudos mais direcionados para espécies florestais em condições de campo são menos frequentes.

Independente da espécie avaliada, no contexto do déficit hídrico, as respostas das plantas à quantidade de água no meio, quase sempre está relacionada ao seu potencial hídrico foliar.

Assim, é a partir dos estômatos que a planta controla a entrada de CO<sub>2</sub> e saída de vapor de água, habilidade esta que influenciará sua performance, já que nas regiões tropicais para a fixação de carbono se faz necessário a saída de vapor de água, ou seja, a transpiração.

A transpiração é requerida para absorção de nutrientes, pelo *continuun* hídrico que se forma, solo-planta-atmosfera, bem como para a manutenção da temperatura foliar (Wang *et al.* 2007).

No entanto, a transpiração excessiva e conseqüentemente, a perda de água, levará ao fechamento dos estômatos, impedindo assim a entrada de CO<sub>2</sub> e a realização da fotossíntese (Farquhar & Sharkey, 1982).

Porém, as plantas desenvolveram através de sua evolução, sofisticadas estratégias e mecanismos a fim de regular estes processos antagônicos entre fotossíntese e transpiração (Wang *et al.* 2007). Esta regulação envolve tanto aspectos fisiológicos, quanto morfo-anatômicos, podendo destacar neste aspecto a densidade estomática, o índice estomático e o tamanho das células-guarda (Gonçalves *et al.* 2006; MacRobbie, 2006).

A densidade estomática e o movimento estomático apresentam grande efeito na fotossíntese e transpiração (Brodribb & Holbrook 2005).

Efetivamente a densidade estomática interfere de maneira direta no índice estomático, ou seja, a proporção de células estomáticas em função das células epidérmicas. Por sua vez, o movimento estomático, compõe um parâmetro importante que é a condutância estomática, que representa a habilidade da abertura do poro estomático, com isso, das trocas gasosas entre água e CO<sub>2</sub> realizadas pelas folhas através dos estômatos (Hetherington & Woodward, 2003; Buckley, 2005).

Desse modo, a elevação do índice estomático e condutância estomática aumentarão significativamente as taxas de fotossíntese. Mas, por outro lado, as taxas de transpiração também tendem a aumentar. Em plantas onde verifica-se alto índice estomático, tende-se a encontrar células-guarda pequenas e conseqüentemente maiores valores de condutância estomática (Beerling & Woodward, 1997).

O melhor ajuste entre fotossíntese e transpiração consiste em maximizar a entrada de CO<sub>2</sub> e minimizar a perda de água, atingindo a máxima eficiência no uso da água (EUA).

Uma alta eficiência no uso da água é uma característica vantajosa para colonização de ambientes onde a disponibilidade hídrica para a planta é menor ou até mesmo com alta incidência luminosa, como encontrado em ambientes xéricos (Enmerich, 2007).

Neste sentido, observa-se que as características anatômico-funcionais do aparato estomático, são características plásticas das plantas, que podem exibir diferenciações em função do ambiente em que a planta se desenvolve, destacando a luz, CO<sub>2</sub> atmosférico e

disponibilidade hídrica, alguns dos principais fatores que alteram estas características (Pandey *et al.* 2007).

Entretanto, mesmo com aclimações morfo-funcionais, as plantas podem estar sujeitas a situações de estresse. Situações onde não se tem disponível água suficiente para re-hidratação celular, com o déficit hídrico, a primeira resposta da planta será o fechamento estomático por meio da sinalização feita pelo ácido abscísico produzido na raiz, como resposta ao déficit encontrado no solo. Tal resposta se dá antes mesmo da diminuição efetiva da turgescência (Bray, 1997; Zhang *et al.* 2005).

Com a diminuição das trocas gasosas pelo fechamento estomático, a incorporação de carbono tende a ser menor, podendo relacionar a deficiência hídrica com a limitação no crescimento (Wang *et al.* 2007).

Nas condições de baixa disponibilidade hídrica, as plantas induzem um ajustamento osmorregulatório na tentativa de não diminuir a turgescência celular, sintetizando compostos nitrogenados e promovendo a conversão do amido em carboidratos osmoticamente ativos, permitindo assim a continuidade e garantindo a estabilização dos processos metabólicos (Nogueira *et al.* 2001).

Estes ajustes osmorregulatórios são encontrados até mesmo em situações onde a disponibilidade hídrica é abundante, porém a irradiância é intensa, como encontrado na Amazônia (Lima, 2006).

Nestas situações, o potencial hídrico foliar ( $\Psi_w$ ) sofre drástica variação ao longo do dia, encontrando diferenças em números absolutos maiores que 2,0 MPa entre o  $\Psi_w$  antes de iniciar a fixação de carbono com o  $\Psi_w$  ao meio-dia, momento de maior déficit hídrico, refletindo na perda de vapor de água para entrada de CO<sub>2</sub>, requerido para a fotossíntese (Silva, 2005).

Outra característica importante para o sucesso de colonização das plantas em ambientes de baixa disponibilidade hídrica é o quão rápido estas conseguem recuperar o *status* hídrico, diminuído tão drasticamente ao meio-dia. Sabe-se, portanto, que plantas que apresentam maior recuperação hídrica estariam melhores aclimatadas àqueles ambientes.

Portanto, considerando as diferenças morfo-anatômicas das folhas de *A. heterophylla* nas diferentes formações, (Floresta Ombrófila, Campianarana e Campina) espera-se que as análises relacionadas ao grau de hidratação foliar possam esclarecer os mecanismos de aclimação que esta espécie desenvolveu para exibir amplo espectro de ocupação de área.

Assim, o objetivo geral deste trabalho foi investigar a variação do *status* hídrico foliar ao longo do dia em *A. heterophylla* crescendo em diferentes formações florestais da Amazônia Central.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

---

### 2.1 Local de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Biológica de Campina do INPA, localizada no km 42 da rodovia BR-174, Manaus - Boa Vista (2° 34'S; 60° 02'W). Nesta área encontramos um gradiente vegetacional composto por vegetação de Campina, Campinarana, e Floresta Ombrófila. Neste gradiente foram selecionados dez indivíduos em cada formação, onde foram realizadas todas as medições deste trabalho.

O Clima da reserva, segundo classificação de Köppen, caracteriza-se como Ami, do tipo tropical chuvoso, com precipitações médias de 2.800 mm.

O solo nesta região apresenta variações, sendo solos de areia branca (Espodosolos), encontrados basicamente nas Campinas (98% de sua composição) e Campinaranas (96% de sua composição), e Argissolos (Falesi *et al.* 1971; Luizão, 1995).

A formação é de sedimentos terciários, pertencentes à formação de Alter do Chão, do grupo Barreiras (Luizão, 1995).

### 2.2 Relações hídricas

Para a verificação do estado hídrico da planta, foi determinado o potencial hídrico foliar ( $\Psi_w$ ) nos indivíduos de *A. heterophylla* utilizando-se uma bomba de pressão (Scholander *et al.* 1965). Em cada um dos dez indivíduos selecionados para cada formação vegetacional, cinco folhas completamente expandidas exibindo bom estado fitossanitário foram amostradas e acondicionadas na bomba de pressão tipo Scholander, onde foi aplicada pressão até ocorrer a exsudação pelo pecíolo da folha – neste momento foi feita a leitura da pressão aplicada conforme metodologia descrita por Turner (1981). Todas as medidas foram realizadas no período ante-manhã (entre 4:30h e 5:30h), meio dia (entre 11:30 e 12:30h) e tarde (entre 15:30 e 16:30h).



### 2.3 Eficiência na utilização da água e eficiência intrínseca de utilização da água

A eficiência na utilização da água (EUA) e a eficiência intrínseca da utilização da água (EIUA) foram determinadas com auxílio de um analisador de gás por infravermelho (IRGA) portátil, de sistema aberto, modelo LI-6400 (LI-COR Biosciences, Lincoln, NE, USA), conforme descrito no capítulo anterior.

Os dados da resposta da EUA e EIUA em função da irradiância foram obtidos a partir de 11 níveis diferentes, (DFFA: 0, 25, 50, 75, 100, 250, 500, 750, 1000, 1500, 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) em ordem decrescente. O IRGA LI-6400 foi ajustado para trabalhar com fluxo de 400  $\mu\text{mol s}^{-1}$ , com câmara foliar ajustada para concentração de  $\text{CO}_2$ , temperatura e vapor de  $\text{H}_2\text{O}$  em torno de  $380 \pm 10 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ,  $31 \pm 1^\circ\text{C}$  e  $21 \pm 1 \text{ mmol mol}^{-1}$ , respectivamente. Antes das determinações das trocas gasosas as folhas foram submetidas à irradiância de 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  durante um período de 5 a 10 min para aclimatação da folha a câmara de medição e somente depois de estabilizadas nas novas condições é que as medições foram realizadas.

As respostas fotossintéticas à luz foram ajustadas ao modelo da curva exponencial, que foi detalhado no capítulo anterior, e com estes valores ajustados foram calculadas a eficiência do uso da água (EUA) e a eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) por meio das razões:

$$\text{EUA} (\text{mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}) = \text{fotossíntese} / \text{transpiração}$$

$$\text{EIUA} (\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}) = \text{fotossíntese} / \text{condutância estomática.}$$

As curvas de resposta da EUA à irradiância foram ajustadas por meio da equação não linear conforme Santos Junior (2003), a saber:

$$\text{EUA} = a + b \exp\{-0.5[\ln(I/c)/d]^2\}$$

Considerando  $I$  igual a intensidade luminosa em  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , e  $a$ ,  $b$ ,  $c$  e  $d$  as constantes da equação. A eficiência no uso da água máxima ( $\text{EUA}_{\text{max}}$ ) foi determinada como a soma das constantes  $a + b$ , e a irradiância na qual EUA é máximo ( $I_{\text{EUAmax}}$ ) é equivalente a constante  $c$ .

## **2.4 Características anatômico-funcionais dos estômatos**

A determinação das características anatômico-funcionais foi realizada em folhas do dossel à pleno sol, bom estado fitossanitário e completamente expandidas. Em cada um dos dez indivíduos selecionados anteriormente foi coletado o folíolo terminal de quatro folhas trifoliolada para as análises. Estas amostras foram conduzidas ao Laboratório de Botânica Agroflorestal (LABAF – UFAM) onde foram realizadas as análises do aparato estomático.

O material coletado foi seccionado no campo e a região central do limbo foliar foi fixada em FAA 70 por 24 horas e conservado em álcool 70% (v/v) + glicerina, adaptado de Johansen (1940).

Nas determinações quantitativas dos estômatos, a epiderme foi dissociada em Solução de Franklin (Peróxido de hidrogênio 30%, Acido Acético 100% 1:1 v/v) em estufa à 70° C por 24 h. As epidermes foram coradas com Safranina e montadas entre lâmina e lamínula, observadas no microscópio óptico Carl Zeiss Axioskop 50, e fotografadas com câmera acoplada Canon Power Short A620.

Utilizou-se o programa Anati Quanti 2.0 (UFV) para análise e contagem dos estômatos e células epidérmicas, quantificando o índice estomático (IE) e a densidade estomática (DE), além da determinação do tamanho longitudinal das células-guarda.

## **2.5 Delineamento experimental e análises estatísticas**

O delineamento experimental utilizado foi inteiramente casualizado, com três tratamentos: Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP) com dez repetições, exceto para as análises de trocas gasosas que foi de cinco repetições. Portanto, no experimento foram analisadas de 15 a 30 plantas. Os resultados obtidos foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ). Os programas estatísticos utilizados para a realização das análises estatísticas foram STATISTICA 6.1 (Stat Soft. Inc.), Table Curve v1.1 (AISN Software) e ASSISTAT 7.5 BETA (UFCG - PB).

### 3. RESULTADOS

---

#### 3.1 Potencial hídrico

Os resultados de potencial hídrico foliar no período anti-manhã ( $\Psi_{\text{wam}}$ ) não diferiram entre as formações, apresentando FO  $-0,04 \pm 0,02$  MPa; CR  $-0,07 \pm 0,04$ MPa e CP  $-0,04 \pm 0,02$ MPa. O potencial hídrico no meio-dia ( $\Psi_{\text{wmd}}$ ) não diferiu entre os indivíduos da FO e CR, apresentando  $-0,97 \pm 0,19$  e  $-0,95 \pm 0,24$  MPa respectivamente. Aos indivíduos na CP, o  $\Psi_{\text{wmd}}$  foi em média, 53% menor em relação a FO e CR, apresentando o valor de  $-1,46 \pm 0,20$  MPa. O potencial hídrico da tarde ( $\Psi_{\text{wt}}$ ) apresentou também diferenças somente entre os indivíduos da CP em relação aos indivíduos da FO e CR (média de 78%), com valores de  $-1,36 \pm 0,19$ ;  $-0,72 \pm 0,14$  e  $-0,8 \pm 0,24$  MPa, respectivamente (Figura 8).

Em relação à variação ao longo do dia, na CP observa-se as maiores diferenças entre o  $\Psi_{\text{wam}}$  e o  $\Psi_{\text{wmd}}$ , que foi aproximadamente 36 vezes maior; na FO a variação foi da ordem de 24 vezes e na CR, com menores variações, 14 vezes aproximadamente. A variação entre o  $\Psi_{\text{wmd}}$  e o  $\Psi_{\text{wt}}$ , os maior valor foi encontrado na FO, com 33% e o menor valor de 8% na CP. Na CR observou-se variação de 18% (Tabela 4).

Tabela 4: Potencial hídrico foliar na ante-manha ( $\Psi_{\text{wam}}$ ), meio-dia ( $\Psi_{\text{wmd}}$ ) e tarde ( $\Psi_{\text{wt}}$ ) nas diferentes formações vegetais, Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP). Os valores são médias  $\pm$  desvio padrão.

	$\Psi$ Anti-manhã (MPa)	$\Psi$ Meio-dia (MPa)	$\Psi$ Tarde (MPa)
FO	$-0,04 \pm 0,02$ aC	$-0,97 \pm 0,19$ (+ 2420%) bA	$-0,72 \pm 0,14$ (-34%) bB
CR	$-0,07 \pm 0,04$ aB	$-0,95 \pm 0,20$ (+ 1355%) bA	$-0,80 \pm 0,24$ (-18%) bA
CP	$-0,04 \pm 0,03$ aB	$-1,46 \pm 0,20$ (+ 3650%) aA	$-1,36 \pm 0,19$ (-8%) aA

\*Médias seguidas da mesma letra não apresentam diferenças significativas. Letras minúsculas representam o período medido ( $\Psi_{\text{wam}}$ ,  $\Psi_{\text{wmd}}$ ,  $\Psi_{\text{wt}}$ ) e maiúscula o ambiente (FO, CR, CP). (Tukey  $p \leq 0,05$ ;  $n=10$ )

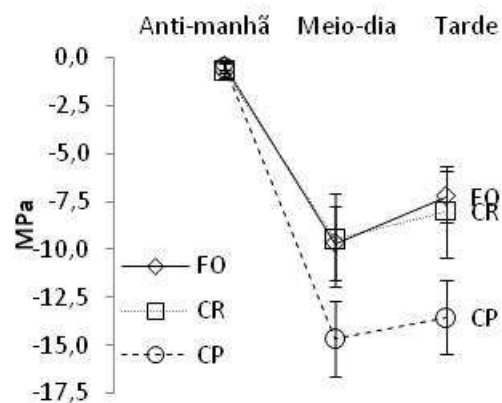


Figura 8: Potencial hídrico foliar na ante-manhã, meio-dia e tarde nas diferentes formações vegetais, Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP).

