

**MINISTÉRIO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA – MCT
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
PROGRAMA INTEGRADO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA**

**Efeito da sazonalidade da precipitação no
crescimento e trocas gasosas em espécies arbóreas
numa floresta de terra-firme da Amazônia Central**

Keila Rêgo Mendes

Dissertação apresentada ao programa de Pós-Graduação em Biologia e Recursos Naturais (PPG-BTRN), do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Botânica.

**Manaus-AM
2009**

**MINISTÉRIO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA – MCT
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA-INPA
PROGRAMA INTEGRADO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA**

**Efeito da sazonalidade da precipitação no
crescimento e trocas gasosas em espécies arbóreas
numa floresta de terra-firme da Amazônia Central**

Keila Rêgo Mendes

ORIENTADOR: Dr. Ricardo Antonio Marengo

**Fonte de financiamento:
FAPEAM PIPT-1746/08,
MCT/INPA (PRJ 05-127/141)**

Dissertação apresentada ao programa de Pós-Graduação em Biologia e Recursos Naturais (PPG-BTRN), do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Botânica.

**Manaus-AM
2009**

FICHA CATALOGRÁFICA

Mendes, Keila R.

Efeito da sazonalidade da precipitação no crescimento e trocas gasosas em espécies arbóreas numa floresta de terra-firme da Amazônia Central / Keila Rego Mendes – 2009

Manaus/AM: INPA/UFAM, 2009.

Dissertação de mestrado 82pp: il.

1. características foliares 2. condutância estomática 3. fotossíntese 4. sub-bosque 5. variação diurna.

Sinopse:

O crescimento e as trocas gasosas foram estudados em arvoretas de sub-bosque da floresta em função da sazonalidade da precipitação na Amazônia Central.

Palavras-chave: características foliares, condutância estomática, fotossíntese, sub-bosque, variação diurna.

Key words: leaf characteristics, stomatal conductance, photosynthesis, forest understory, diurnal variation.

Dedico

*À minha mãe Sebastiana Rêgo Mendes
Aos meus irmãos Natanael, Nascimento e Kelry
Imprescindíveis no apoio
Que sempre acreditaram nos meus sonhos e
me deram força para enfrentar os desafios da vida.
A razão de todo o meu esforço.*

AGRADECIMENTOS

*“Realmente não viveu a vida aquele que não
conheceu as maravilhas do mundo tropical”.*

David Fairchild

A Deus, pela vida, saúde e por guiar e iluminar os meus caminhos.

A minha família: pelo apoio e confiança, que continua presente em todos os momentos de minha vida, especialmente à minha mãe “Sebastiana”, que representa a base da minha formação pessoal, a quem dedico também mais esta vitória e ao meu irmão “Natanael” companhia constante sem a qual não seria possível terminar esse trabalho.

Ao meu orientador, Dr. Ricardo A. Marengo, pelos ensinamentos concedidos, orientação dada com dedicação, importantes sugestões e pelo incentivo ao pensamento crítico.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, pela oportunidade da pós-graduação.

Ao Programa de Pós-graduação em Botânica (INPA), pela oportunidade de ingressar no curso de Botânica.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e Fundação de Amparo a Pesquisa na Amazônia (FAPEAM), por conceder a bolsa de estudos.

A coordenadora do curso de Botânica, Dra. Maria Lúcia Absy, pelo empenho em buscar o melhor para o Curso.

A minha querida amiga Helena Cristina, por ser sida tão fantástica em todos os momentos, pela companhia diária, carinho e que também teve ajuda fundamental durante todo meu percurso no mestrado, serei grata por toda minha vida.

Aos amigos pela imensa ajuda no trabalho de campo e na coleta dos dados: Saul Antezana, Miguel Ângelo e José Cintra.

Aos professores do curso de Botânica, pelos conhecimentos transmitidos.

Ao coordenador da CPST, Dr Joaquim dos Santos, pela atenção, colaboração e apoio logístico oferecido.

A secretaria da Botânica, em especial a Neide e Gisele, pelo constante e fundamental incentivo, pelo apoio em todos os processos administrativos que realizaram.

Ao pessoal da secretaria da CPST-INPA, especialmente a Sra. Valdecira e o Sr. Alcione pelo carinho e atenção dispensada.

Aos Doutores Joaquim dos Santos, Gil Vieira e Jochen Schongart pelas correções e sugestões do plano de dissertação e por suas contribuições como membros da banca de qualificação.

Aos revisores da dissertação Prof.^o Gustavo Maia Souza, Dr. Florian Wittmann, Prof.^o Edgar Tribuzy, Prof.^o Luis Mauro G. Rosa e Prof.^a Ana Herrera pelas correções e sugestões para o aprimoramento dessa dissertação.

Ao Laboratório Temático de Solos e Plantas – INPA – MS. Tânia Pena, Tec. Orlando F. C. Junior, Tec. Raimundo N. de Abreu Aquino, Raimundo N. de Araújo Filho e Márcio Correa.

Aos pesquisadores e amigos do Laboratório de Fitopatologia – INPA - Dra Rosalee A. Coelho Neto, MS. Luiz Alberto G. Assis e Sra. Marilene.

Ao seu Jesus, pela atenção e ajuda dispensada.

Aos companheiros de turma, pela amizade e boa convivência de alegria e bom humor.

A toda equipe do Laboratório de Ecofisiologia Florestal: Miguel, Saul, José, Simone, Nilvanda, Gracilene, Enedina e Priscila pela amizade, apoio e incentivo e a Dra. Daniela pelo carinho e por ter contribuído no esclarecimento de muitas dúvidas.

Aos meus fiéis amigos Jacques, Dinha e “mãezinha” Ivone, pela ajuda nas horas mais difíceis da minha estadia em Manaus, pelo incentivo e principalmente por acreditarem nos meus sonhos.

Ao Igor Rafael, pelo companheirismo, carinho, paciência e incentivo às minhas conquistas.

Agradeço a todos os meus verdadeiros amigos pela ajuda nos momentos de estresse.

Enfim, a todas as pessoas que, de alguma forma, contribuíram direta ou indiretamente para a realização deste trabalho.

GRATA

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	viii
LISTA DE FIGURAS	ix
RESUMO	xi
ABSTRACT	xiii
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. OBJETIVOS.....	4
2.1. Geral.....	4
2.2. Específicos:	4
3. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	5
3.1. Crescimento de árvores.....	5
3.2. Disponibilidade da água.....	6
3.3. Irradiância	7
3.4. Nutrientes	8
3.5. Temperatura	9
3.6. Condutância estomática	9
3.7. Fluorescência da clorofila a	10
3.8. Fotoinibição.....	11
3.9. Clorofilas.....	12
4. MATERIAIS E MÉTODOS.....	13
4.1. Área de Estudo	13
4.2. Espécies estudadas	14
4.3. Medição do incremento em diâmetro e altura.....	15
4.4. Parâmetros das trocas gasosas nas folhas.....	15
4.5. Fração de céu visível e índice de área foliar	15
4.6. Área foliar específica e espessura da folha	16
4.7. Determinação do conteúdo de clorofila	16
4.8. Determinação do conteúdo de nitrogênio das folhas	17
4.9. Estudo da fluorescência.....	17
4.10. Análises climáticas.....	17
4.11. Delineamento experimental e análise estatística.....	18
5. RESULTADOS E DISCUSSÃO	19
5.1. Condições ambientais.....	19
5.2. Variação interespecífica dos parâmetros estudados.....	22
5.3. Incremento em diâmetro e altura das arvoretas.....	29
5.4. Trocas gasosas.....	36
5.4.1. Fotossíntese em função do tempo.....	36
5.4.2. Relação entre C_i/C_a	40
5.5. Interações entre as variáveis estudadas	41
5.5.1. Fração de céu visível.....	41
5.5.2. Área foliar específica	48
5.5.3. Espessura seca e espessura fresca da folha.....	51
5.5.4. Conteúdo absoluto de clorofila	53
6. CONCLUSÕES	56
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	57
ANEXO – ANOVA.....	67

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Relação das espécies estudadas e suas respectivas famílias.	14
Tabela 2 - Variáveis comparativas (média + DP) entre os meses de janeiro (época chuvosa) e agosto (época seca) de 2008.	20
Tabela 3 - Fotossíntese potencial (A_{pot}) e relação F_v/F_m em dez espécies florestais da Amazônia. Cada valor corresponde à média de duas épocas (chuvosa e seca) de medição e de três plantas por espécie.	22
Tabela 4 - Efeito da época do ano na fotossíntese máxima (A_{max}), fração de céu visível (FCV), índice de área foliar (IAF) e radiação fotossinteticamente ativa acima do dossel.....	23
Tabela 5 - Variação entre espécies nas variáveis condutância estomática (g_s [380] e g_s [2000]), área foliar específica (AFE), espessura fresca e seca e nitrogênio foliar em dez espécies florestais da Amazônia.	25
Tabela 6 - Conteúdo de clorofila <i>a</i> , <i>b</i> e total em dez espécies florestais da Amazônia nas duas épocas do ano (chuvosa e seca) de 2008. Cada valor corresponde à média de três plantas por espécie.	27
Tabela 7 - Conteúdo de carotenóides e relação clorofila <i>a/b</i> e relação clorofila/carotenóides.....	28
Tabela 8 - Incremento médio anual em diâmetro e altura em dez espécies florestais da Amazônia.	29

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Mapa do Estado do Amazonas indicando a localização da área de estudo.....	13
Figura 2 - Precipitação média mensal na área de estudo.	19
Figura 3 - Radiação fotossinteticamente ativa, temperatura e umidade relativa do ar no sub-bosque da floresta.....	21
Figura 4 - Radiação fotossinteticamente ativa no dossel da floresta em função do tempo. Dados coletados no mês de janeiro (época chuvosa) e agosto (época seca) de 2008.	21
Figura 5 - Relação entre incremento mensal em altura (IMA), incremento mensal em diâmetro (IMD) e precipitação.	30
Figura 6 - Relação entre fração de céu visível (FCV) e incremento anual em diâmetro (IAD) e incremento anual em altura (IAA) nas épocas chuvosa e seca.	32
Figura 7 - Relação entre incremento anual em diâmetro (IAD) e diâmetro inicial.....	33
Figura 8 - Relação entre capacidade fotossintética e incremento anual em diâmetro (IAD) determinada nas épocas chuvosa e seca.	34
Figura 9 - Exemplo ilustrativo da interrupção no incremento em altura numa árvore na fase juvenil.	35
Figura 10 - Variação diurna da fotossíntese máxima (A , A_{\max}) e condutância estomática (B , $g_{s[380]}$).	37
Figura 11 - Relação entre a condutância estomática ($g_{s[380]}$ e $g_{s[2000]}$) e a fotossíntese máxima (A , A_{\max}) e fotossíntese potencial (B , A_{pot}).	39
Figura 12 - Relação entre C_i/C_a e condutância estomática (g_s).....	40

Figura 13 - Relação entre o índice de área foliar (IAF) e a fração de céu visível (FCV).....	41
Figura 14 - Relação entre fotossíntese potencial (A_{pot}) e fração de céu visível (FCV).	42
Figura 15 - Relação entre área foliar específica (AFE) e fração de céu visível (FCV).	43
Figura 16 - Relação entre espessura fresca e seca da folha e a fração de céu visível (FCV).	44
Figura 17 - Relação entre conteúdo de clorofila total e fração de céu visível (FCV).	45
Figura 18 - Relação entre conteúdo de clorofila <i>a</i> e clorofila <i>b</i> e a fração de céu visível (FCV).	46
Figura 19 - Relação entre fotossíntese potencial (A_{pot}), fração de céu visível (FCV) e relação F_v/F_m ,.....	47
Figura 20 - Relação entre espessura seca, clorofila total, nitrogênio e área foliar específica (AFE).	49
Figura 21 - Relação entre fotossíntese potencial (A_{pot}) e área foliar específica (AFE).	50
Figura 22 - Relação entre fotossíntese potencial (A_{pot}) e espessura seca e fresca da folha.	51
Figura 23 - Relação entre espessura seca da folha e nitrogênio.	52
Figura 24 - Relação entre a fotossíntese potencial (A_{pot}) e clorofila total.	53
Figura 25 - Relação entre fotossíntese potencial (A_{pot}), clorofila total e nitrogênio.	54