### 3.2 Características da epiderme

A epiderme é hipoestomática (Figura 9), não apresentando diferenças significativas para os parâmetros analisados: densidade estomática, índice estomático e comprimento das células-guarda. No entanto, observa-se que a densidade estomática dos indivíduos de Campina apresentou uma média 6,2% maior do que a média observada dos indivíduos de Floresta Ombrófila, que apresentaram menores e maiores médias respectivamente.

Tabela 5: Características da epiderme de *A. heterophylla* localizada na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP). Os valores são médias  $\pm$  desvio padrão.

	Índice estomático (%)	Densidade estomática (mm <sup>2</sup> )	Comprimento das células-guardas ( $\mu$ m)
FO	13,2 $\pm$ 2,3 a	149,8 $\pm$ 20 a	13,5 $\pm$ 0,6 a
CR	13,8 $\pm$ 2,8 a	157,8 $\pm$ 15 a	13,7 $\pm$ 0,7 a
CP	12,6 $\pm$ 1,9 a	159,2 $\pm$ 26 a	13,1 $\pm$ 0,8 a

\*Médias seguidas da mesma letra não apresentam diferenças significativas. (Tukey  $p \leq 0,05$ ; n=10)

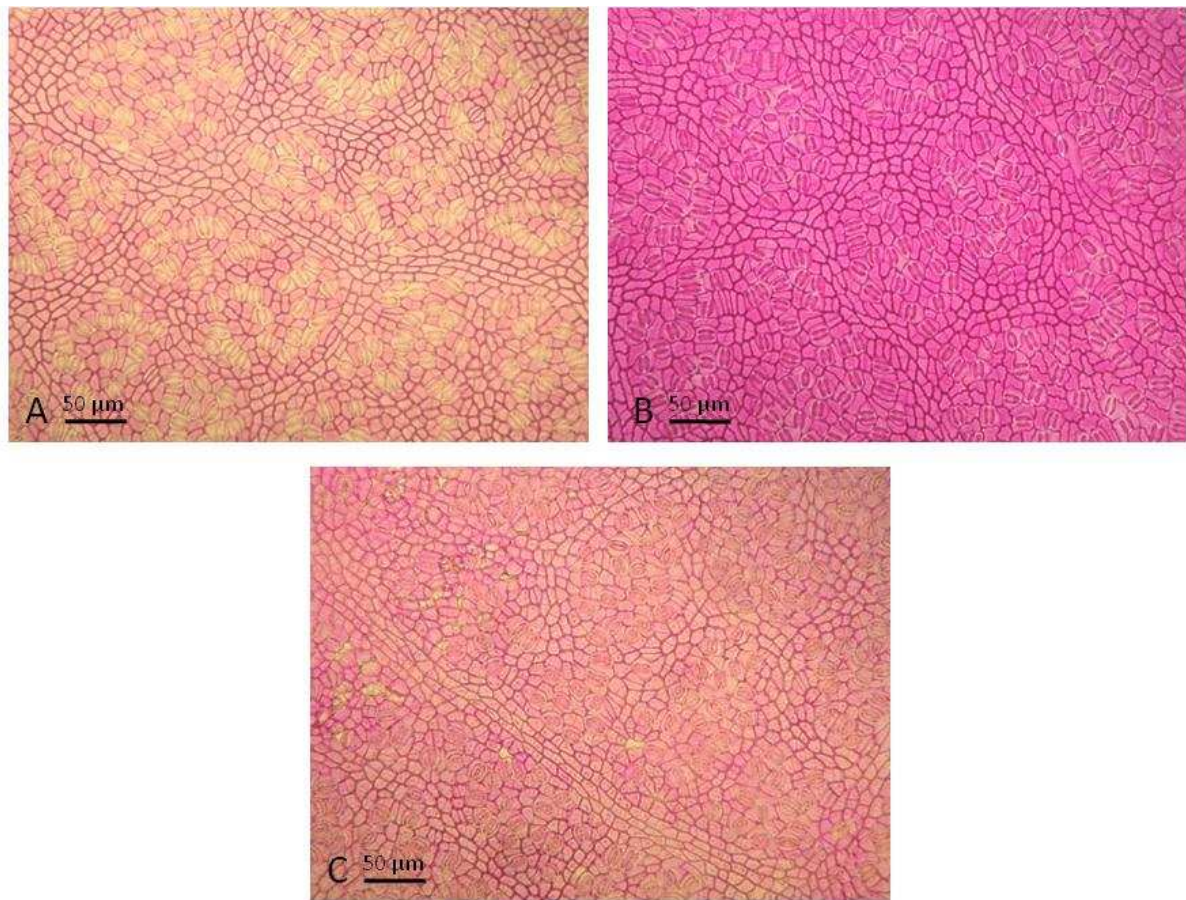


Figura 9: Superfície abaxial da epiderme de *A. heterophylla* localizada na Floresta ombrófila (A), Campinarana (B) e Campina (C). Aumento de 20 vezes.

### 3.3 Eficiência na utilização da água

A eficiência na utilização da água (EUA) e a eficiência intrínseca na utilização da água (EIUA) em função da irradiância pode ser observada nas Figuras 10 e 11. Tanto a EUA quanto a EIUA os indivíduos da FO diferiram significativamente ( $P < 0,05$ ) dos indivíduos presentes nas demais formações (Tabela 6). Comparando as formações em que apresentaram maiores diferenças na eficiência do uso da água com irradiância de  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $\text{EUA}_{2000}$ ), os indivíduos de FO foi 42% maior que o encontrado na CR ( $3,1 \pm 0,4$ ;  $2,2 \pm 0,4$ ; respectivamente). A  $\text{EIUA}_{2000}$  foi 33% maior na FO ( $49,6 \pm 7,0$ ) comparando com CR, que apresentou o menor valor ( $37,3 \pm 1,8$ ). Para CP a EIUA não se observou diferenças das demais formações, com valor médio de  $42,8 \pm 8,0$ . Similar ao encontrado na  $\text{EUA}_{2000}$ , a

$EUA_{Max}$  foi 41% maior na FO( $4,1 \pm 0,4$ ) que na CR ( $2,9 \pm 0,3$ ). Apesar dos resultados encontrados na irradiância de  $EUA_{Max}$  ( $IEUA_{Max}$ ) não terem apresentado diferenças significativas, esta foi a única variável que se comportou diferentemente das outras, apresentando nos indivíduos de CR os maiores valores (com média de  $750,5 \pm 43$ ), 13% maior que a média encontrada na FO ( $665,5 \pm 19$ ).

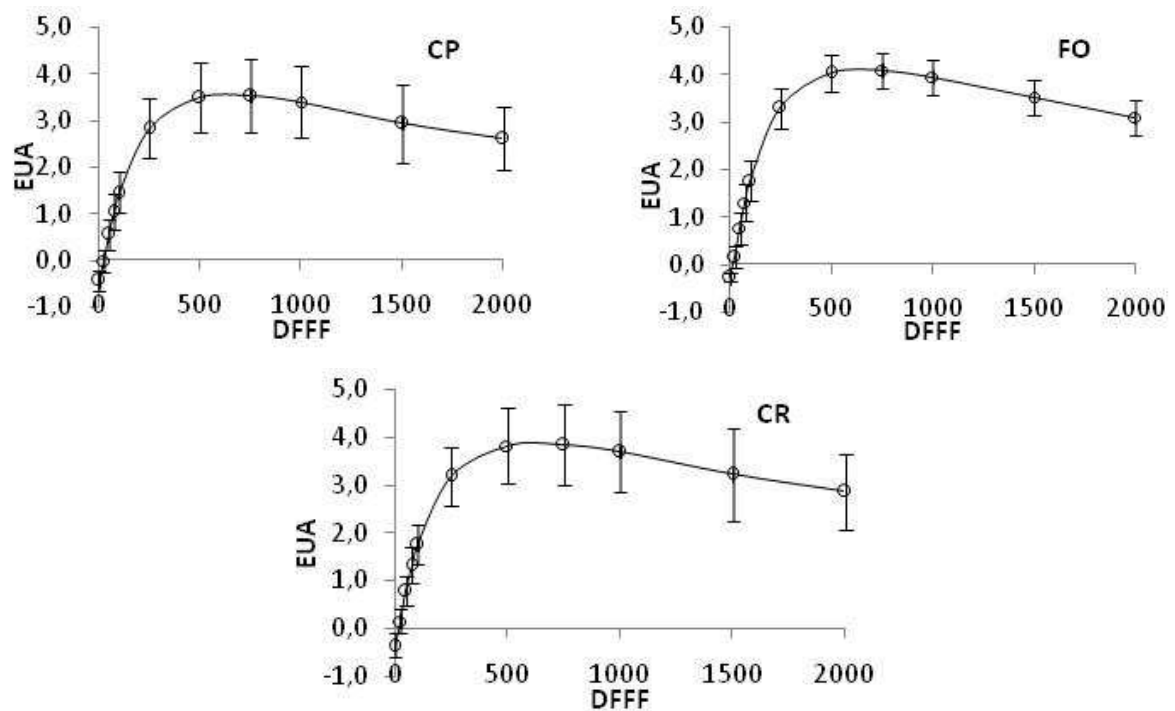


Figura 10: Resposta da eficiência da utilização da água (EUA) ao aumento de luz para indivíduos de *A. heterophylla* localizados na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP). Os valores são médias  $\pm$  desvio padrão, N=5.

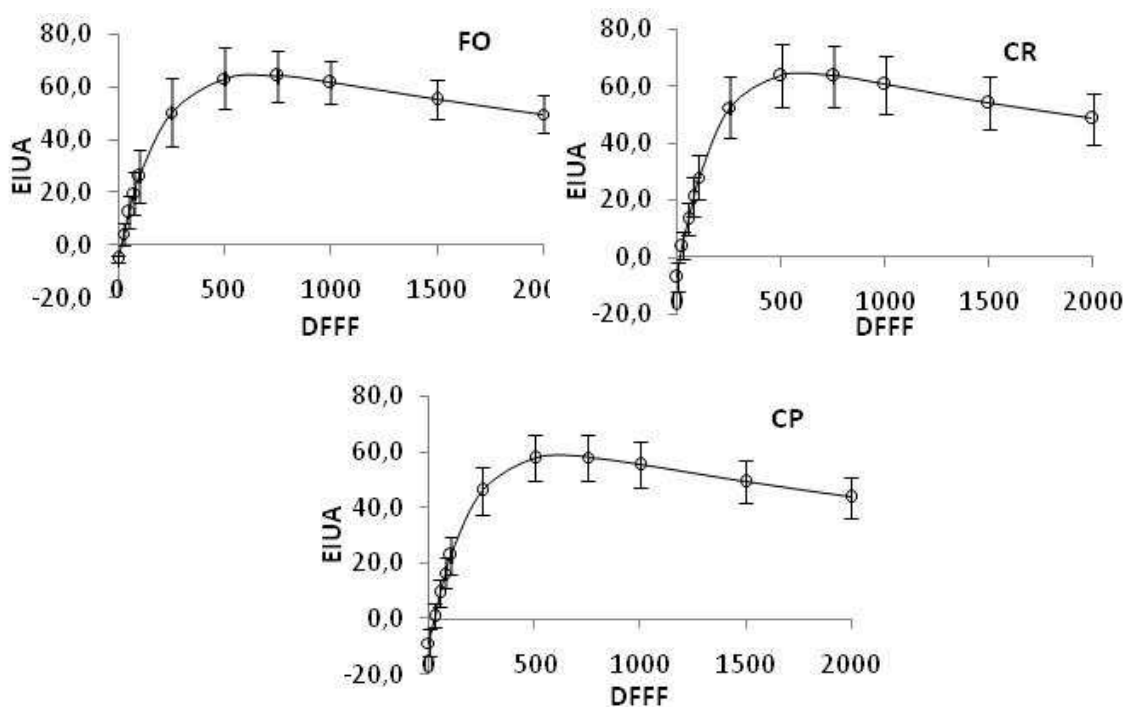


Figura 11: Resposta da Eficiência intrínseca da utilização da água (EIUA) ao aumento de luz para indivíduos de *A. heterophylla* localizados na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP). Os valores são médias  $\pm$  desvio padrão. n=5

Tabela 6: Eficiência no uso da água (EUA) e Eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) de *A. heterophylla* localizada na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP).

	FO	CR	CP
EUA2000	3,1 $\pm$ 0,4 a	2,2 $\pm$ 0,4 b	2,3 $\pm$ 0,3 b
EIUA2000	49,6 $\pm$ 7,0 a	37,3 $\pm$ 1,8 b	42,8 $\pm$ 8,0 ab
EUAmax	4,1 $\pm$ 0,4 a	2,9 $\pm$ 0,3 b	3,3 $\pm$ 1,0 b
IEUAmax	665,5 $\pm$ 19 b	750,4 $\pm$ 43 b	732,7 $\pm$ 13 b

\*Os valores são médias  $\pm$  desvio padrão. Médias seguidas da mesma letra não apresentam diferenças significativas. (Tukey  $p \leq 0,05$ ; n=5)

#### 4. DISCUSSÃO

---

Inicialmente observa-se que os indivíduos das distintas formações apresentam igual potencial hídrico foliar no período ante-manhã, que demonstra ser indicativo de que a capacidade de recuperação hídrica foliar que ocorre ao fim da tarde e durante a noite, ser igual entre as formações. No entanto, com a avaliação da utilização da água ao longo do dia, percebe-se que as variações do  $\Psi_w$  foliar entre a ante-manhã e o meio-dia, os indivíduos na CP apresentam um comportamento muito diferenciado dos indivíduos das outras formações. Provavelmente isto seja reflexo da influência do lençol freático que é diferente entre as formações, neste sentido, a combinação de alguns fatores (disponibilidade hídrica, irradiância, temperatura do solo e do ar) pode justificar o comportamento das plantas da CP.

Ao tempo em que as plantas distribuídas ao longo da Campina estão sujeitas às condições microclimáticas potencialmente mais estressantes, como a alta irradiância direta, alta irradiância por reflectância do solo de areia branca, alta temperatura foliar por influência da irradiância, alta temperatura do ar pela baixa cobertura vegetal, comparando com as outras formações vegetais em que *A. heterophylla* está distribuída, não é difícil imaginar que estes indivíduos da Campina estão muito mais vulneráveis à perda d'água, tanto para evitar a fotorespiração, quanto promover o resfriamento foliar. Este comportamento se evidencia pela aclimação destes indivíduos a um ambiente em que a disponibilidade hídrica no solo é alta, em função do lençol freático estar próximo a superfície (Ferreira, 1997), ou seja, puderam investir em perda de água durante o dia, evitando situações de estresse causadas pelo excesso de irradiância e de temperatura, diante da certeza de recuperação hídrica foliar ao longo da noite.

Adicionalmente os indivíduos de CR e FO apresentam diferenças nas estratégias de utilização da água disponível no solo comparando com a CP, além do comportamento de recuperação hídrica foliar entre os indivíduos de CR e FO, observando os valores de  $\Psi_{wmd}$  e  $\Psi_{wt}$  (Figura 8).

A menor influência do lençol freático no solo nas formações de CR e FO, pode ter sido um regulador para menor perda de água ou investimento nesta característica destes indivíduos. No entanto, observa-se que os indivíduos de FO apresentam melhor recuperação já no início da tarde, apresentando indícios que a maior concentração de matéria orgânica



presente em solos de FO quando comparado com CR, que permite uma maior umidade do solo, além de uma menor concentração de areia pode ter influenciado para estas respostas, evidenciando ainda que as plantas presentes na CR estariam mais vulneráveis à variação do regime pluviométrico, ou ao aumento de períodos seco, e até mesmo ao aumento das temperaturas do solo e do ar.