RESUMO

Os objetivos deste trabalho foram determinar o efeito da sazonalidade da precipitação, no crescimento e nas trocas gasosas de arvoretas numa floresta de terra firme na Amazônia Central. Também estudou-se o efeito da variação diurna nas taxas fotossintéticas, e a relação das taxas fotossintéticas com o crescimento das arvoretas. O estudo foi realizado na Estação Experimental de Silvicultura Tropical (Núcleo ZF-2) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (02° 36' 21" Sul; 60° 08' 11" Oeste) utilizando-se dez espécies arbóreas na fase juvenil entre 1 e 3 m. Dados de altura e diâmetro à 50 cm acima da base foram coletados mensalmente nos anos de 2007 e 2008, as demais variáveis foram coletadas na época de chuva e seca de 2008. A fração de céu visível (FCV) foi mensurada em microsítios usando um analisador do dossel (LAI-2000, Li-Cor, EUA). As trocas gasosas foram mensuradas com um sistema portátil (Li-6400, Li-Cor, EUA) utilizando-se uma a três folhas por planta e três plantas por espécie. A fotossíntese máxima (A_{max}) e a fotossíntese potencial (A_{pot}) foram medidas respectivamente em concentração de CO_2 em $380 \mu mol mol^{-1}$ e $2000 \mu mol mol^{-1}$ e luz saturante. O efeito do horário do dia no funcionamento dos estômatos e nas taxas fotossintéticas (A_{max}) foi avaliado mediante a coleta de dados entre 06:00 e 18:00 h. Os teores de clorofila e nitrogênio foram obtidos respectivamente segundo os métodos de Arnon e Kjeldahl. A média de incremento anual em diâmetro (IAD) foi de 0,9 mm, enquanto que para altura (IAA) as médias não ultrapassaram 0,07 m. A condutância estomática (g_s) e A_{max} apresentaram forte variação diurna, mas houve pouco efeito do horário do dia em A_{pot} . Em função da pouca variabilidade nos valores da fotossíntese potencial (A_{pot}) ao longo do dia as variáveis (taxas de incremento, área foliar específica, AFE, etc) foram examinadas com relação à A_{pot} . Não foi encontrado efeito da época do ano em IAD e IAA. Foi observado efeito da época do ano (chuvosa e seca) em A_{max} , índice de área foliar (IAF), fração de céu visível (FCV) e nos teores de clorofila. Não houve efeito significativo ($P > 0,05$) da época do ano e nem das espécies em A_{pot} . No entanto, FCV teve efeito positivo ($P \leq 0,05$) em IAD, IAA, A_{pot} , nas características foliares (AFE e espessura da folha) e teores de clorofila. Foi concluído que em comparação com A_{max} , A_{pot} é o melhor critério para determinar a capacidade fotossintética de arvoretas crescendo no sub-bosque, pela sua pouca variação ao longo

do dia. Mostrou-se também que pequenas variações em FCV influenciam significativamente o incremento em altura e diâmetro das arvoretas, assim como na fisiologia da folha e características anatômicas da folha (AFE e espessura da folha).

Palavras-chave: características foliares, condutância estomática, época do ano, fração de céu visível, fotossíntese potencial, sub-bosque, variação diurna.

ABSTRACT

The objectives of this study were to determine the effect of the rainfall pattern on growth and leaf gas exchange in saplings of ten tree species in a terra-firma rainforest of Central Amazonia. I also studied the effect of diurnal variation on photosynthetic rates (A), and the relationship between A and growth rates of saplings. The study was conducted at the Experimental Station of Tropical Forestry (ZF2 reserve) of the National Institute for Research in the Amazon (02° 36' 21" S; 60° 08' 11" W). I utilized tree species in the juvenile stage, 1-3 m tall. Data of monthly increase in diameter (at 50 cm above the stem base) and height were collected in 2007 and 2008. Whereas, other data were collected in the rainy and dry seasons of 2008. The fraction of visible sky (FCV) in microsites was measured with a canopy analyzer (LAI-2000, Li-Cor, USA). Gas exchange rates were measured with a portable photosynthesis system (Li-6400, Li-Cor, USA) using one to three leaves per plant and three plants per species. Light-saturated photosynthesis (A_{\max}) and potential photosynthesis (A_{pot}) were measured at light saturation and CO_2 concentrations of 380 and 2000 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, respectively. The effect of time of day on stomatal functioning and photosynthetic rates (A_{\max}) was assessed by collecting data between 06:00 and 18:00 h. Chlorophyll and nitrogen content were obtained by the Arnon and Kjeldahl's methods, respectively. Average annual increase in diameter (IAD) was 0.90 mm, while mean annual increase in height (IAA) did not exceed 0.07 m. Stomatal conductance (g_s) and A_{\max} had high diurnal variation, but there was no effect time of day on A_{pot} . Because A_{pot} remained quite constant for most of the day, the effect of studied variables (growth rates, specific leaf area, AFE, etc) on photosynthetic rates were examined with respect to A_{pot} . I found no effect of the rainy pattern (dry and rainy season) on IAD or IAA. However, I found effect of the rainfall regime on A_{\max} , leaf area index (IAF), FCV, and chlorophyll content. Also, there was no effect of the rainfall regime and species on A_{pot} . However, FCV had significant effects on IAD, IAA, A_{pot} , and leaf traits (AFE, leaf thickness) and chlorophyll content. I conclude that because A_{pot} is less sensitive to g_s changes, A_{pot} best describes photosynthetic characteristic of saplings growing at the forest understorey. I also found that little variation in FCV has a

significant effect on IAA, IAD, leaf physiology (A) and leaf anatomy traits (AFE, leaf thickness).

Key words: diurnal variation, fraction of sky visible, forest understorey, potential photosynthesis, rainfall pattern, stomatal conductance.

1. INTRODUÇÃO

As florestas tropicais são responsáveis por metade do carbono fixado pelas plantas e conseqüentemente, desempenha papel importante no balanço global do carbono e na redução dos efeitos derivados da deposição de carbono na atmosfera (Falkowski et al., 2000).

A floresta Amazônica está sendo cada vez mais afetada pela atividade humana, diretamente pelo desmatamento, atividade agrícola e produção de poluentes, ou indiretamente via alterações nos ciclos biogeoquímicos, tais como o ciclo do carbono, água e nitrogênio (Phillips et al., 1998; 2002). Além disso, a Amazônia apresenta papel fundamental na fixação de CO₂, via fotossíntese, pois é um processo que atenua o impacto do carbono na atmosfera. Uma vez que uma elevada proporção de espécies vivas pertencentes a quase todos os grupos taxonômicos está presente nesta floresta, a perda da mesma implica a perda de espécies.

Uma caracterização precisa da fixação de carbono e sua relação com os principais fatores do ambiente que afetam o ganho líquido de biomassa são essenciais para a construção de modelos que permitam prognosticar com precisão a produtividade primária de um ecossistema florestal. Isto mostra a importância dos trabalhos realizados *in loco*, com medições em árvores individuais, nos estudos de meio e longo prazo e que visam avaliar os efeitos dos fatores do ambiente na fisiologia da planta.

Na Amazônia Central as árvores apresentam um crescimento mais lento do que em outras florestas tropicais, sendo o crescimento em diâmetro em torno de 1 mm por ano, em conseqüência disso árvores jovens de dossel (arvoretas) podem levar até 150 anos para atingir o dossel da floresta (Clark & Clark, 1992). Algumas arvoretas da sucessão tardia (aclimatadas à sombra) podem demorar até 83 anos para atingir um diâmetro à altura do peito (DAP) de 10 cm (Clark & Clark, 2001), ou seja, um crescimento de aproximadamente 1 mm por ano. A variabilidade no regime hídrico pode acarretar alterações nas taxas de crescimento arbóreo (Clark & Clark, 1994), uma vez que a precipitação é a maior fonte de umidade do solo e conseqüentemente a principal fonte de água para a vegetação.