Adicionalmente, as variações encontradas no  $\Psi_w$  foliar dos indivíduos de Campina, seriam um indicativo de que a regulação de fotossíntese e transpiração seriam regulados por fatores não estomáticos, semelhante a resultados em *Dalbergia sissoo* obtidos por Singh & Singh (2003).

Os resultados encontrado para as características da epiderme quanto ao índice estomático, densidade estomática e comprimento da célula guarda, que não apresentaram diferenças, podem ser explicados pela metodologia de coleta das amostras, visto que foram avaliada as epidermes de folhas a pleno sol. Neste contexto, sabe-se que um dos fatores abióticos que mais contribui para a plasticidade das características anatômicas-funcionais das folhas é a luz (Justo *et al.* 2005). Portanto, se algum outro fator abiótico além da luz (como água, temperatura ou disponibilidade de nutrientes no solo) convergisse em modificações anatômica-funcionais nestes indivíduos, seria observado diferenças nestas variáveis.

Nos últimos anos alguns autores têm evidenciado que a resposta das características estomáticas às mudanças ambientais são diferentes dos mecanismos que regulam as respostas dos outros tipos celulares encontrados na epiderme (Holroyd *et al.* 2002) e que as plantas apresentam regulador específico do número de estômatos, em resposta ao gene *HIC*. (Woodward *et al.* 2002; Hetherington & Woodward, 2003).

Neste sentido, algumas plantas têm demonstrado insensibilidade às mudanças das características epidérmicas em função das mudanças ambientais, inclusive com o aumento da concentração de CO<sub>2</sub>, que já se conhece seu efeito sobre a modulação das características estomáticas (Gray *et al.* 2000).

Tem sido observado que a variação das características estomáticas foram insensíveis ao aumento de concentração de CO<sub>2</sub> atmosférico, aumento de concentração de CO<sub>2</sub> atmosférico combinado com aumento da disponibilidade de nitrogênio no solo (Tricker *et al.* 2005) e a variações climáticas sazonais ou anuais (Greenwood *et al.* 2003).

Mudanças nas características estomáticas nem sempre refletem em mudanças no comportamento fisiológico. Em duas espécies de árvores de florestas tropicais e duas de

florestas temperadas, demonstraram que mudanças a densidade estomática e o índice estomático destas espécies não significaram mudanças nas taxas de fotossíntese ou sensibilidade a variação de vapor de pressão do ar (Park & Furukawa, 1999).

Comparando os valores encontrados das características estomáticas de *A. heterophylla* com espécies de Cerrado (ambiente que passa por limitações hídricas, altas temperaturas e luminosidade) verifica-se que das vinte espécies estudadas, 18 apresentam densidade estomática em números absolutos superior ao observado para *A. heterophylla* (Narciso, 2002). Comparando a *A. heterophylla* com outras espécies florestais, os resultados foram similares a espécies crescendo em condições de maior disponibilidade hídrica, menor irradiância e melhores características nutricionais quando comparado com o Cerrado (Tricker *et al* 2005, Park & Fukurawa, 1999).

Entretanto, analisando o comportamento funcional dos estômatos, que é a regulação das trocas gasosas nas plantas, pode-se afirmar que a *A. heterophylla* apresenta plasticidade fisiológica ao invés da morfológica.

Neste sentido, tanto a EUA quanto a EIUA apresentam altos valores, podendo ser comparados aquelas de florestas tropicais crescendo em sucessão florestal, conforme apresentado por Silva *et al.* (2008).

Estes resultados vão ao encontro do que se espera de plantas adaptadas a ambientes de baixa disponibilidade hídrica e/ou altas temperaturas e irradiância, apresentando alta eficiência na utilização da água (Wu *et al.* 2008; Yin *et al.* 2005; Wang *et al.*; 2007).

Neste sentido, a eficiência na utilização da água contribui para o entendimento das variações morfológicas observadas no campo entre os indivíduos distribuídos ao longo do gradiente, visto que alguns trabalhos destacam a alta eficiência na utilização da água como um indicador de crescimento de plantas que estão vulneráveis a limitação hídrica (Liu & Stützel, 2004; Monclus *et al.* 2006; Wright *et al.* 1993). Sendo assim, os indivíduos que são mais altos (FO) apresentam os melhores resultados para a utilização da água.

Apesar de alguns autores discutirem que o decréscimo da densidade estomática pode refletir aumento na eficiência da utilização da água (Tricker *et al.*, 2005; Wang *et al.* 2007) observa-se que nos indivíduos de *A. heterophylla* a condutância estomática foi mais importante na modulação destes mecanismos, porque não houve mudanças quanto a densidade estomática. Outro parâmetro avaliado que reforça esta conclusão foi a EIUA, que revela a relação entre a fotossíntese à condutância. Este parâmetro respondeu de forma similar

a EUA, ou seja, a condutância estomática exerce influência nos resultados na utilização da água nesta espécie.

As diferenças encontradas na EUA e na EIUA para os indivíduos distribuídos ao longo da FO, podem estar relacionadas às melhores condições edáficas-nutricionais encontradas nestas áreas comparando com CR e CP. Como demonstra Wu *et al.* (2008) um pequeno aumento na concentração de nitrogênio pode aumentar a eficiência fotossintética e a utilização de inúmeros outros recursos, em que destacam a eficiência na utilização de água quando este recurso é escasso, promovendo uma capacidade de tolerar a secas.

Analisando a EUA em resposta ao aumento da irradiância (Figura 10), observa-se que os indivíduos de FO apresentam vantagens frente aos indivíduos que colonizam as outras formações, visto que é necessário menor irradiância incidente para atingir máxima eficiência na utilização da água, e a mesma se mantém alta em condições de luz saturante. O oposto é observado nos indivíduos de CR, que atingem o valor máximo na EUA somente em irradiâncias mais altas, e em condição saturante de luz, apresentam os valores mais baixos.

As diferenças observadas para variável eficiência da utilização da água podem convergir em grandes respostas ecológicas, como observado por Casper *et al.* (2005) em que uma população natural de *Cryptantha flava* crescendo em ambiente com limitação hídrica, verificou-se seleção individual baseada na EUA ano após ano por resposta a pressão da incerteza da disponibilidade hídrica.

Estes dados reforçam a hipótese de que os indivíduos de CR estão mais vulneráveis às possíveis mudanças climáticas futuras na Amazônia, em que prevêem aumento de temperaturas e estações secas mais prolongadas (Ficsh, 1998). Neste sentido, esta espécie fornece indícios de que as formações de Campina poderão ter suas áreas expandidas ao longo do gradiente Campina – Campinarana.

## 5. CONCLUSÕES

---

Os indivíduos de *A. heterophylla* apresentam diferentes estratégias quanto à utilização da água.

Os indivíduos de *A. heterophylla* distribuídos ao longo da Floresta Ombrófila estão mais aclimatados as menores disponibilidades hídricas, utilizando mais eficientemente este recurso, e os indivíduos distribuídos ao longo da Campina utilizam este recurso, possivelmente, para evitar situações de fotodano.

Os indivíduos de Campinarana apresentaram um menor desempenho na utilização deste recurso, indicando serem os indivíduos mais vulneráveis as flutuações deste recurso e as possíveis mudanças climatólogicas.

De forma geral, os indivíduos de *A. heterophylla* investem mais em plasticidade fisiológica do que morfológica, quando relacionada à utilização da água.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

- Beerling, D. J.; Woodward F. I. 1997. Changes in land plants function over the Phanerozoic: Reconstructions based on the fossil record. *Botanical Journal of Linnean. Society.* 124, 137 – 153.
- Bray, E. A. 1997. Plant responses to water deficit. *Trends in Plant Science.* vol. 2, n. 2, p. 48-54.
- Brodribb T.J. & Holbrook N.M. (2005) Leaf hydraulic capacity in ferns, conifers and angiosperms: impacts on photosynthetic maxima. *New Phytologist* **165**, 839–846
- Buckley T.N. (2005) The control of stomata by water balance. *New Phytologist* **168**, 276–292.
- Casper, B.B., Forseth, I. N., Wait, D. A. 2005. Variation in carbon isotope discrimination in relation to plant performance in a natural population of *Cryptantha flava*. *Oecologia* 145:541–548
- Enmerich, W. E. 2007. Ecosystem Water use Efficiency in a Semiarid Shrubland and Grassland Community. *Rangeland Ecology & Management.* Vol 60 (5) 464-470
- Falesi, L. C.; Souza Cruz, E.; Pereira, F. A. 1971. Solos do distrito agropecuário da SUFRAMA, (Km 30 – Km 79. Rod Br. 174), Manaus. *Instituto de Pesquisa de Experimentação Agropecuária da Amazônia Ocidental.* Série Solo, vol. 1, n. 1, p. 1-99.
- Farquhar, G. D.; Sharkey, T. D. 1982. Stomatal conductance and Photosynthesis. *Annual Reviews of Plant Physiology.* 33: 317-345.
- Ferreira, C. A. 1997. *Variação florística e fisionômica da vegetação de transição Campina, Campinarana e Floresta de terra firme na Amazônia Central, Manaus (AM).* Dissertação de mestrado. Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife. 112 p.
- Fisch, G.; Marengo, J. A.; Nobre, C. A. 1998. Uma revisão geral sobre o clima da Amazônia. *Acta Amazônica.* 28(2): 101-126

- Gonçalves, J. F. de C.; Santos Júnior, U. M. dos ; Silva, J. F. da ; Arruda, M. R. de ; Bonates, L. C. de M. ; Fernandes, A. V. 2006. Physiological and anatomical characteristics of leaves of two clones of guarana. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, v. 41, n. 3, p. 393-398.
- Gray, J. E.; Holroyd G. H.; van der Lee, F. M.; Bahrami A. R.; Sijmons P. C.; Woodward F. I.; Schuch W.; Hetherington A. M. 2000. The HIC signaling pathway links CO<sub>2</sub> perception to stomatal development. *Nature* 408:701-716.
- Greenwood, D. R.; Scarr M. J.; Christophel D. C. 2003. Leaf stomatal frequency in the Australian tropical rainforest tree *Neolitsea dealbata* (Lauraceae) as a proxy measure of atmospheric pCO<sub>2</sub>. *Mammology, Paleoclimatology, Palaeoecology*. 196:375-393.
- Hetherington A. M.; Woodward F. I. 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* 424, 901-908.
- Holroyd G. H.; Hetherington A. M.; Gray J. E. 2002. A role for the cuticular waxes in the environmental control of stomatal development. *New Phytologist*. 153:443-439
- Johansen, D. A. 1940. *Plant Microtechnique*. New York, McGraw-Hill.
- Justo, C. F.; Soares, A. M.; Gavilanes, M. L.; Castro, E. M. 2005. Plasticidade anatômica das folhas de *Xylopia brasiliensis* Sprengel (Annonaceae). *Acta Botânica Brasileira*. 19(1) 111-123.
- Lima, R. B. S. 2006. *Características fisiológicas e conteúdo de óleos voláteis em folhas de árvores de pau-rosa (Aniba rosaeodora Ducke) em diferentes períodos de precipitação na Amazônia*. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas. Manaus, Amazonas. 123p
- Liu, F., Stützel, H., 2004. Biomass partitioning, specific leaf area, and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus* spp.) in response to water stress. *Scientific Horticulture*. 102, 15–27.
- Luizão, F. J. 1995. *Ecological Studies in Three Contrasting Vegetation Types in Central Amazonia*. Tese de Doutorado. University Of Stirling, US, Grã-Bretanha. 288p.

- MacRobbie, E. A. C. 2006. Control of Volume and Turgor in Stomatal Guard Cells. *The Journal of Membrane Biology*. 210, 131-142.
- Monclus, R., Dreyer, E., Villar, M., Delmotte, F.M., Delay, D., Petit, J.M., Barbaroux, C., Thiec, D.L., Bréchet, C., Brignolas, F., 2006. Impact of drought on productivity and water use efficiency in 29 genotypes of *Populus deltoids*, *Populus nigra*. *New Phytologist*. 169, 765–777.
- Mulkey, S. S.; Chazdon, R. L.; Smith, A. P. 1996. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Springer, New York, USA. 675pp.
- Narciso, G. R. 2002. *Densidade estomática e porosidade foliar de vinte espécies lenhosas encontradas no cerrado*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de São Carlos. São Carlos, São Paulo. 61p
- Nogueira, R. J. M. C., Moraes, J. A. P. V., Burity, H. A., Neto, E. E. B. 2001. Alterações na Resistência à Difusão de Vapor das Folhas e Relações Hídricas em Aceroleiras Submetidas a Déficit de Água. *Revista. Brazilian Journal of plant physiology.*, v.13, n.1, p.75-87.
- Pandey, R.; Chacko, Priya M.; Choudhardy, M. L.; Prasad, K. V.; Pal, M. 2007. Higher than optimum temperature under CO<sub>2</sub> enrichment influences stomata anatomical characters in rose (*Rosa hybrid*). *Scientia Horticulturae*, 113, 74-81.
- Park, S. Y.; Furukawa, A. 1999. Photosynthetic and stomatal responses of two tropical and two temperate trees to atmospheric humidity. *Photosynthetica*. 36(1-2): 181-186.
- Santos Junior, U. M. dos. 2003. *Ecofisiologia de espécies arbóreas plantadas sobre área degradada por atividade petrolífera na Amazônia Central*. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas. Manaus, Amazonas. 117p.
- Scholander, P.F.*et al.* 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science*, 148:39-46.

- Silva, C. E. M. 2005. *Respostas Nutricionais e características fotossintéticas de espécies pioneiras submetidas a diferentes tratamentos de adubação em pastagens abandonadas na Amazônia Central*. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia / Universidade Federal do Amazonas. Manaus, Amazonas. 80p.
- Silva, C. E. M. da; Gonçalves, J. F. de C.; Feldpausch, T. R. 2008. Water-use efficiency of tree species following calcium and phosphorus application on an abandoned pasture, central Amazonia, Brazil. *Environmental and Experimental Botany*. 64: 189-195.
- Singh, B; Singh, G. 2003. Biomass partitioning and gas Exchange in *Dalbergia sissoo* seedling under water stress. *Photosynthetica*. 41(3): 407-414.
- Tricker, P. J.; Trewin, H.; Kull, O.; Clarkson G. J. J.; Eensalu, E.; Tallis, M. J.; Colella, A.; Doncaster, C. P.; Sabatti, M.; Taylor, G. 2005. Stomatal conductance and not stomatal density determines the long-term reduction in leaf transpiration of poplar in elevated CO<sub>2</sub>. *Oecologia*. 143:652-660.
- Turner, N. C. 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant Soil*. vol. 58, p. 339-366.
- Wang, Y.; Chen, X.; Xiang, C-B. 2007. Stomatal Density and Bio-water Saving. *Journal of Integrative Plant Biology* 49 (10), 1435-1444.
- Woodward F. I.; Lake J. A.; Quick W. P. 2002. Stomatal development and CO<sub>2</sub>: ecological consequences. *New Phytologist* 153:447-484.
- Wright, G.C., Hubick, K.T., Farquhar, G.D., Nageswara Rao, R.C., 1993. Genetic and environmental variation in transpiration efficiency and its correlation with carbon isotope discrimination and specific leaf area in peanut. In: Ehleringer, J.R., Hall, A.E., Farquhar, G.D. (Eds.), *Stable Isotope and Plant Carbon—Water Relations*. Academic Press, New York, pp. 247–267.
- Wu, F.; Bao, W.; Li, F.; Wu, N. 2008. Effects of drought stress and N supply on the growth, biomass partitioning and water-use efficiency of *Sophora davidii* seedlings. *Environmental and Experimental Botany*. 63:248-255.



- Yin, C.; Wang, X.; Duan, B.; Luo, J.; Li, C. 2005. Early growth, dry matter allocation and water use efficiency of two sympatric *Populus* species as affected by water stress. *Environment and Experimental Botany*. 53:315-322.
- Zhang, X.; Wu, N.; Li, C. 2005. Physiological and growth responses of *Populus davidiana* ecotypes to different soil water contents. *Journal of Arid Environments*. vol. 60, p. 567–579.

## **Capítulo III: Características nutricionais, morfológicas e eficiência no uso de nutrientes de folhas de *Aldina heterophylla* em um gradiente vegetacional de Campina, Campinarana e Floresta Ombrófila na Amazônia Central.**

### **1. INTRODUÇÃO**

---

A Amazônia apresenta alta heterogeneidade edáfica, que em grande parte pode ser resultado da desuniformidade e complexidade geológica, climatológica e topográfica da região (Bigarella & Ferreira, 1985). Estes fatores contribuem, para a diversa fitofisionomia encontrada na flora Amazônica. Estas diferenças são encontradas até mesmo no mesmo tipo de solo, a exemplo das Campinas e Campinaranas, que crescem sobre um solo predominantemente arenosos diferenciando-se, no entanto, pela altura média da vegetação (2-4 metros na Campina podendo chegar à 15 metros na Campinarana). Outra característica que distingue as duas formações é a quantidade de serrapilheira, na Campina com solo exposto e na Campinarana com camada de serrapilheira que ultrapassa 10 cm. Esta característica arenosa do solo (98% de areia) diminui drasticamente a retenção de água, além de promover o lixiviamento dos nutrientes. Portanto, esse conjunto de peculiaridades do ambiente físico, refletem na fisionomia da vegetação encontrada nestas áreas, apresentando características xeromórficas (Luizão, 1995).

As características edáficas destas áreas foram uma das primeiras variáveis analisadas para explicar as características vegetacionais, discutindo-se a possibilidade da presente fitofisionomia em função do oligotrofismo presente nestas áreas de campina e campinarana (Prance, 1975). Então o componente edáfico seria, dentre outros fatores, caracterizado pelo baixo ciclo de elementos essenciais para manutenção e o estabelecimento do funcionamento das plantas, com ênfase para o nitrogênio e o fósforo (Luizão, 1995).

Outros estudos relacionaram a variação em estrutura, composição e diversidade da vegetação aos fatores edáficos, podendo citar: 1. variação no nível e no período de inundação (Bongers *et al.* 1985, Coomes 1997, Ferreira 1997, Franco & Dezzeo 1994), 2. variação na disponibilidade de nitrogênio nesses solos, que diminui com aumento do tempo de inundação (Coomes 1997, Klinge *et al.* 1977), 3. variação na quantidade de húmus acumulado na

superfície, que é importante fonte de nutrientes nesses solos quartzosos e inertes (Bongers *et al.* 1985, Duivenvoorden 1995), 4. variação na capacidade do solo em reter água durante períodos secos, que é menor nas áreas com pouco húmus acumulado (Bongers *et al.* 1985, Franco & Dezzeo 1994) e 5. variação na aeração das raízes no solo, que é menor em solos com pouco húmus acumulado (Franco & Dezzeo 1994).

Mesmo com esse conteúdo de informações, verifica-se que as pesquisas desenvolvidas até então, não são capazes de explicar a ocorrência e distribuição desta vegetação, até mesmo porque, é possível encontrar nestas formações algumas espécies que colonizam áreas de Campina e Campinarana apresentando características diferentes em solos diferentes como, por exemplo, quando encontradas na Floresta Ombrófila (Ferreira, 1995).

Pesquisas adicionais, que contemplem um estudo da fisiologia das espécies de Campina e Campinarana, e possa monitorar como é o comportamento fisiológico destas espécies nestas condições, podem contribuir sobremaneira para elucidação dos mecanismos que regem a dinâmica vegetacional destas áreas.

A ocorrência de fogo já foi descrita como um dos fatores inerentes à manutenção destas formações, onde a vegetação de Campina é mais resistente ao efeito do fogo, isso implica numa sucessão das áreas onde ocorrem Campinarana à vegetação de Campina. Essa possibilidade foi descrita por Vicentini (2004), em estudo sobre a influência do último El-Niño na vegetação do Parque Nacional do Jaú, sofrendo incêndios espontâneos afetando mais a vegetação de Campinarana.

Considerando a possibilidade das mudanças climáticas globais e suas implicações já nas próximas décadas na dinâmica florestal amazônica, com possíveis aumentos em até 5°C da temperatura do ar, levando ao um aumento da flamabilidade da floresta como um todo (Barbosa & Ferreira, 2004; Fearnside, 2007), o entendimento da atual dinâmica planta-atmosfera é o primeiro passo para se propor modelos da dinâmica ocorrendo nestes gradientes vegetacionais que vão da Campina, passando pela Campinarana até chegar a Floresta Ombrófila. Adicionalmente, será possível entender e propor quais as prováveis mudanças que estas formações poderão sofrer, havendo assim possibilidade de criar projetos de conservação e/ou de manejo destas áreas.

Diante do exposto, percebe-se que já existe um conjunto de resultados científico sobre um diagnóstico da área. Porém dados sobre a ecofisiologia das espécies presentes nas formações de Campina e Campinarana ainda necessitam ser avaliados. Portanto investigar o

status nutricional do solo, das folhas e eficiência na utilização de nutrientes e a resposta às modificações foliares adaptativas nas diferentes formações, Campina, Campinarana e Floresta Ombrófila, contribuirá para elucidar a dinâmica de nutrientes e as potenciais mudanças de padrões fisiológicos das mesmas espécies que habitam as três distintas formações.

O objetivo deste trabalho foi investigar a dinâmica de nutrientes na interface solo-planta associando as características anatômicas das folhas de *A. heterophylla*, que foi escolhida como planta-modelo por ser uma das poucas espécies que ocorre ao longo de todo o gradiente vegetacional que compreende a Campina, Campinarana e Floresta Ombrófila.

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

---

### **2.1 Local de estudo**

O estudo foi realizado na Reserva Biológica de Campina do INPA, localizada no km 42 da rodovia BR-174, Manaus - Boa Vista (2° 34'S; 60° 02'W). Nesta área encontramos um gradiente vegetacional composto por vegetação de Campina, Campinarana, e Floresta Ombrófila. Neste gradiente foram selecionados dez indivíduos em cada formação, onde foram realizadas todas as medições deste trabalho.

O Clima da reserva, segundo classificação de Köppen, caracteriza-se como Ami, do tipo tropical chuvoso, com precipitações médias de 2.800 mm.

O solo nesta região apresenta variações, sendo solos de areia branca (Espodosolos), encontrados basicamente nas Campinas (98% de sua composição) e Campinaranas (96% de sua composição), e Argissolos (Falesi *et al.* 1971; Luizão, 1995).

A formação é de sedimentos terciários, pertencentes à formação de Alter do Chão, do grupo Barreiras (Luizão, 1995).

### **2.2 Determinação de nutrientes do solo**

Nos sítios de coleta foram realizadas amostras compostas de solo resultantes de três sub-amostras, avaliando separadamente as profundidades de 0-10, 10-20 e de 20-40 cm. Em cada amostra foram determinados as concentração de macronutrientes (N, P, K, Ca e Mg) e micronutrientes (Fe, Cu, Mn, Zn e Na).

Os teores de Ca, Mg foram obtidos por extração com KCl 1 M (Silva, 1999) e determinados por espectrofotometria de absorção atômica (Perkin Elmer 1100B, Uberlingen, Alemanha). Os macronutrientes (P, K) e os micronutrientes (Fe, Zn e Mn) foram extraídos com a solução de Mehlich 1 (HCl 0,05 M + H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 0,0125 M), sendo o P determinado por espectrofotometria do visível, o K por fotometria de chama e os micronutrientes por espectrofotometria de absorção atômica. (Silva, 1999) Para a determinação dos teores de nitrogênio, amostras contendo 0,5g de solo foram submetidas a pré-digestão, durante uma noite, e posteriormente a uma digestão com duplo ácido (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> + H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>), utilizando-se como catalisadores o Sulfato de Lítio e o Selênio, a uma temperatura gradativa de até 350°C,

durante cerca de 10 horas, segundo a metodologia descrita por Miyazawa *et al.* (1999). Posteriormente, o nitrogênio total foi determinado de acordo com o método de Kjeldahl, a partir de uma alíquota de 25 ml do extrato puro.

Os valores do potencial hidrogeniônico (pH) foram obtidos por meio de um potenciômetro imerso em suspensão solo:água na proporção de 1g de solo para 2,5ml de água.

### **2.3 Determinação dos teores de nutrientes na planta e eficiência na utilização dos nutrientes**

A determinação dos macronutrientes e micronutrientes foi realizada em folhas completamente expandida exibindo adequado estado fitossanitário dos indivíduos previamente selecionados. Para tanto, as folhas foram secas em estufa a 65°C, obtendo massa constante. Os teores de nitrogênio foram determinados a partir de amostras contendo 0,1g de matéria seca que foram submetidas a uma pré-digestão, durante uma noite, e posteriormente submetidas à digestão com duplo ácido ( $H_2O_2 + H_2SO_4$ ), utilizando-se como catalisadores o sulfato de lítio e o selênio, a uma temperatura gradativa de até 350°C, durante cerca de 10 horas segundo a metodologia descrita por Miyazawa *et al.* (1999). Posteriormente, o nitrogênio total foi determinado de acordo com o método de Kjeldahl, utilizando-se de uma alíquota de 25 ml do extrato puro. Para a determinação dos teores de fósforo, amostras contendo 0,5 g de matéria seca foram submetidas à digestão nitro-perclórica, com temperatura ajustada de 50 em 50° C até 210°C, em intervalos de 20 minutos. Posteriormente, os teores de fósforo foram determinados por espectrofotometria a 725 nm conforme Vitti & Ferreira (1997). No mesmo extrato nitro-perclórico foram retiradas amostras e os teores dos macronutrientes (Ca, Mg e K) e os micronutrientes (Fe, Zn, Mn) foram determinados por espectrofotometria de absorção atômica (Perkin Elmer 1100B, Uberlingen, Alemanha).

A eficiência no uso de nutrientes [ $P_n(\text{nutriente})EU$ ] foi calculada por meio da razão entre a fotossíntese máxima ( $P_{nmax}$ ) e a concentração de nutrientes foliares (N; P; K; Ca; Mg; Fe; Mn e Zn) conforme descrito por Santos Junior *et al.* (2006).

## **2.4 Determinação da área foliolar e área foliar específica**

A área foliolar foi determinada por meio de um medidor de área foliar portátil modelo LI-3000<sup>a</sup> (LI-COR Biosciences, Lincoln, NE, USA) utilizando 100 folhas por repetição, e a área foliar específica (SLA) foi determinada pela razão da área foliar pela massa foliar seca a 70°C, a partir de discos foliares de área conhecida, sendo utilizados trinta discos foliares por repetição (Evans & Poorter, 2001).

## **2.5 Determinação das características anatômicas quantitativas da folha**

A mensuração das características anatômicas foi realizada em folhas superficiais do dossel em pleno sol, em bom estado fitossanitário, e completamente expandidas. Em cada indivíduo previamente selecionado para realização deste trabalho foi coletado o folíolo terminal de quatro folhas tri-foliolada para as análises. Estas amostras foram conduzidas ao Laboratório de Botânica Agroflorestal – LABAF/UFAM para análises quantitativas da espessura dos tecidos foliares.

O material coletado foi seccionado no campo e fixado em FAA 70 por 24 horas e conservado em álcool 70% (v/v) + glicerina, adaptado de Johansen (1940).

Para as determinações micromorfométricas, foram utilizadas duas secções por folha (terço médio do limbo, região central, lado direito e esquerdo) de três folhas por indivíduo. As amostras foram seccionadas em micrótomo de mesa, posteriormente clarificadas em hipoclorito de sódio 2% por aproximadamente 10 minutos. Após clarificação, as amostras foram passadas em água destilada com ácido acético a 2% para neutralizar o hipoclorito de sódio e coradas em seguida com Safrablau (Astrablau e Safranina, 9:1 v/v). Após coradas, as secções foram submetidas a uma série alcoólica de Etanol a 30, 50, 70 e 100% e montadas em lâminas com glicerina, onde foram observadas a camada de cera epicuticular adaxial e abaxial, epiderme abaxial e adaxial, parênquima paliçádico e parênquima lacunoso, no microscópio óptico Carl Zeiss Axioskop 50, e fotografadas com câmera acoplada Canon Power Shot A620. Para dimensionar os tecidos foliares utilizou-se o programada Anati Quanti 2.0 (UFV).

## **2.6 Delineamento experimental e análises estatísticas**

O delineamento experimental utilizado foi inteiramente casualizado, com três tratamentos: Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP) com dez repetições, exceto para as análises de trocas gasosas que foram realizadas de cinco repetições. Portanto, no experimento foram analisadas de 15 a 30 plantas. Os resultados obtidos foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ). Os programas estatísticos utilizados para a realização das análises estatísticas foram STATISTICA 6.1 (Stat Soft. Inc.), Table Curve v1.1 (AISN Software) e ASSISTAT 7.5 BETA (UFCG - PB).



### 3. RESULTADOS

---

#### 3.1 Nutrientes no solo e pH

As análises do pH do solo demonstram que este é um solo bastante ácido, exibindo valores de 3,6 a 5,3 (Figura 12 e Tabela 7). Os valores médios encontrados na FO foram significativamente diferentes daqueles observados na CR e CP, exceto para as observações do perfil de 0-10 na CR que não diferiu dos valores encontrados para a mesma profundidade na FO. Tanto FO quanto CP o pH na profundidade de 0-10 diferiu dos valores encontrados nas camadas mais profundas para estas mesmas formações. Na CR o pH diferiu nas três camadas observadas, com valores mais ácidos na camada de 0-10, intermediário na camada de 10-20 e menos ácido na camada de 20-40 (Figura 12).

Para as características nutricionais do solo, observa-se que a média da concentração do nitrogênio total não diferiu em entre as formações, apresentando somente diferenças entre o perfil de 0-10 com dos perfis mais profundos (10-20 e 20-40). Na FO a concentração do N total foi 4 vezes maior no perfil de 0-10 comparando com o perfil 20-40 que apresentou a menor média. Na CR observa-se valores menores, de 3 vezes e na CP as menores diferenças, de 2 vezes, ou seja, apesar de não apresentarem diferenças significativas, a média dos teores de N total de 0-10, foi 30% maior na FO quando comparado com CP, que apresentou a menor média (Tabela 7).

As diferenças significativas das concentrações de Fósforo (P) entre as formações foram encontradas somente no perfil de 0-10 do solo. Na FO as concentrações foram 63% maiores que o observado na CR, que foi por sua vez, 75% maior que o observado na CP. As concentrações entre os perfis 10-20 e 20-40 não diferiram entre si nem entre as formações, como observado na Figura 12.