Em regiões com vegetação densa, como a floresta amazônica, o crescimento e a sobrevivência de espécies arbóreas no sub-bosque estão limitados, principalmente, pela disponibilidade de irradiância (King, 1994; Marengo & Vieira, 2005), pois a quantidade

de irradiância que chega ao sub-bosque é baixa (aproximadamente $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), ou seja, menos de 1% da radiação solar plena. Além disso, a copa das árvores também influencia a qualidade da irradiância que chega até as plantas do sub-bosque o que pode afetar o padrão de crescimento no sub-bosque das arvoretas da floresta (Tinoco-Ojanguren & Pearcy, 1995).

A disponibilidade de irradiância no sub-bosque da floresta depende de vários fatores, tais como horário do dia e nebulosidade bem como das aberturas e mini-aberturas do dossel da floresta visíveis do sub-bosque. Assim, a fração de céu visível para um observador localizado no sub-bosque (FCV) pode ser utilizada como um índice para se inferir sobre o grau de radiação disponível no sub-bosque. A fração de céu visível (FCV) do sub-bosque reflete diretamente radiação disponível para as espécies que regeneram no sub-bosque e dependem do índice de área foliar do dossel da floresta. Na copa da árvore, nem toda radiação fotossinteticamente ativa (RFA) incidente é interceptada ou absorvida pelas folhas. Isso porque, ao atingir a lâmina foliar uma fração é refletida para a atmosfera e outra é transmitida em função do índice de área foliar. O índice de área foliar determina e controla a interceptação da água no dossel, irradiância, e as trocas gasosas. Toda a mudança no índice de área foliar do dossel (pelas tempestades, pela desfolhação, seca, ou por ação do homem) é acompanhada por modificações na produtividade das árvores (Bréda, 2003).

A extração seletiva de árvores de grande porte tem diversos efeitos na vegetação do sub-bosque. A queda natural das árvores pode criar pequenas aberturas que aumentam a disponibilidade de irradiância no sub-bosque (Pearcy, 1990). Estas aberturas são essenciais para o funcionamento da floresta. Entretanto, a redução drástica do dossel da floresta devida o corte seletivo aumenta extremamente os níveis de irradiância no sub-bosque da floresta, que causa efeitos ecológicos e ecofisiológicos na vegetação do sub-bosque (Marenco & Vieira, 2005).

Algumas adaptações observadas em plantas de sombra abrangem modificações na estrutura foliar incluindo diminuição da espessura foliar e da densidade estomática (Boardmann, 1977). Além disso, em plantas de sombra é baixa a relação clorofila a/b, devido a um menor conteúdo de complexos antenas do fotossistema II (Hikosaka & Terashima, 1995). Modificações na espessura da folha e na área foliar específica são importantes mecanismos adaptativos pela forte correlação que existe entre essas variáveis e a capacidade fotossintética da planta (Niinemets, 1999).

Um dos fatores bioquímicos da folha responsáveis pela diferenciação no desempenho fotossintético das espécies é o conteúdo de clorofila e pigmentos acessórios das suas folhas (Givnish, 1988). O conteúdo de cada um desses pigmentos nas folhas pode fornecer informações importantes sobre o tipo de radiação (cor) absorvida e a atividade desses pigmentos em relação à radiação no ambiente. Numa mesma espécie, as plantas que crescem em alta irradiância têm folhas mais espessas que plantas crescidas em ambiente de sombra, pois a irradiância estimula o desenvolvimento do tecido paliçádico e esponjoso do mesófilo. Acredita-se que baixos valores de AFE diminuem a quantidade de área foliar disponível para a interceptação da irradiância e o ganho de carbono fotossintético (Boardmann, 1977).

Vários fatores controlam a abertura e fechamento dos estômatos, incluindo concentração de CO₂, irradiância e umidade do ar (Assmann, 1999). Exceto nas plantas com metabolismo ácido das crassuláceas, os estômatos abrem ao amanhecer e fecham ao final do dia. Em condições de déficit hídrico, como pode ocorrer na época de seca, os estômatos fecham independente da irradiância, porém, a falta de água pode interferir na abertura estomática desde que não haja falta de CO₂ na folha (Marengo & Lopes, 2009). A variação diurna influencia à captura de CO₂ e de modo geral a abertura estomática é regulada pela intensidade da irradiância, por isso, a resistência estomática pode impor limitações nas taxas fotossintéticas em espécies de sub-bosque (Lowlor & Cornic, 2002). A condutância estomática é muito baixa de manhã cedo e ao final da tarde. A condutância estomática (g_s) em geral diminui durante o dia conforme aumenta o déficit de pressão de vapor (DPV) entre a folha e a atmosfera (Schulze & Hall, 1982), contudo, há diferenças significativas entre espécies (Maruyama et al., 2005). A regulação da condutância estomática é um processo extremamente complexo envolvendo fatores do ambiente e da própria planta.

Na atualidade não se sabe com certeza se as espécies arbóreas da Amazônia Central crescem a taxas maiores na época seca ou na chuvosa. Vieira et al. (2005), por exemplo, encontraram que árvores de dossel crescem mais rápido na época chuvosa, mas estudos feitos utilizando imagens de satélite mostram que florestas da Amazônia Central apresentam maior enverdecimento na época seca (Huete et al, 2006). Estas aparentes contradições justificam a realização de estudos para se obter uma melhor compreensão deste assunto. Por outro lado, há pouquíssima informação sobre o crescimento de árvores de dossel na fase juvenil (arvoretas), justificando-se a realização de pesquisas

sobre o tema. Também, existe pouca informação nos efeitos da sazonalidade da precipitação em parâmetros das trocas gasosas das folhas em arvoretas de sub-bosque no interior da floresta. Esta informação pode ser útil na elaboração de modelos que visam prever cenários sobre a fixação de carbono, também pode ajudar a explicar a dinâmica da comunidade no sub-bosque de florestas tropicais. Assim sendo, o objetivo principal deste trabalho foi determinar o efeito da sazonalidade da precipitação no crescimento e nas trocas gasosas de dez espécies arbóreas em uma floresta na Amazônia Central.

2. OBJETIVOS

2.1. Geral

Determinar o efeito da sazonalidade da precipitação no crescimento e nas trocas gasosas de arvoretas numa floresta de terra firme na Amazônia Central.

2.2. Específicos:

- ❖ Determinar o efeito da sazonalidade da precipitação no incremento em altura e diâmetro das arvoretas;
- ❖ Determinar o efeito da sazonalidade da precipitação nas trocas gasosas;
- ❖ Estudar a variabilidade entre espécies em relação à taxa de incremento em altura e diâmetro e fotossíntese;
- ❖ Determinar o efeito da fração de céu visível no sub-bosque e características foliares nas taxas fotossintéticas;
- ❖ Determinar a relação entre conteúdo de nitrogênio e a fotossíntese.
- ❖ Determinar a relação entre conteúdo de clorofila e nitrogênio.

3. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

3.1. Crescimento de árvores

O crescimento das plantas é o resultado da diferença entre os ganhos de carbono via fotossíntese e as perdas de carbono, incluindo aquelas devido à produção de exsudatos, liberação de compostos carbonados voláteis, mas, sobretudo, devido à respiração. Isto torna necessário conhecer quais são os fatores que afetam os dois processos metabólicos básicos. A fotossíntese consiste na oxidação da água e na redução de CO₂ para formar compostos orgânicos, levando finalmente à síntese de carboidratos.

Entre os fatores ambientais, a irradiância parece ser o fator mais importante na limitação de crescimento, particularmente para as plântulas, mudas, e plantas de sub-bosque (Fetcher et al., 1994). A respiração é um dos fatores fisiológicos importantes no balanço de carbono, e por isso pode ajudar explicar a queda da produtividade da floresta, ou seja, a medida que aumenta a idade da floresta, maiores são os custos respiratórios das árvores, o que pode levar a queda do crescimento (Ryan & Yoder, 1997).

Também se aplica o enfoque ecofisiológico para determinar as taxas dos processos fisiológicos individuais que, integrados determinam o crescimento e a produtividade do vegetal. Balanços de carbono são proveitosos para integrar informações fisiológicas e prováveis respostas a mudanças do ambiente, mas a sua determinação é complexa, pois é muito difícil se estimar a taxa de respiração das raízes. Desde modo, o método mais prático para se determinar o desempenho fisiológico da planta no seu meio consiste em se mensurar diretamente a taxa de crescimento da planta. Este método tem duas vantagens: primeiro, o crescimento da planta integra efeitos ambientais nos processos fisiológicos primários (fotossíntese e respiração); segundo, os parâmetros, tais como sobrevivência, capacidade competitiva e reprodução, são fortemente correlacionados ao crescimento da planta (Fetcher et al., 1994).

O crescimento de árvores pioneiras nos trópicos pode ser bastante rápido. Altas taxas de crescimento anual em diâmetro (20 a 30 mm) e altura (5 m por ano) são comumente relatadas em plantas pioneiras. Em contraste, espécies sucessionais tardias crescem mais lentamente, em torno de 1 mm por ano (Vieira et al., 2005).

3.2. Disponibilidade da água

As florestas tropicais têm um papel importante na regulação do clima. Na Amazônia, aproximadamente 50% da precipitação é reciclada dentro das florestas (Salati, 1983). Quando a Floresta é retirada, não ocorre retenção de umidade pela vegetação, ocorrendo um dessecamento na atmosfera e no clima da região. A distribuição das chuvas na Amazônia divide-se em duas fases: seca (na verdade de menor precipitação) nos meses de julho a setembro e chuvosa nos meses de outubro a junho, essa variação no regime hídrico da região pode influenciar o potencial hídrico da planta. As variações no teor de água da planta podem afetar o diâmetro das árvores ao alterar a hidratação da madeira (Simonneau et al., 1993). Há vários relatos que mostra que variações na umidade do solo ou no potencial hídrico do tronco da árvore causam variações do diâmetro do tronco, o que está associado à demanda evaporativa da atmosfera e conseqüentemente a transpiração da planta. Em *Chamaecyparis obtuse*, entretanto, foi observado que a espessura do floema é fator preponderante para variação em diâmetro de galhos grossos (Ueda & Shibata, 2001).

A água absorvida pelas plantas pode passar para o meio na forma líquida (gutação), entretanto, o fenômeno mais destacado na perda de água da planta é a transpiração que ocorre principalmente através dos estômatos, responsáveis pela eliminação de mais 95% da água transpirada. Durante o processo da transpiração a planta libera água em forma gasosa a partir de qualquer superfície exposta ao ar, principalmente pela folha, órgão da planta que contém a grande maioria dos estômatos da planta (Marengo & Lopes, 2009). Durante a noite, se o solo estiver suficientemente úmido, a planta é capaz de repor a água perdida durante o dia, acumulando-a novamente nos tecidos parenquimáticos do tronco (Salisbury & Ross, 1992). Entretanto, quando os períodos de seca são prolongados a capacidade do solo para suprir água é limitada o que pode causar diminuição da quantidade de água armazenada nos caules e levar a uma diminuição do diâmetro das árvores. Além disso, a baixa umidade no solo leva à diminuição gradual da fotossíntese pela maior resistência à fixação do CO₂ em decorrência do fechamento dos estômatos (Farquhar, 1978).

3.3. Irradiância

A radiação luminosa é transportada em forma de quanta ou fótons, com um comprimento de onda associado. A maior parte (98%) da radiação eletromagnética emitida pelo sol tem um comprimento de onda que varia entre 300 e 3000 nm (Tang, 1997). Parte desta energia que é utilizada na fotossíntese, trata-se da radiação fotossinteticamente ativa (RFA), cujo comprimento de onda compreende de 400 a 700 nm. Entretanto, pode-se mencionar que a radiação que tem efeitos fisiológicos na planta está compreendida entre 300 e 1000 nm, cuja faixa é conhecida como janela biológica (Tang, 1997). Comprimentos maiores de 700 e menores que 400 nm influenciam o desenvolvimento da planta via seu efeito na fotomorfogênese.

Quando a irradiância passa pela atmosfera terrestre é modificada pela reflexão, absorção e dispersão de vários componentes da atmosfera. Essa passagem muda a quantidade, qualidade e direção da irradiância. Ao nível do mar, a proporção de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) que atinge o solo é de 45%, da radiação solar total. Em média a fração restante inclui radiação ultravioleta (3 a 5%) e radiação vermelho extremo (em torno de 50%), esta proporção varia em função de fatores ambientais como a nebulosidade (Chazdon & Pearcy, 1991, Salisbury & Ross, 1992).

A disponibilidade de irradiância é um dos fatores ambientais que mais limita o crescimento, a sobrevivência e a reprodução das plantas. Nas florestas tropicais úmidas a irradiância é muito variável. Em um dia ensolarado, a RFA varia de menos de $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ no sub-bosque da floresta, a mais de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ nas clareiras médias. Em florestas tropicais úmidas, alta disponibilidade de irradiância nas aberturas ou clareiras promove preferencialmente o crescimento de espécies pioneiras. Entretanto, o padrão de crescimento da planta varia em função da forma e tamanho da clareira (Fetcher et al., 1994).