Os nutrientes  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$  e Zn não exibiram diferenças em suas concentrações, somente entre a camada superficial do solo (0-10) com as camadas inferiores (10-20 e 20-40). Para as concentrações de  $\text{K}^+$ , observa-se que na camada superficial da FO foi, aproximadamente, 4 vezes maior que na camada mais profunda. Na CP encontra-se menor variação, de 2 vezes, resultados mais expressivos quando comparado com os valores observados para  $\text{Ca}^{2+}$ . As

concentrações de Zn na camada superficial na FO foram superiores ao observado no mesmo estrato na CP, e na CR as concentrações não diferiram da FO e CP.

Os teores de  $Mg^{2+}$  no solo de CP não diferiram entre as profundidades nem em relação às outras formações. Para FO e CR observa-se diferenças nas concentrações de  $Mg^{++}$  na camada superficial em comparação com as camadas mais profundas, que não diferiram entre si. As concentrações nas camadas superficiais foram, no mínimo, de 1 a 2 vezes maiores que nas camadas mais profundas para CR e FO respectivamente.

As variações nos teores de  $Fe^{2+}$  puderam ser observadas na CP, que apresentou diferenças na sua sua camada superficial (0-10) em relação as outras formações, apesar de não ter diferido entre si nas diferentes profundidades. As formações de FO e CR apresentaram diferenças somentes entre a camada superficial do solo comparando com as camadas mais profundas, não diferindo entre as formações.

As concentrações de  $Mn^{2+}$  diferiram entre a camada superficial e as mais profundas para todos as formações. Entre as formações, esta camada superficial diferiu somente na FO em relação as outras formações, apresentando uma concentração média 100% maior que encontrada na CP, que apresentou os menores valores. No entanto as camadas de 10-20 e 20-40 não diferiram entre si nem entre os tratamentos (Figura 12).

As concentrações de  $Al^{3+}$  foram maiores na FO, apesar de não ter diferido significativamente entre as formações. Exceto na CP, os teores de  $Al^{3+}$  na camada superficial foram os mais baixos observados e diferiram das outras formações. Em resposta a profundidade, os teores de  $Al^{3+}$  foram maiores nas camadas superficiais. Na CR e na FO as profundidades de 10-20 e 20-40 não diferiram entre si. Na CP a concentração de alumínio da camada mais profunda avaliada (20-40) diferiu da camada intermediária (10-20), esta que foi similar ao estrato superior e inferior do solo para este elemento (Figura 12).

Os valores das concentrações médias de  $Na^+$  foram baixas, conforme esperado, e não diferiram entre as formações (exceto de 0-10 na CP), diferindo significativamente somente em resposta a profundidade, com maiores valores para as camadas superficiais (de 0-10) em relação as camadas mais inferiores no perfil do solo.

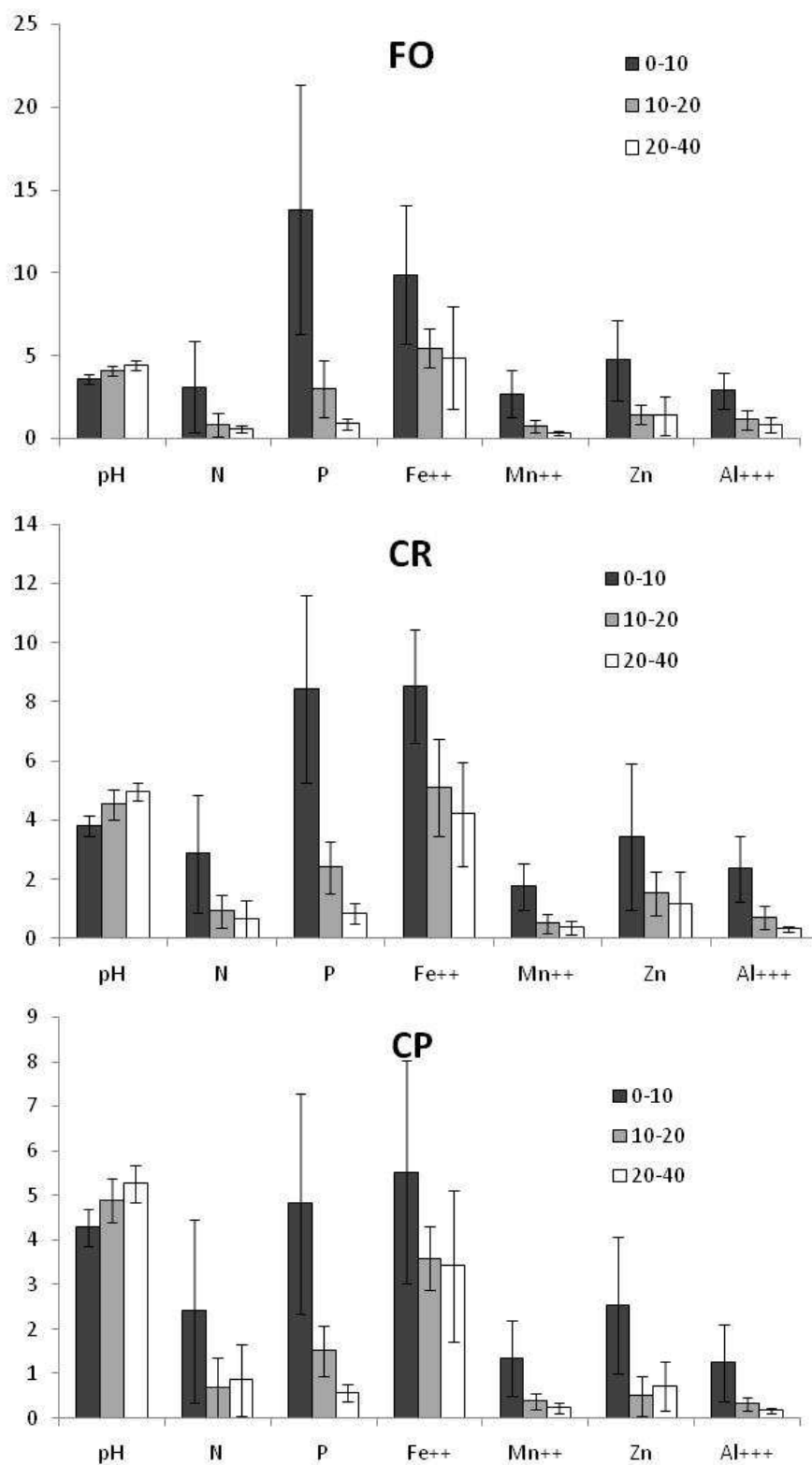


Figura 12: pH e Teores de nutrientes em solo de Floresta Ombrófila (FO), Campinarara (CR) e Campina (CP) em diferentes profundidades (0-10, 10-20 e 20-40). As unidades de medida são: Al<sup>+++</sup> (cmol<sub>c</sub> Kg<sup>-1</sup>), P, Fe, Zn, Mn (mg Kg<sup>-1</sup>) e N (g Kg<sup>-1</sup>).

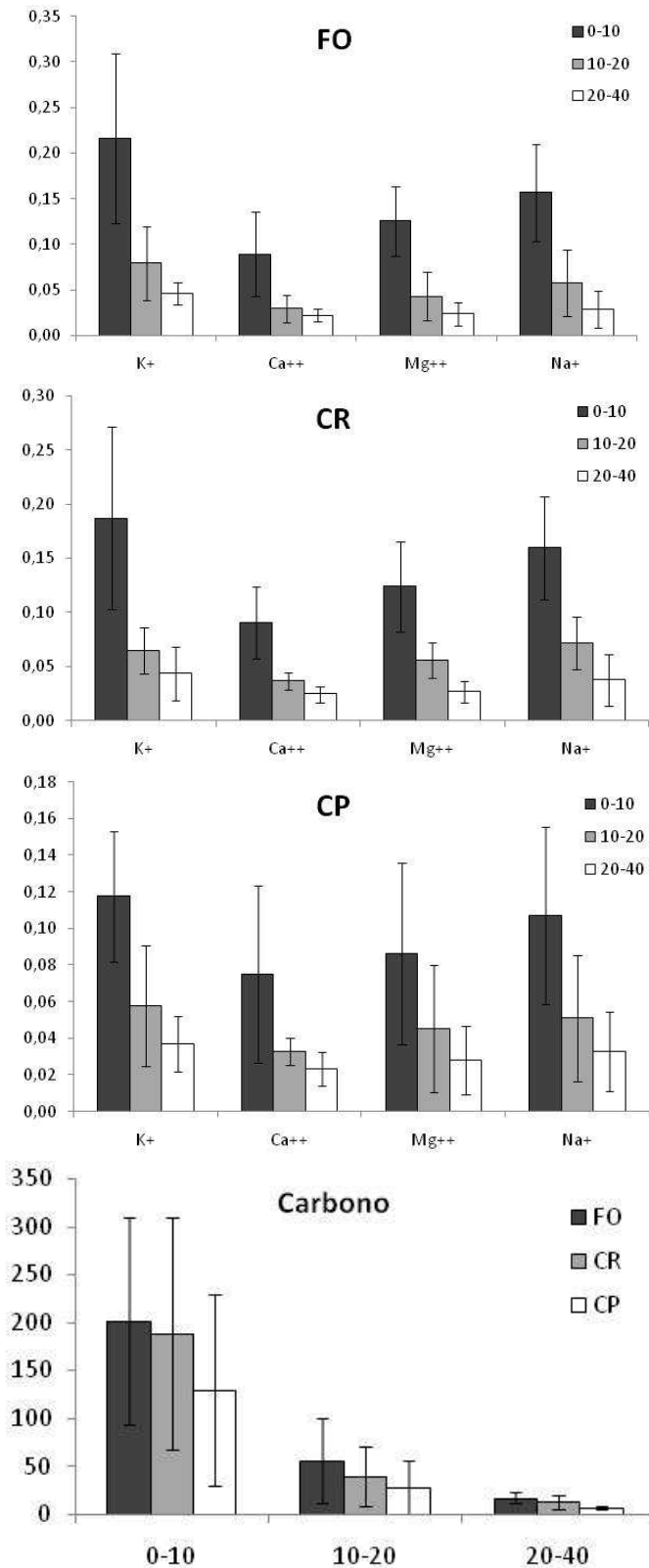


Figura 13: Teores de nutrientes e carbono em solo de Floresta Ombrófila (FO), Campinarara (CR) e Campina (CP) em diferentes profundidades (0-10, 10-20 e 20-40). As unidades de medida são: Ca<sup>++</sup>, Mg<sup>++</sup>, K<sup>+</sup> (cmol<sub>c</sub> Kg<sup>-1</sup>) e Na<sup>+</sup> (mg Kg<sup>-1</sup>).

Tabela 7: pH e Teores de nutrientes em solo de Floresta Ombrófila (FO), Campinarara (CR) e Campina (CP) em diferentes profundidades (0-10, 10-20 e 20-40). As unidades de medida são:  $\text{Al}^{3+}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$  ( $\text{cmol}_c \text{Kg}^{-1}$ ), P,  $\text{Na}^+$ , Fe, Zn, Mn ( $\text{mg Kg}^{-1}$ ) e N ( $\text{g Kg}^{-1}$ ).

	FO			CR			CP		
	0-10	10-20	20-40	0-10	10-20	20-40	0-10	10-20	20-40
<b>pH</b>	3,60 ± 0,28 bB	4,09 ± 0,30 aB	4,42 ± 0,26 aB	3,82 ± 0,34 cB	4,53 ± 0,50 bA	4,97 ± 0,29 aA	4,28 ± 0,43 bA	4,89 ± 0,48 aA	5,26 ± 0,42 aA
<b>C</b>	201,86 ± 107,55 aA	56,04 ± 44,57 bA	17,14 ± 5,92 bA	188,03 ± 121 aA	39,65 ± 31,59 bA	12,64 ± 6,65 bA	129,61 ± 99,42 aA	28,35 ± 27,64 bA	6,60 ± 1,69 bA
<b>N</b>	3,13 ± 2,74 aA	0,85 ± 0,71 bA	0,58 ± 0,19 bA	2,87 ± 1,99 aA	0,93 ± 0,57 bA	0,66 ± 0,61 bA	2,40 ± 2,05 aA	0,69 ± 0,86 bA	0,87 ± 0,80 bA
<b>K<sup>+</sup></b>	0,22 ± 0,09 aA	0,08 ± 0,04 bA	0,05 ± 0,01 bA	0,19 ± 0,08 aA	0,06 ± 0,02 bA	0,04 ± 0,02 bA	0,12 ± 0,04 bA	0,06 ± 0,03 bA	0,04 ± 0,02 bA
<b>Ca<sup>2+</sup></b>	0,09 ± 0,05 aA	0,03 ± 0,01 bA	0,02 ± 0,01 bA	0,09 ± 0,03 aA	0,04 ± 0,01 bA	0,02 ± 0,01 bA	0,07 ± 0,05 aA	0,03 ± 0,01 bA	0,02 ± 0,01 bA
<b>Mg<sup>2+</sup></b>	0,13 ± 0,04 aA	0,04 ± 0,03 bA	0,02 ± 0,01 bA	0,12 ± 0,04 aA	0,06 ± 0,02 bA	0,03 ± 0,01 bA	0,09 ± 0,05 bA	0,05 ± 0,03 bA	0,03 ± 0,02 bA
<b>P</b>	13,82 ± 7,51 aA	3,03 ± 1,72 bA	0,90 ± 0,34 bA	8,44 ± 3,16 aB	2,40 ± 0,88 bA	0,84 ± 0,35 bA	4,81 ± 2,48 aB	1,51 ± 0,56 bA	0,58 ± 0,20 bA
<b>Fe</b>	9,90 ± 4,22 aA	5,46 ± 1,15 bA	4,88 ± 3,08 bA	8,53 ± 1,93 aA	5,10 ± 1,63 bA	4,22 ± 1,75 bA	5,52 ± 2,50 aB	3,59 ± 0,71 aA	3,42 ± 1,70 aA
<b>Mn</b>	2,69 ± 1,43 aA	0,75 ± 0,39 bA	0,34 ± 0,11 bA	1,76 ± 0,78 aB	0,51 ± 0,33 bA	0,36 ± 0,25 bA	1,34 ± 0,85 aB	0,39 ± 0,17 bA	0,24 ± 0,12 bA
<b>Zn</b>	4,74 ± 2,43 aA	1,44 ± 0,58 bA	1,39 ± 1,18 bA	3,44 ± 2,48 aAB	1,51 ± 0,74 bA	1,14 ± 1,11 bA	2,54 ± 1,53 aB	0,50 ± 0,44 bA	0,73 ± 0,54 bA
<b>Al<sup>3+</sup></b>	2,89 ± 1,11 aA	1,13 ± 0,60 bA	0,83 ± 0,44 bA	2,35 ± 1,11 aA	0,72 ± 0,40 bA	0,33 ± 0,11 bA	1,25 ± 0,86 aB	0,34 ± 0,15 abA	0,18 ± 0,07 bA
<b>Na<sup>+</sup></b>	0,16 ± 0,05 aA	0,06 ± 0,04 bA	0,03 ± 0,02 bA	0,16 ± 0,05 aA	0,07 ± 0,02 bA	0,04 ± 0,02 bA	0,11 ± 0,05 aB	0,05 ± 0,03 bA	0,03 ± 0,02 bA

\*Valores médios ± desvios padrão. Médias seguidas da mesma letra não apresentam diferenças significativas (Tukey  $p \leq 0,05$ ;  $n=10$ ). Letras maiúsculas representam os tratamentos e letras minúsculas representam a profundidade do solo.