A irradiância que passa através de um dossel da floresta tem baixa proporção de radiação nos comprimentos de onda vermelho e azul. Por isso, há redução na relação de vermelho a vermelho distante (V/V_D) de 1,2 em céu aberto para 0,2 no sub-bosque, em sombra densa (Bazzaz & Pickett, 1980; Chazdon, 1988; Chazdon & Pearcy, 1991). As plantas, principalmente as pioneiras, são sensíveis a variações na relação V/V_D . Em plantas jovens quando a relação V/V_D é baixa, observa-se alongação do entrenó e aumento na área foliar específica (Dalling et al., 1999).

Do ponto de vista fotossintético, as respostas da planta a variações na irradiância ocorrem muito rapidamente. A fotossíntese (A) aumenta com a irradiância até atingir o ponto de saturação por irradiância (I_s), em que o aumento na radiação não causa aumento na taxa de fotossíntese. Entre a irradiância de saturação (I_s) e a escuridão, está a irradiância de compensação (I_c) fase em que a fotossíntese bruta apenas compensa as perdas de CO_2 por respiração, sendo a fotossíntese líquida é igual à zero. A irradiância de compensação varia de acordo com a espécie, com as condições ambientais e com a RFA durante o crescimento da planta, concentração de CO_2 e a temperatura (Boardmann, 1977).

Embora plantas de sub-bosque pareçam capazes de manter um balanço positivo de carbono na ausência de feixes de radiação direta (*sunflecks*), a irradiância permanece como fator ambiental limitante para o crescimento e reprodução em ambientes de sub-bosque. Entretanto, plantas de sub-bosque adaptadas à sombra podem exibir mecanismos fisiológicos bem desenvolvidos para o uso eficiente dos sunflecks. O efeito dos sunflecks em parâmetros das trocas gasosas e funcionamento dos estômatos nas folhas das árvores que crescem no sub-bosque da floresta estão bastante caracterizados (por exemplo, Pearcy, 1990; Valladares & Pearcy 1997). Os efeitos dos sunflecks no mecanismo estomático tornam-se evidentes pelas respostas dinâmicas da fotossíntese às rápidas flutuações em irradiância. Para muitos micro-ambientes do sub-bosque, entretanto, a duração dos sunflecks não é suficientemente demorada para efetuar a completa indução das enzimas da fotossíntese, principalmente a ribulose 1,5 bisfosfato carboxilase oxigenase (Rubisco). No entanto, o mais importante não é a simples indução das enzimas fotossintéticas, mas sim a manutenção do estado induzido após o primeiro sunfleck (Chazdon & Pearcy, 1991).

3.4. Nutrientes

A disponibilidade de nutrientes minerais influencia indiretamente a fotossíntese através do seu efeito no crescimento da planta. O nitrogênio é considerado o elemento mineral mais abundante nas plantas, sendo componente essencial de inúmeras enzimas que compõem o aparato fotossintético (Evans, 1983; Hikosaka, 2004; 2005). Em estudos efetuados em uma floresta tropical úmida na Costa Rica, o fósforo teve um efeito positivo no crescimento em pleno sol, mas pouco efeito em ambientes parcialmente nublados. Depois da queda de uma árvore, de oito espécies testadas, somente *Phytolacca rivinoides*, respondeu positivamente a fertilização, sugerindo uma interação entre a formação de micorrizas e a capacidade da planta para absorver fosfatos (Fetcher et al., 1994). Um

suprimento inadequado de nutrientes minerais (N, Mg, Fe) produz redução no conteúdo de clorofila, manifestada por uma clorose foliar cuja intensidade depende do grau de deficiência e da mobilidade do elemento na planta. Assim, a clorose pode aparecer nas folhas mais velhas quando o íon carente é móvel (N, K, Mg), ou nas novas se ele é pouco móvel (Fe, Mn, Zn) (Epstein, 1972).

3.5. Temperatura

A temperatura pode afetar a fisiologia da planta de diversas formas, diretamente afetando a fotossíntese e a respiração (Berry & Björkman, 1980) ou indiretamente alterando, por exemplo, o funcionamento dos estômatos. A elevação da temperatura comumente aumenta o déficit de pressão de vapor do ar (DPV). Aumentos no DPV normalmente provocam diminuição da condutância estomática, reduzindo dessa forma a fotossíntese. Além disso, um aumento no DPV estimula a transpiração o que leva a queda no potencial hídrico da folha e conseqüentemente a uma redução na fotossíntese (Berry & Björkman, 1980).

A flutuação diária da temperatura aumenta conforme o tamanho das aberturas do dossel. Em uma floresta tropical da Costa Rica, a temperatura variou de 27,5 no sub-bosque para 35,5 °C, na parte central da clareira (Fetcher et al., 1994). Paralelamente, O DPV segue a tendência da temperatura, sendo maior nas clareiras do que no sub-bosque. Os efeitos da temperatura na fotossíntese dependem principalmente da espécie e das condições ambientais durante o crescimento da planta, havendo, portanto, uma ampla variação na temperatura ótima de diferentes grupos de plantas (Feller et al., 1998; Marengo & Lopes, 2009).

3.6. Condutância estomática

Os estômatos são constituídos por duas células-guarda. O poro estomático é situado entre duas células especializadas, as células-guarda, que controlam a abertura e fechamento dos estômatos. Os estômatos são regulados por estímulos que maximizam a absorção de CO₂ e minimizam as perdas de vapor de água pela transpiração, num processo de interação de diversos fatores endógenos e exógenos. Os estômatos respondem de uma forma rápida aos estímulos do meio, sendo um mecanismo de controle das interações entre a planta e o meio ambiente (Assmann, 1999).

Os estômatos geralmente abrem-se ao amanhecer e fecham-se ao pôr do sol, permitindo a entrada de CO₂ durante o período diurno, a exceção ocorre com as plantas com metabolismo ácido das crassuláceas (MAC). A abertura dos estômatos é lenta, o fechamento é mais rápido, em resposta à variação na irradiância. Altas taxas de radiação solar e altas temperaturas podem levar ao fechamento rápido dos estômatos. Baixas concentrações de CO₂ na câmara sub-estomática da folha provocam a abertura dos estômatos, o fechamento é estimulado por alta concentração de CO₂. Quando o potencial hídrico foliar diminui, os estômatos reduzem a abertura sendo este efeito preponderante sobre os demais fatores do meio, mesmo em condições ótimas de irradiância, temperatura e CO₂. O movimento estomático é baseado na turgescência das células-guarda. Os estômatos permanecem abertos em folhas com baixo nível de déficit hídrico e se fecham com um moderado ou severo nível de déficit hídrico. Os estômatos poderão abrir-se quando for restituído o fluxo de água da folha e superado o déficit hídrico (Marengo & Lopes, 2009).