### 3.2 Nutrientes no tecido foliar

As determinações dos teores de nutrientes no tecido foliar demonstraram que dentre os elementos analisados (N, P, Ca, Mg, K, Fe, Zn e Mn) os únicos que não apresentaram diferenças significativas foram o P e o Ca.

Dentre os elementos que apresentaram diferenças, o N foi o que apresentou proporcionalmente maior diferença entre os ambientes, podendo ser observado na Tabela 9. FO e CR não diferiram entre si, no entanto estes apresentaram médias 12 e 9 vezes maiores que as observadas para CP respectivamente.

As médias observadas para Mg, os indivíduos na CR e CP não diferiram entre si. A concentração deste elemento na FO foi 37% maior comparando com a CR e 48% maior comparando com a CP.

Os indivíduos distribuídos na CR apresentaram a maior média de K, diferindo da média observada para os indivíduos de CP, exibindo valores 30% superiores. Os indivíduos de FO não apresentaram diferenças com as médias observadas para CP e CR.

As maiores concentrações de Fe foram observadas nas folhas dos indivíduos de CP, demonstrando diferença 34% acima da concentração dos indivíduos de FO. A média da concentração de Fe para os indivíduos de CR não diferiu dos indivíduos de FO e de CP (Tabela 8).

Os teores de Zn forma maiores nas folhas de CR, com concentrações média 30% acima da média dos indivíduos de FO, que diferiu significativamente. A média observada para os indivíduos de CP não diferiu dos demais.

A concentração média de Mn nas folhas dos indivíduos de CP foi 40% maior do que observado para os indivíduos na FO. Os indivíduos de CR não diferiram dos indivíduos das outras formações.

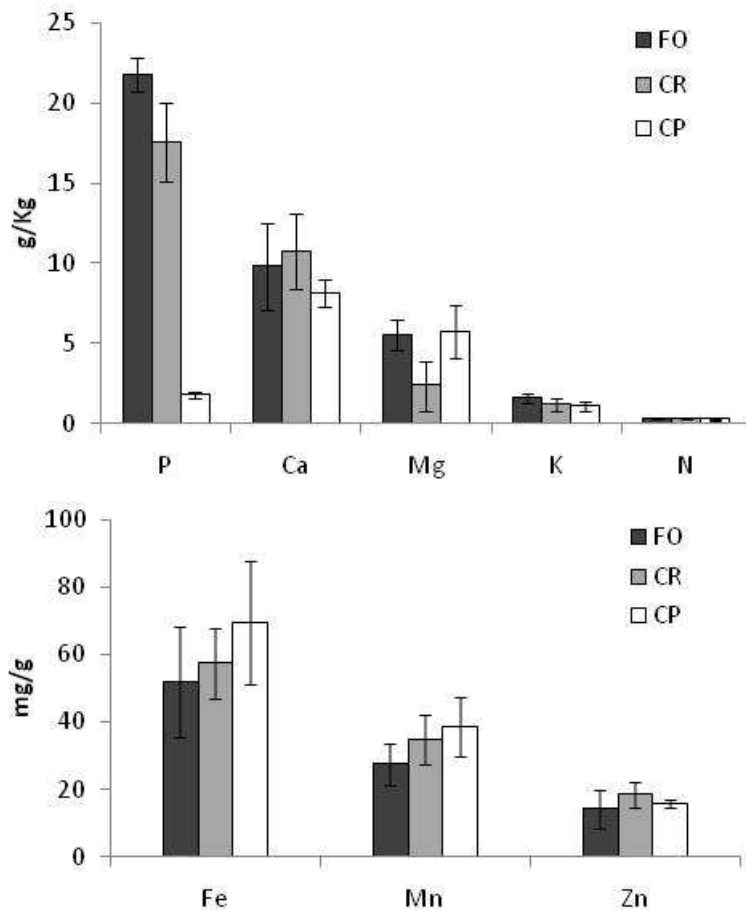


Figura 14: Concentrações de nutrientes no tecido foliar de indivíduos de Floresta ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP).

Tabela 8: Concentrações de nutrientes no tecido foliar de indivíduos de Floresta ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP).

	FO	CR	CP
N	21,77 ± 1 a	17,55 ± 3 a	1,79 ± 0,1 b
K	9,84 ± 3 ab	10,73 ± 2 a	8,17 ± 1 b
Ca	5,54 ± 1,0 a	2,36 ± 1,5 a	5,75 ± 1,7 a
Mg	1,63 ± 0,3 a	1,19 ± 0,4 b	1,10 ± 0,3 b
P	0,29 ± 0,03 a	0,30 ± 0,04 a	0,27 ± 0,02 a
Fe	51,9 ± 16 b	57,4 ± 10 ab	69,4 ± 18 a
Mn	27,49 ± 6 b	34,67 ± 8 ab	38,50 ± 9 a
Zn	14,09 ± 5 b	18,40 ± 4 a	15,8 ± 1 ab

\*Valores médios ± desvios padrão. Médias seguidas da mesma letra não apresentam diferenças significativas (Tukey  $p \leq 0,05$ ;  $n=10$ ). N, P, K, Ca, Mg ( $\text{g Kg}^{-1}$ ) e Fe, Zn e Mn ( $\text{mg Kg}^{-1}$ )

### 3.3 Eficiência na utilização de nutrientes

A eficiência na utilização dos nutrientes para os elementos N, Mg, e Mn foi diferente no gradiente vegetacional de Campina, Campinarana e Floresta Ombrófila.

No caso da eficiência na utilização do nitrogênio verificou-se a maior variação, observando nos indivíduos da CP uma eficiência 12 vezes maior quando comparado com os indivíduos de FO, que apresentaram a menor eficiência. Em comparação com os indivíduos de CR, os de CP apresentaram uma eficiência 9 vezes maior.

A eficiência da utilização do magnésio, foi 65% maior para os indivíduos de CR quando comparado com os indivíduos de FO, que apresentaram os maiores e menores valores respectivamente. Na CP os indivíduos não diferiram significativamente com os de FO e CR.

No que diz respeito ao Mn, os indivíduos de FO apresentaram média da ordem de 31% e 71% maiores que as médias observadas para os indivíduos de CR e CP respectivamente.

Para os outros nutrientes que não apresentaram diferenças significativas, observa-se, no entanto, que os indivíduos da FO apresentaram maiores médias para eficiência na utilização de Fe e Zn, o de CR para P e os de CP para K e Ca. Observamos, contudo, as menores médias de PKUE, PCaUE, PZnUE para CR, PPUE para FO e PFeUE para CP.

Tabela 9: Eficiência na utilização de nutrientes de *A. heterophylla* localizada na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP). Valores médios  $\pm$  desvios padrão.

	FO	CR	CP
PNUE (mmol mol <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	26,0 $\pm$ 3 b	89,5 $\pm$ 146 b	315,9 $\pm$ 71 a
PPUE (mmol mol <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	4220 $\pm$ 222 a	4692 $\pm$ 953 a	4262 $\pm$ 1095 a
PKUE (mmol mol <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	160,4 $\pm$ 36 a	150,7 $\pm$ 42 a	170,7 $\pm$ 49 a
PCaUE (mmol mol <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	292 $\pm$ 58 a	280 $\pm$ 61 a	300 $\pm$ 128 a
PMgUE (mmol mol <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	640 $\pm$ 167 b	1056 $\pm$ 112 a	764 $\pm$ 249 ab
PFeUE ( $\mu$ mol mol <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	53,2 $\pm$ 11 a	41,2 $\pm$ 8 a	41,0 $\pm$ 11 a
PMnUE ( $\mu$ mol mol <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	92,2 $\pm$ 12 a	69,9 $\pm$ 11 b	53,87 $\pm$ 12 b
PZnUE ( $\mu$ mol mol <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	222 $\pm$ 86 a	155 $\pm$ 46 a	168 $\pm$ 52 a

\*Médias seguidas da mesma letra não apresentam diferenças significativas (Tukey  $p \leq 0,05$ ;  $n=5$ ).

### 3.4 Área foliolar

Houve diferença significativa da área foliar entre os indivíduos de Floresta Ombrófila em relação aos indivíduos da Campinarana e Campina, apresentando folíolos



médios de  $50,5 \pm 13,6 \text{ cm}^2$ , 36,6% maior que os de Campinarana ( $37,5 \pm 9,8 \text{ cm}^2$ ) que apesar de não evidenciar diferenças significativas, apresenta tamanho médio 13,0% maior que os de Campina, com  $33,2 \pm 9,0 \text{ cm}^2$ . Os folíolos dos indivíduos na FO são 52,2% maior que os de CP (Figura 15).

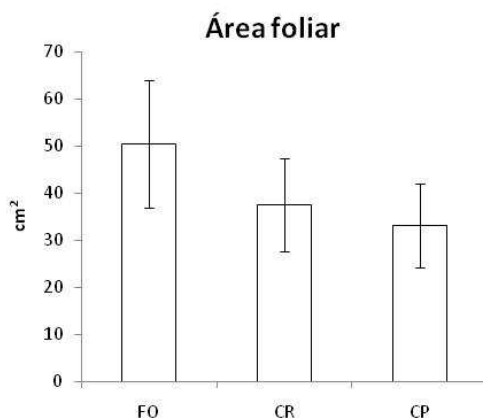


Figura 15: Área foliolar média ( $\text{cm}^2$ ) de *Aldina heterophylla* na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP).

### 3.5 Área foliar específica

A área foliar específica (AFE) foi significativamente diferente entre os indivíduos de Campinarana e Campina, apresentando valores médio de  $315,4 \pm 42$  e  $277,4 \pm 29 \text{ cm}^2\text{g}^{-1}$ , respectivamente. Os indivíduos da Floresta Ombrófila não diferiram sua AFE dos outros indivíduos, apresentando valor médio de  $296,74 \pm 20,87 \text{ cm}^2\text{g}^{-1}$ . (Figura 16)

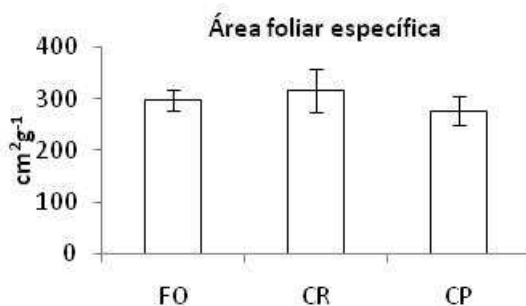


Figura 16: Área foliar específica na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP).

### 3.6 Características anatômicas quantitativas da folha

Dentre todas as estruturas anatômicas analisadas, verificaram-se diferenças significativas entre a espessura da cera epicuticular adaxial e da epiderme abaxial entre os ambientes (Tabela 10). Para a espessura total do limbo foliar, os indivíduos na FO apresentaram valor médio de  $197 \pm 13 \mu\text{m}$ , na CR  $189 \pm 16 \mu\text{m}$  e  $198 \pm 11$  na CP. O parênquima paliçádico apresentou espessuras médias de  $57 \pm 3 \mu\text{m}$  (FO);  $57 \pm 3 \mu\text{m}$  (CR) e  $56 \pm 4 \mu\text{m}$  (CP). O parênquima lacunoso não apresentou diferenças significativas, observando-se as médias de  $113 \pm 13 \mu\text{m}$  (FO),  $102 \pm 13 \mu\text{m}$  (CR) e  $113 \pm 9 \mu\text{m}$  (CP). A camada de cera adaxial diferiu entre os indivíduos da FO e CR, com espessuras médias de  $3,8 \pm 0,4 \mu\text{m}$  e  $4,2 \pm 0,4 \mu\text{m}$ , respectivamente. Para a CP obtivemos o valor médio de  $3,9 \pm 0,2 \mu\text{m}$ , não diferindo das outras formações. A epiderme abaxial diferiu entre as formações, com valores médios de  $8,6 \pm 0,5 \mu\text{m}$  (FO),  $8,4 \pm 0,5 \mu\text{m}$  (CR) e  $9,0 \pm 0,6 \mu\text{m}$  (CP) de espessura, diferente da epiderme adaxial que não diferiu entre as formações,  $9,0 \pm 0,6 \mu\text{m}$  (FO),  $189,2 \pm 15,7 \mu\text{m}$  (CR),  $198,2 \pm 11,3 \mu\text{m}$  (CP). (Tabela 10)

Tabela 10: Valores médios da espessura dos tecidos do limbo foliar de *A. heterophylla* localizada na Floresta Ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP). Valores médios  $\pm$  desvios padrão.

	Espessura total ( $\mu\text{m}$ )	Parênquima Paliçádico ( $\mu\text{m}$ )	Parênquima Lacunoso ( $\mu\text{m}$ )	Cera epicuticular adaxial ( $\mu\text{m}$ )	Epiderme adaxial ( $\mu\text{m}$ )	Epiderme abaxial ( $\mu\text{m}$ )
FO	$196,9 \pm 12,76$ a	$56,7 \pm 3,07$ a	$112,7 \pm 12,80$ a	$3,8 \pm 0,44$ b	$10,5 \pm 1,20$ a	$8,6 \pm 0,53$ ab
CR	$189,2 \pm 15,70$ a	$57,4 \pm 4,13$ a	$102,0 \pm 12,89$ a	$4,2 \pm 0,37$ a	$10,8 \pm 1,20$ a	$8,4 \pm 0,51$ b
CP	$198,2 \pm 11,36$ a	$55,8 \pm 3,98$ a	$113,05 \pm 8,92$ a	$3,9 \pm 0,22$ ab	$10,9 \pm 0,91$ a	$9,0 \pm 0,62$ a

\*Médias seguidas da mesma letra não apresentam diferenças significativas. (Tukey  $p \leq 0,05$ ;  $n=10$ )

Apesar do parênquima paliçádico e lacunoso não terem apresentado diferenças entre as formações, a relação parênquima paliçádico/parênquima lacunoso (PL/PP) apresentou diferenças significativas entre os ambientes. Os indivíduos de CP diferiram dos indivíduos de CR, com valores 14% maiores,  $2,0 \pm 0,16$  e  $1,8 \pm 0,19$ , respectivamente. Os indivíduos de FO apresentaram valores estatisticamente iguais a CP e CR, de  $2,0 \pm 0,23$ .

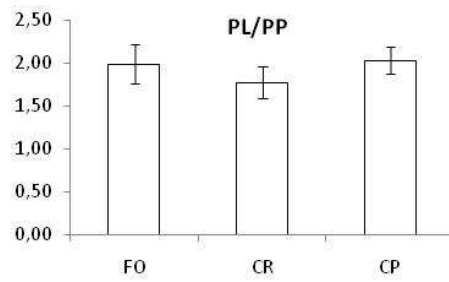


Figura 17: Razão entre o parênquima lacunoso e parênquima paliçádico de *A. heterophylla* nos diferentes ambientes: Floresta ombrófila (FO), Campinarana (CR) e Campina (CP).