3.7. Fluorescência da clorofila *a*

A fluorescência da clorofila foi primeira observada por Kautsky, há várias décadas (Govindjee, 1995). Kautsky descobriu que transferindo um material fotossintetizante do escuro para a luz ocorria um aumento da fluorescência da clorofila. Está comprovado que a intensidade da fluorescência está relacionada à redução das plastoquinonas (geralmente chamadas de Q_A pelos fisiologistas), envolvidas no transporte de elétrons durante a fotossíntese (Maxwell & Johnson, 2000). Quanto maior o nível de redução das Q_A maior a intensidade da fluorescência.

Fisicamente a fluorescência é a reemissão de fótons em um comprimento de onda maior daquele que incidiu na folha, podendo dissipar entre 1 a 3% da energia recebida pela planta (Müller et al., 2001). Os processos fotoquímicos, incluindo a fotossíntese, a fotorrespiração e o ciclo água-água – conhecido como reação Mehler (Asada, 1999), podem dissipar em torno de 45% da energia absorvida pela folha (Björkman & Demming-Adams, 1995), dissipando os processos não fotoquímicos (NPQ) a fração restante. Os fluorômetros comumente utilizados em ecofisiologia vegetal, quase que exclusivamente, registram a fluorescência emitida pela clorofila *a*, o que não significa que outros tecidos da folha tenham emissão nula (Björkman & Demming-Adams, 1995).

Aperfeiçoamentos recentes da técnica de fluorescência têm transformado este método em uma importante ferramenta em pesquisas de ecofisiologia. Embora a

quantidade total da fluorescência seja muito pequena (~ 2% de irradiância absorvida total) a medição é relativamente simples, fácil, rápida, sensível e não destrutiva. Medindo-se a fluorescência da clorofila, podem-se obter informações acerca de mudanças na eficiência fotoquímica e dissipação de calor (Maxwell & Johnson, 2000).

Alguns parâmetros são importantes na medição da fluorescência. Os mais importantes são a fluorescência máxima (F_m), fluorescência mínima (F_0) e a relação F_v/F_m . Os valores F_0 parecem ser muito úteis para se inferir sobre a ocorrência de fotoinibição crônica ou dinâmica (Dias & Marengo, 2006). A razão entre as fluorescências variável e máxima (F_v/F_m) expressa a eficiência de captura da energia de excitação pelos centros de reação abertos do fotossistema II (FSII) (Baker, 1991; Krause & Weis, 1991). Assim, a relação F_v/F_m representa a eficiência quântica potencial do FSII (Öquist et al., 1992; Russel et al., 1995), sendo 0,83 um valor típico para plantas não fotoinibidas (Maxwell & Johnson, 2000). Por isso, a relação F_v/F_m serve para mensurar a inativação fotoinibitória do FSII (Krause et al., 1995), sendo dessa forma, o valor de F_v/F_m comumente usado como um indicador de fotoinibição ou de outro fator de estresse que afete a FSII (Krause & Weis, 1991; Buffoni et al., 1998).

3.8. Fotoinibição

A fotoinibição é um estado de estresse fisiológico que ocorre em todos os organismos fotossintetizantes que liberam oxigênio quando expostos à irradiância. A fotoinibição foi definida por Kok (1956) como o efeito da debilitação da capacidade fotossintética de organismos verdes pela alta intensidade de irradiância visível. Outra definição considera a fotoinibição como a redução lentamente reversível da fotossíntese que após uma exposição prolongada a irradiância pode levar a redução da fotossíntese máxima (Krause et al., 1995). A fotoinibição pode ser exacerbada (via redução da capacidade fotossintética) por estresses ambientais, tais como alta temperatura da folha e déficit hídrico, sendo que nos trópicos, a radiação solar pode resultar em altas temperaturas da folha (acima de 40 °C) e como já mencionado o grau de fotoinibição pode ser determinado pela diminuição dos valores de F_v/F_m . Adicionalmente, danos causados pela alta temperatura no FSII podem ser inferidos a partir da medição do valor de F_0 (Björkman & Demming-Adams, 1995). Dependendo do tempo em que uma planta leva para se recuperar da fotoinibição, esta pode ser dinâmica (a planta se recupera do estresse radiativo

durante a noite) ou crônica, a planta leva vários dias para se recuperar do estresse fotoinibitório em condições de baixa irradiância (Castro et al., 1995).

3.9. Clorofilas

Os sistemas fotossintetizantes ou fotossistemas contém moléculas de clorofila e moléculas de outros pigmentos. As clorofilas associam-se à moléculas de proteína e atuam nos centros de reação dos fotossistemas. Moléculas de clorofilas *a* e *b* e de outros pigmentos formam complexas-antenas, cuja função é capturar a energia radiante e transmití-la para os centros de reação (Chappelle & Kim, 1992).

As clorofilas são essenciais para conversão da radiação luminosa em energia química, sob a forma de ATP e NADPH, por essa razão, são estreitamente relacionadas com a eficiência fotossintética das plantas e, conseqüentemente, ao seu crescimento e adaptabilidade a diferentes ambientes. Presentes nos vegetais superiores, sob as formas *a* e *b*, as clorofilas são constantemente sintetizadas e destruídas, cujos processos são influenciados por fatores internos e externos das plantas. Entre os fatores externos, os nutrientes minerais se destacam, por integrarem a estrutura molecular das plantas, como também por atuarem em alguma etapa das reações que levam à síntese desses pigmentos (Chappelle & Kim, 1992; Marengo & Lopes, 2009).

4. MATERIAIS E MÉTODOS

4.1. Área de Estudo

O estudo foi realizado na Estação Experimental de Silvicultura Tropical (Núcleo ZF2), do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), localizada a 60 km ao norte de Manaus (02° 36' 21" Sul; 60° 08' 11" Oeste), em uma área de floresta de terra firme nativa.