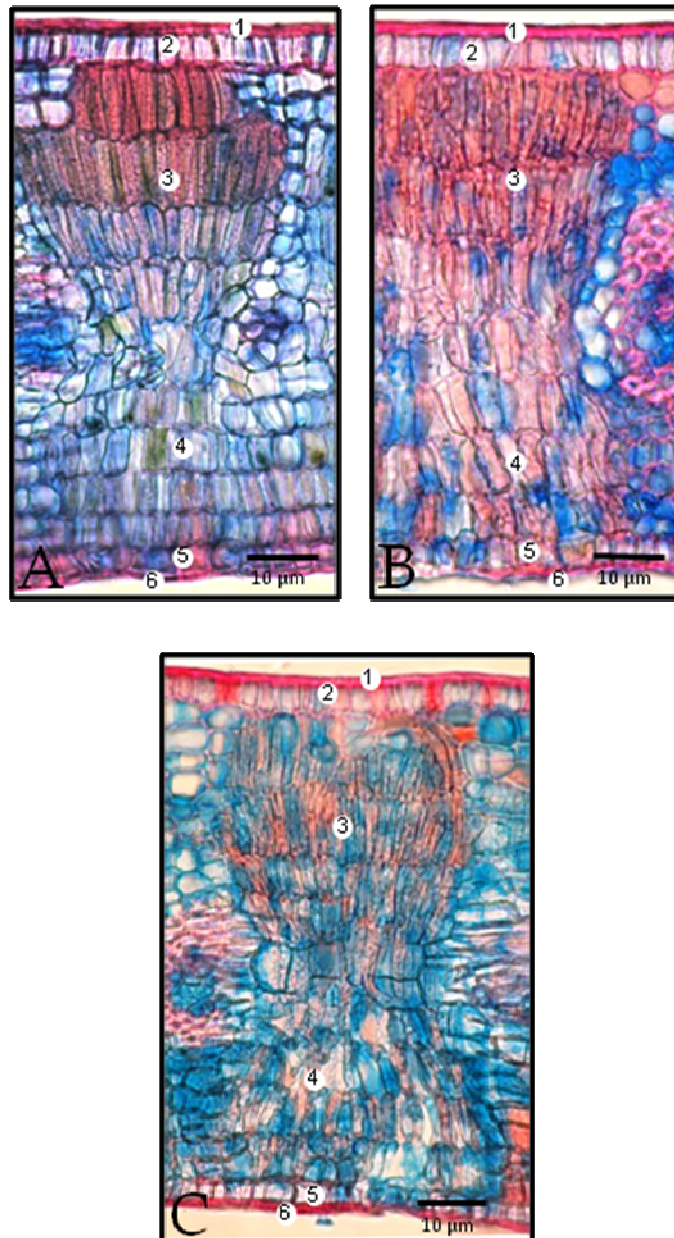


Figura 17: Fotomicrografias de seções trasnversais do limbo foliar de *Adina heterophylla* em diferentes ambientes: (A) Floresta ombrófila, (B) Campinarana e (C) Campina. 1) Parênquima Paliçádico; 2) Parênquima Lacunoso; 3) Epiderme Adaxial; 4) Epiderme Abaxial; 5) Camada de cera Adaxial; 6) Camada de cera Abaxial

#### 4. DISCUSSÃO

---

As análises químicas do solo realizadas no presente estudo exibiram valores próximos a trabalhos anteriores realizados na mesma área, com pequenas variações explicáveis pela dinâmica dos nutrientes no solo, diferentes períodos de coleta de amostra, com diferentes precipitações (Luizão, 1995). No entanto, diante do confronto de informações que já foram obtidas nestas áreas para as características químicas do solo destas formações vegetais foram confirmados os resultados de baixas concentrações de macro e micronutrientes, apresentando, assim, estas espécies alta adaptabilidade às condições oligotróficas (Rodrigues, 1961; Klinge & Medina, 1979, Silveira, 2003, Luizão, 1995).

Além das condições oligotróficas influenciarem para as características morfológicas da vegetação similar a plantas de ambientes xéricos, principalmente na campina, a elevada acidez do solo pode potencializar a limitação nutricional, visto que solos ácidos apresentam excesso de íons liberado como Al, Fe e Mn, enquanto que  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$  e  $\text{MoO}_4^{2-}$  são exauridos ou sua ocorrência ocorrem em forma difícil de ser absorvida pelas plantas.

Adicionalmente, os solos ácidos diminuem a disponibilidade de N para as plantas de forma que em pH mais elevado encontra-se maior número de microorganismos mineralizadores no solo além de, os micronutrientes Fe, Mn, e Zn em solos ácidos podem ser considerados tóxicos às plantas (Silva *et al.*, 1994; Lopes *et al.* 2002, Rosolem *et al.* 2003; Nunes *et al.* 2004).

A importância da disponibilidade ótima de N para as plantas está relacionado às funções que este mineral exerce, estruturalmente presente em segunda maior concentração, participando da formação de nucleotídeos, os quais formam os ácidos nucléicos (DNA e RNA), além de estar presente nos aminoácidos que formam as proteínas e na própria molécula de clorofila.

A atividade microbiológica dos solos deste gradiente vegetacional e a dinâmica de nutrientes evidenciam a ocorrência de algumas espécies com interações diazotróficas, não apresentando dependência a disponibilidade deste nutriente no solo (Luizão, 1995).

A *Aldina heterophylla*, bem como outras espécies com alta ocorrência nestas áreas, apresentam interações com fungos fixadores de nitrogênio. No entanto a mesma

autora relata que os solos de Campina apresentam uma baixa diversidade de fungos, possivelmente em resposta ao pH do solo (Luizão, 1995).

Neste sentido, observa-se discrepante diferença nas concentrações de N presente no tecido foliar desta espécie entre os indivíduos de Campina em relação aos indivíduos de Campinarana e Floresta ombrófila. Esta diferença pode ser explicada pela possível ausência de interações diazotróficas nos indivíduos distribuídos ao longo da Campina.

A baixa concentração de nitrogênio no tecido foliar não representou diferenças em outros aspectos metabólicos, como por exemplo, nas taxas fotossintéticas. Estes resultados reforçam a hipótese de que a *Aldina heterophylla* apresenta alta plasticidade fisiológica ao longo do gradiente, podendo ser observado na eficiência da utilização do nitrogênio (PNUE), por exemplo.

Para os nutrientes que apresentaram diferenças nas suas concentrações em função do ambiente, observa-se que estas ocorreram exclusivamente no perfil do solo de 0-10. Estas observações estão estreitamente ligadas à diferença de serrapilheira encontrada nos diferentes ambientes, refletindo na atividade microbiológica do solo e conseqüentemente na ciclagem de nutrientes (Luizão, 1995).

As diferenças observadas nas concentrações de fósforo (P), podem ser reflexo da disponibilidade de serrapilheira das formações, visto que sua maior concentração na FO corresponde ao ambiente em que se observa a maior quantidade de serrapilheira. Embora a baixa disponibilidade deste nutriente possivelmente seja responsável pelo inadequado desenvolvimento das plantas (Furtini Neto *et al.* 1999) considerando concentrações no solo ótimas de crescimento valores entre 2 e 5 g Kg<sup>-1</sup>, ou seja, muito acima do observado (Raghothama, 1999). As concentrações foliares do mesmo e a sua eficiência no uso demonstram que para esta espécie, sua disponibilidade não representa fator limitante.

No caso do Fe, em que altas concentrações no tecido foliar podem estar associado à acidez do solo, considerando que em solos menos ácidos ocorre o decréscimo da absorção em decorrência da formação de óxido e hidróxidos de baixa solubilidade (Sharma, 1991; Schimidt, 1999, Caires & Foseca, 2000, Roque *et al.* 2004). As maiores concentrações de Fe no tecido foliar foi observado na CP, onde a disponibilidade no solo deste elemento foi menor, apresentando maiores valores de pH.

Apesar das hipóteses deste trabalho terem previsto maior vulnerabilidade dos indivíduos de CP ao estresse principalmente por luz, observamos no decorrer deste

estudo que estes indivíduos não apresentaram indícios, que alterações metabólicas indicativas de estresse, pudessem estar ocorrendo. As maiores concentrações de Fe no seu tecido foliar, comparando com CR e FO, sugerem que este acúmulo, juntamente com outras estratégias contribuam para eficiente processamento de luz pelos indivíduos distribuídos neste ambiente, de forma que, o Fe é constituinte de hemoproteínas como a ferredoxina, envolvida nas reações de oxi-redução do fotossistema, além de participarem na biossíntese de pigmentos, como constituinte do precursor comum da clorofila (Taiz & Zeiger, 2004).

Apesar de não encontrar diferenças na concentração de K no solo, comparando as formações, observa-se que sua concentração no tecido foliar foi diferente entre os indivíduos localizados na Campina e Campinarana. Conforme discutido nos capítulos anteriores sobre a maior vulnerabilidade dos indivíduos de CR à limitação hídrica, os resultados de K foliar indicam ser tentativa de minimizar o possível estresse causado em função da limitação deste recurso, haja vista que K está relacionado à regulação osmótica na planta, regulando principalmente a turgescência das células estomáticas levando a sua abertura, regulando as trocas gasosas e consequentemente a perda de água do tecido foliar (Taiz & Zaiger, 2004).

O K está relacionado também à quantidade de água armazenada no tecido foliar, em que seu aumento reflete maior quantidade de água na célula. Esta condição é imprescindível para o alongamento celular e crescimento dos tecidos vegetais. Esta relação pode ter contribuído para menor área foliar observada nos indivíduos distribuídos ao longo da Campina.

A área foliolar demonstra ser uma das poucas características morfológicas que apresentaram plasticidade ao longo do gradiente.

O investimento em maior área foliolar pelos indivíduos de FO demonstra ser uma característica vantajosa visto que na FO a luz difusa presente no interior da copa é inferior que a luz difusa presente, por exemplo, no interior da copa de uma *A. heterophylla* presente na CP. Para estes indivíduos (CP) ter uma área foliolar pequena representa menores taxas de transpiração, ou seja, menor perda de água, demonstrando ser extremamente necessária para os indivíduos localizados nestas áreas uma menor área foliolar. Possivelmente esta característica pode contribuir para a ocorrência e permanência destes indivíduos nestas áreas, visto que algumas características fisiológicas, como características estomáticas e transpiração, por exemplo, que não

apresentaram diferenças entre as formações, são características medidas por unidade de área. Neste sentido, a redução efetiva da superfície de contato planta-atmosfera, que se dá pela folha, representa uma característica altamente vantajosa para ambientes em que os fatores abióticos podem levar a condições de estresse mais frequentemente, como observado nas áreas de solo exposto, como nas Campinas amazônicas.

A aclimação às condições de seca foi relatada em alguns trabalhos pelo desenvolvimento de reduzido número de folhas e área foliar, juntamente com AFE e a proporção de folhas por biomassa total da planta como uma estratégia da planta a redução da transpiração (Ogbonnaya *et al.*, 1998; Liu & Stützel, 2004; Villagra & Cavagnaro, 2006).

Sub-populações de *Eugenia calycina* ao longo do ecótono de transição cerrado/vereda apresentaram diferenças quanto à área foliar, inclusive quando cultivadas em casa de vegetação em iguais condições climatológicas, mantendo-se somente o solo de origem para o desenvolvimento das plântulas (Cardoso & Lomônaco, 2003).

O investimento em área foliar vai ao encontro das hipóteses geradas para este trabalho, onde estas formações, em que a disponibilidade de recursos fosse maior, e apresentando maior previsibilidade, as plantas responderiam com maior desenvolvimento de características plásticas (Alpert & Simms, 2002).

Resultados semelhantes para o desenvolvimento de características plásticas quando a disponibilidade de recursos fosse maior foram encontrados por Valladares *et al.* (2000) estudando 16 espécies de *Psychotria* em três ambientes diferentes quanto a luminosidade. Os autores observaram que as maiores diferenças plásticas encontradas para variáveis estruturais foi a área foliar.

Adicionalmente, a estes resultados observa-se que a área foliar específica (AFE) foi similar a outros trabalhos em que plantas crescendo em ambientes de maior incidência luminosa apresentaram menores valores de AFE (Pooter, 1999; Popma & Bongers, 1998, Sobrado & Medina, 1980, Evans & Pooter, 2001, Terashima *et al.*, 2001, Witkowski & Lamont, 1991).

Estudo sobre as características foliares de 12 espécies esclerófitas de Campina localizada na Amazônia venezuelana, exibiram valores de AFE muito abaixo dos observados para *A. heterophylla*, concluíram que existe correlação positiva do aumento da AFE com a concentração de P e N por peso seco da folha Sobrado e Medina (1980).

Estes resultados foram semelhantes ao observado neste trabalho, que apesar de dos teores de fósforo não terem apresentado diferenças, seus valores médios observados acompanharam os resultados encontrados para AFE, com maiores valores para CR, menores valores para CP e valores intermediários para FO. As diferenças observadas para a AFE entre os indivíduos de CP com os indivíduos de CR e FO (que não diferiram entre si) foi semelhante às diferenças dos teores de N foliar, que foi menor para CP e não diferiu para os indivíduos de CR e FO. Os teores de N foliar foi o principal fator que co-relacionou positivamente com o crescimento da AFE em estudo realizado em seis biomas por Reich *et al.* (1999).

Sobrado e Medina (1980) sugerem que AFE pode ser utilizada como indicador do nível de esclerofilia para as espécies de Campina, visto que a esclerofilia pode ser interpretada como resposta ao oligotrofismo de solos arenosos. Neste sentido, os indivíduos distribuídos ao longo da Campina apresentam um nível de esclerofilia maior que aqueles distribuídos ao longo da CR e FO.

Além das diferenças observadas na AFE, espécies que crescem em diferentes níveis de irradiância apresentaram diferentes espessuras do limbo foliar. Sabe-se ainda que os indivíduos em condições de menor incidência luminosa apresentaram folhas mais espessas e indivíduos em condições de maiores incidência luminosa apresentaram folhas menos espessas (Pooter, 1999; Popma & Bongers, 1998, Sobrado e Medina, 1980, Evans & Pooter, 2001, Terashima *et al.*, 2001, Witkowski & Lamont, 1991).

Nesse sentido, no entanto, observa-se que para *A. heterophylla* não ocorreu um investimento na espessura foliar como característica adaptativa. Estes dados, contudo, podem refletir tão somente o critério de amostragem empregado, uma vez que se investigou somente folhas localizadas a pleno sol no dossel.

Resultados semelhantes foram encontrados em plântulas de *Pinus koraiensis* crescendo em diferentes condições de irradiância, em que o decréscimo em AFE não refletiu mudanças adaptativas anatômicas, como a espessura do limbo. Estas mudanças foram relacionadas à densidade celular, principalmente no tratamento com alto suprimento de N (Makoto & Koike, 2007).

Os resultados quantitativos dos tecidos foliar demonstraram que apesar de não encontrar diferenças na espessura foliar entre as formações, a relação entre parênquima lacunoso e parênquima paliçádico diferiu entre os indivíduos de CP e CR. Estes



resultados sugerem que a ontogenia destes tecidos podem ser regulados por fatores ambientais.

O mesófilo de folhas crescendo em alta irradiância apresenta parênquima paliçádico bastante desenvolvido, visto que estas células facilitam a penetração de luz ao parênquima lacunoso. Esta distribuição de luz através da folha pode estar relacionado à maximização da taxa de fotossíntese e a redução da susceptibilidade a fotoinibição (De Lucia *et al*, 1996; Vogelmann & Martin, 1993; Rôças *et al*, 2001).

Contudo, os tecidos do mesófilo de *A. heterophylla* indicam que os indivíduos na Campina apresentam melhor aclimação no que se refere ao processamento da luz no tecido foliar na tentativa de minimizar os efeitos negativos causados pelo seu excesso.

Resultados semelhantes foram obtidos por Oguchi *et al.*(2003), em plantas de *Chenopodium album* crescendo em alta irradiância tiveram alongamento das células do parênquima paliçádico, além de um aumento no número de células do parênquima paliçádico, no entanto não de verificou a mudança na espessura deste tecido.

Outros autores sugerem que o estresse hídrico pode induzir aumento na densidade, redução dos espaços intercelulares e no tamanho das células do mesófilo (Bosabalidis & Kofidis, 2002; Chartzoulakis *et al*, 2002). Portanto, deve-se registrar ainda que resultados deste estudo precisam ser completados com outras análises, quanto a densidade e tamanho das células do mesófilo, com finalidade de aumentar o conhecimento das características anatômicas como preditoras do comportamento fisiológico adaptativo a condições estressantes.

#### 4. CONCLUSÕES

---

Indivíduos de *Aldina heterophylla* exibiram comportamento diferencial em resposta à concentração dos nutrientes que diferiram no solo nas diferentes formações.

A variação nutricional no solo foi grande entre as profundidades analisadas, demonstrando a importância da serrapilheira na disponibilidade de nutriente para os indivíduos destas áreas.

Os indivíduos de *Aldina heterophylla* de CR e FO apresentam interações diazotróficas, diferente dos indivíduos de CP, que depende dos teores de nitrogênio disponíveis no solo.

As grandes diferenças observadas quanto aos teores de nitrogênio foliar não influenciaram nas respostas fotossintéticas, que demonstra alta plasticidade fisiológica, podendo ser comprovada pela alta eficiência na utilização de nitrogênio.

Características morfológicas foram moduladas possivelmente pelas variações microclimáticas e edáficas, como observado na área foliar e área foliar específica para os indivíduos das diferentes formações.

## 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

- Alpert, P. E. Simms, E. L. 2002. The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evolutionary Ecology* 16: 285-297
- Barbosa, R. I.; Ferreira, C. A. 2004. Biomassa acima do solo de um ecossistema de “Campina” em Roraima, norte da Amazônia Brasileira. *Acta Amazônica*. vol. 34, n. 4, p. 577 – 586.
- Bigarella, J. J. & Ferreira, A. M. M. 1985. *Amazon geology and the Pleistocene and the Cenozoic environments and paleoclimates*. Key Environments: Amazonia. Eds G.T. Prance & T. E. Lovejoy, pp. 49-71. Pergamon Press, Oxford.
- Bongers, F., D. Engelen e H. Klinge. 1985. Phytomass structure of natural plant communities on spodosols in southern Venezuela: the Bana woodland. *Vegetatio* 63:13-34.
- Bosabalidis, A. M.; Kofidis, G. 2002. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive Cultivars. *Plant Science* 163:375-379.
- Caires, E. F.; Fonseca, A. F. 2000. Absorção de Nutrientes pela soja cultivada no sistema de plantio direto em função da calagem na superfície. *Bragantia*, Campinas, 59(2):213-220.
- Cardoso, G.; Lomônaco, C. 2003. Variações fenotípicas e potencial plástico de *Eugênia calycina* Cambess. (Myrtaceae) em uma área de transição cerrado-vereda. *Revista Brasileira de Botânica*. V. 26(1)131-140.
- Chartzoulakis, K.; Patakas, A.; Kofidis, G.; Bosabadis, A.; Nastou, A. 2002. Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relation and growth of two avocado cultivars. *Scientia Horticulturae*. 95:39-50.
- Coomes, D. A. 1997. Nutrient status of Amazonian Caatinga forests in a seasonally dry area: nutrient fluxes in litter fall and analyses of soils. *Canadian Journal of Forest Research* 27:831-839.

- De Lucia, E. H.; Nelson, K.; Vogelmann, T. C.; Smith, W. K. 1996. Contribution of intercellular reflectance to photosynthesis in shade leaves. *Plant Cell Environment*. 19:159-170.
- Duivenvoorden, J. F. 1995. Tree species composition and rain forest-environment relationships in the middle Caqueta area, Colombia, NW Amazonia. *Vegetatio* 120(2). 91-113
- Evans, J. R. & Pooter, H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell & Environment*. vol. 24, n. 8, p. 755-767.
- Falesi, L. C.; Souza Cruz, E.; Pereira, F. A. 1971. Solos do distrito agropecuário da SUFRAMA, (Km 30 – Km 79. Rod Br. 174), Manaus. *Instituto de Pesquisa de Experimentação Agropecuária da Amazônia Ocidental*. Série Solo, vol. 1, n. 1, p. 1-99.
- Fearnside, P. M. 2007. Mudanças climáticas globais e a floresta amazônica. In: Marcos Buckeridge. (Org.). *A Biologia e as Mudanças Climáticas Globais no Brasil*. São Paulo: Universidade de São Paulo.
- Ferreira, C. A. C. 1997. *Variação florística e fisionômica da vegetação de transição Campina, Campinarana e floresta de terra firme na Amazônia central, Manaus (AM)*. Dissertação de mestrado. Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.
- Franco, W.; N. Dezzeo. 1994. Soils and soil water regime in the Terra-Firme Caatinga forest complex near San Carlos de Rio Negro, state of Amazonas, Venezuela. *Interciencia* 19(6):305-316.
- Furtini Neto, A. E.; Resende, A. V.; Vale, F. R.; Faquin, V.; Fernandes. L. A. 1999. Acidez no solo, crescimento e nutrição mineral de algumas espécies arbóreas, na fase adulta de muda. *Cerne*, 5(2): 001-012.
- Johansen, D. A. 1940. *Plant Microtechnique*. New York, McGraw-Hill.
- Klinge, H.; Medina, E.; Herrera, R. 1977. Studies on the ecology of Amazon Caatinga forest in southern Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 28:270-276.

- Klinge, H.; Medina, E. 1979. Rio Negro caatingas and Campinas. Amazonas states of Venezuela and Brazil. Heathland and Related Shrublands. *Ecosystems of the World* 9<sup>a</sup>. (ed. R.L. Spetch), pp. 483-487. Elsevier Scientific Publisher, Amsterdam.
- Liu, F.; Strützel, H. 2004. Biomass partitioning, specific leaf area, and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus* spp.) in response to water stress. *Scientia horticulturae*. 102, 15-27.
- Lopes, C. F.; Tamanini, C. R.; Monte Serrat, B.; Lima, M. R. 2002. *Acidez do solo e calagem*. Curitiba: Universidade Federal do Paraná, Projeto de Extensão Universitária Solo Planta. 50p.
- Luizão, F. J. 1995. *Ecological Studies in Three Contrasting Vegetation Types in Central Amazonia*. Tese de Doutorado. University Of Stirling, US, Grã-Bretanha. 288p.
- Luizão, R. C. C. 1995. *Soil biological studies in contrasting types of vegetation in central Amazonian rain forests*. Tese de Doutorado of Stirling, US, Grã-Bretanha. 204p.
- Makoto, K.; Koike, T. 2007. Effects of nitrogen supply on photosynthetic and anatomical changes in current-year needles of *Pinus koraiensis* seedlings grown under two irradiances. *Photosynthetica* 45(1) 99-104.
- Miyazawa, M.; Pavan, M.A.; Muraoka, T., Carmo, C.A.F.S.; Mello, W.J. 1999. *Análise química de tecidos vegetais*. In: Silva, F.C. (ed.). *Manual de Análise Química de Solos, Plantas e Fertilizantes*. EMBRAPA, Brasília, Brasil, pp. 172-223.
- Nunes, F. N.; Novais, R. F.; Silva, I. R.; Gebrim, F. O.; José, J. F. B. 2004. Fluxo difusivo de ferro em solos sob influência de doses de fósforo e de níveis de acidez e umidade. *Revista Brasileira de Ciências do Solo*, 28:423-429.
- Ogbonnaya, C. I.; Nwalozie, M. C.; Roy-Macauley, H.; Annerose, D. J. M. 1998. Growth and water relations of Kenaf (*Hibiscus cannabinus* L.) under water deficit on a sand soil. *Industrial Crops & Products*. 8, 65-76.
- Oguchi, R.; Hikosaka, K.; Hirose, T. 2003. Does the photosynthetic light acclimation need change in leaf anatomy? *Plant, Cell and Environment* 26: 505-512.

- Pooter, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology*. 13, 396-410.
- Popma, J.; Bongers, F. 1998. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedling of rain Forest species. *Oecologia*. 75:625-632.
- Prance, G. T. 1975. Estudos sobre a vegetação das Campinas Amazônicas. Introdução a uma série de publicações sobre a vegetação de Campinas Amazônicas. *Acta Amazônica*. vol. 5, n. 3, p. 207-209
- Raghothama, K. G. 1999. Phosphate acquisition. Annual Review of Plant Physiology: *Plant Molecular Biology*. 50, 665-693.
- Reich, P. B.; Ellsworth, D. S.; Walters, M. B.; Vose, J. M.; Gresham, C.; Volin, J. C. 1999. Generality of leaf trait relationship: a test across six biomes. *Ecology*. 80:1955-1969.
- Rôças, G.; Scarano, F. R. 2001. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 136:231-238.
- Rodrigues, W. A. 1961. Aspectos fitossociológicos das Caatingas do Rio Negro. Museo Paraense Emilio Goeldi, *Botânica* 15, 1-41.
- Roque, C. G.; Prado, R. M.; Natale, W.; Beutler, A. N.; Centurion, J. F. 2004. Estado nutricional e profundidade da seringueira em solo com calcário aplicado superficialmente. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 30(5):485:490.
- Rosolem, C. A.; Foloni, J. S. S.; Oliveira, R. H. 2003. Dinâmica do nitrogênio no solo em razão da calagem e adubação nitrogenada, com palha na superfície. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 39(5): 485-490.
- Santos Junior, U. M.; Gonçalves, J. F. de C.; Feldpausch, T. R. 2006. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in central Amazonia. *Forest, Ecology and Management*. 226:299-309

- Schimidt, P.; Lieberei, R.; Bauch, J.; Gasparotto, L. 1999. Biomass production and mineral element content of *Swietenia macrophylla* King in the juvenile phase under plantation conditions in Central Amazonia. *BFH Mitteilungen*. 193:61-70.
- Sharma, A. 1991. Manganese in cell metabolism of higher plants. *Botanical Review*, 57(2):117(33).
- Silva, C. A.; Vale, F. R.; Guilherme, L. R. G. 1994. Efeito da calagem na mineralização do nitrogênio em solos de Minas Gerais. *Revista Brasileira de Ciências do Solo*. 18(3):471-476.
- Silva, F. C. 1999. *Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes*. Brasília: Embrapa. Solos/Embrapa Informática Agropecuária/Embrapa Comunicação para Transferência de Tecnologia. 370p.
- Silveira, M. 2003. *Vegetação e flora das Campinaranas do sudoeste amazônio (JU-008)*. Relatório apresentado a S.O.S. Amazônia como um documento componente do Documento de Defesa Técnica, que subsidiará a criação de uma unidade de conservação na região das Campinaranas do sudoeste da Amazônia. Rio Branco (AC), 26 p. (disponível em: <http://www.nybg.org/bsci/acre/pdfs/VegetacaoeFloraCampinaranas.pdf>).
- Sobrado, M. A.; Medina, E. 1980. General Morphology, Anatomical Structure, and nutrient content of sclerophyllous leaves of the “Bana” Vegetation of Amazonas. *Oecologia*, 45:341-345.
- Taiz, L.; Zeiguer, E. 2004. *Fisiologia vegetal*. Tradução, Santarem, E. R.; Mariath, J. E. de A.; Astarita, L. V.; Dillenburg, L. R.; Rosa, L. M. G.; Oliveira, P. L. de. 3 ed.- Porto Alegre: Artmed. 720p
- Terashima, I.; Miyazawa, S.; Hanba, Y. T. 2001. Why are sun leaves thicker than shade leaves? Consideration based on analyses of CO<sub>2</sub> diffusion in the leaf. *Journal of plant Research*. 114(93): 93-105
- Valladares, F.; Wright, J.; Lasso, E.; Kitajima, K.; Percy, R. W. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rain forest. *Ecology*, 81(7) 1925-1936.

- Vicentini, A. 2004. A vegetação ao longo de um gradiente edáfico no Parque Nacional do Jaú. In: Borges, S. H.; C. C. Iwanaga; Durigan, M. R. Pinheiro (eds.) *Janelas para a biodiversidade no Parque Nacional do Jaú: uma estratégia para o estudo da biodiversidade na Amazônia*. Fundação Vitória Amazônica (FVA). WWF, IBAMA< Manaus, PP. 117-143.
- Villagra, P. E.; Cavagnaro, J. B. 2006. Water stress effects on the seedling growth of *Prosopis argentina* and *Prosopis alpataco*. *Journal of Arid Environmental*. 64, 390-400
- Vitti, G. C.; Ferreira, A. C. 1997. *Síntese de análises químicas em tecido vegetal*. ESALQ – Departamento de Ciências do solo.
- Vogelmann, T. C.; Martin, G. 1993. The functional significance of palisade tissue: penetration of directional versus diffuse light. *Plant Cell and Environment*. 16:65-72.
- Witkowski, E. T. F.; Lamont, B. B. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*. 88:486-493.



## CONCLUSÕES GERAIS

---

Os indivíduos de *A. heterophylla* localizados ao longo da Campinarana estão mais vulneráveis as flutuações microclimáticas, observado principalmente pelo índice de desempenho ( $PI_{ABS}$ ) obtido por meio da fluorescência da clorofila *a*, que demonstra menor capacidade de processamento da energia incidente. Por sua vez, os indivíduos localizados ao longo da Campina apresentam alta capacidade de aclimação à altas irradiâncias e temperatura apresentando possibilidades de maior sucesso de sobrevivência frente as possíveis previsões de mudanças climáticas para a Amazônia.

Quanto à utilização da água, os indivíduos de *A. heterophylla* apresentam diferentes estratégias na utilização. Aqueles distribuídos ao longo da Floresta Ombrófila estão mais aclimatados à situações em que houver menores disponibilidades hídricas, de modo que estes utilizam mais eficientemente este recurso, e os indivíduos distribuídos ao longo da Campina utilizam este recurso, possivelmente, para evitar situações de fotodano.

Os indivíduos de *A. heterophylla* exibiram comportamento diferencial em resposta à concentração dos nutrientes no solo, que diferiram nas diferentes formações, com grande variação entre as profundidades analisadas, demonstrando a importância da serrapilheira na disponibilidade de nutriente para os indivíduos destas áreas. Os indivíduos de *A. heterophylla* de CR e FO apresentam interações diazotróficas, diferente dos indivíduos de CP, que depende dos teores de nitrogênio disponíveis no solo.

Adicionalmente, as características morfológicas foram moduladas possivelmente pelas variações microclimáticas e edáficas nas diferentes formações, como observado na área foliar e área foliar específica. Também, diferenças morfológicas observadas entre as árvores de *A. heterophylla* nas diferentes formações, principalmente quanto à estatura, pode ser resultado das taxas respiratórias, que são maiores para CP, e implicam em um menor acúmulo de biomassa, e inversamente este raciocínio serve para FO, que resulta maior acúmulo de biomassa.

Contudo, os indivíduos de Campinarana apresentaram um menor desempenho na utilização dos recursos primários, indicando serem os indivíduos mais vulneráveis às flutuações destes recursos e às possíveis mudanças climatológicas.

Por tudo isso, é possível afirmar que os indivíduos de *A. heterophylla* investem mais em plasticidade fisiológica que morfológica em resposta as variações dos fatores abióticos ao longo do gradiente vegetacional Campina, Campinarana e Floresta Ombrófila.