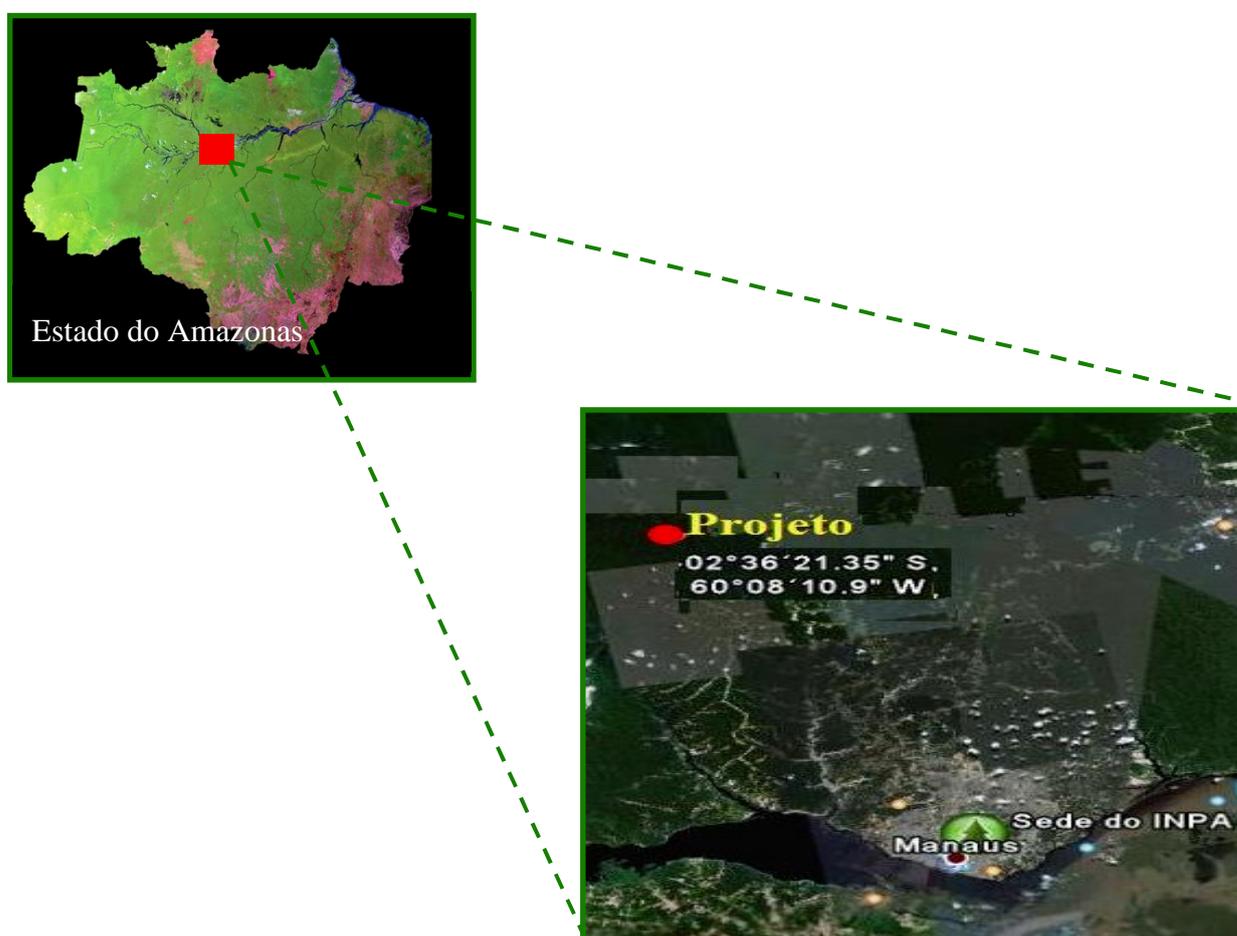


Figura 1. Mapa do Estado do Amazonas indicando a localização da área de estudo (Estação Experimental de Silvicultura Tropical - Núcleo ZF2) (02° 36' 21" Sul; 60° 08' 11" Oeste).

A região apresenta características de clima equatorial úmido, com uma curta estação seca (com 50 a 100 mm de chuva por mês) de julho a setembro. Temperatura média anual é de 26,5 °C, precipitação anual de 2240 mm (Instituto Nacional de Meteorologia - Inmet, 2008, média de 1961 a 1990) e umidade relativa de 78%. A vegetação da região apresenta uma floresta densa de terra firme e os solos são classificados como latossolos, com baixa fertilidade e alta acidez (pH de 4,2 a 4,5).

4.2. Espécies estudadas

No estudo utilizaram-se dez espécies nativas da Amazônia Central (Tabela 1) com três repetições cada totalizando 30 arvoretas de 1 a 3 m de altura. Foram selecionadas espécies com maior número de indivíduos por hectare e com importância ecológica e econômica. Nestas espécies os dados de crescimento foram coletados nos anos de 2007 e 2008, conquanto que os dados de trocas gasosas foram coletados no ano de 2008.

Tabela 1 – Relação das espécies estudadas e suas respectivas famílias.

Espécies	Famílias
<i>Chimarrhis duckeana</i> del Prete	Rubiaceae
<i>Ecclinusa guianensis</i> Eyma	Sapotaceae
<i>Erythroxylum amplum</i> Bth.	Erythroxylaceae
<i>Licania oblongifolia</i> Standl.	Chrysobalanaceae
<i>Pouteria guianensis</i> Aubl.	Sapotaceae
<i>Rinorea racemosa</i> (Mart. et Zucc.) O. Ktz.	Violaceae
<i>Sorocea guilleminiana</i> Gaudich.	Moraceae
<i>Tetragastris unifoliolata</i> (Engl.) Cuatr.	Burseraceae
<i>Virola calophylla</i> (Spruce) Warb.	Myristicaceae
<i>Zygia juruana</i> (Harms) L. Rico	Fabaceae

4.3. Medição do incremento em diâmetro e altura

Para o monitoramento do incremento em diâmetro e altura, foram utilizadas as 10 espécies. O incremento em diâmetro foi medido a 50 cm acima do colo, tanto no sentido norte-sul como no leste-oeste (para se obter uma média do diâmetro) utilizando um paquímetro digital (precisão de 0,01 mm). Para medir o incremento em altura foi utilizada uma trena com precisão de 1 mm. Os dados foram coletados em janeiro de 2007 a dezembro de 2008.

4.4. Parâmetros das trocas gasosas nas folhas

As trocas gasosas foram mensuradas com um sistema portátil (Li-6400, Li-Cor, EUA) usando duas folhas por planta e três plantas por espécie. A fotossíntese máxima (A_{\max}) foi medida em $[\text{CO}_2]$ de $380 \mu\text{mol mol}^{-1}$ e luz saturante ($1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). A fotossíntese potencial (A_{pot}) foi medida em $[\text{CO}_2]$ de $2000 \mu\text{mol mol}^{-1}$ e luz saturante ($1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e temperatura ambiente ($28 \pm 1 \text{ }^\circ\text{C}$). Foi realizado um estudo prévio para determinar os pontos de saturação de CO_2 e luz. O efeito do horário do dia no funcionamento dos estômatos e nas taxas fotossintéticas (A_{\max}) foi avaliado mediante a coleta de dados entre 06:00 e 18:00 h. Os dados foram coletados em janeiro e agosto de 2008 em folhas maduras, totalmente expandidas e com bom aspecto fitossanitário.

4.5. Fração de céu visível e índice de área foliar

A fração de céu aberto visível no sub-bosque (FCV) através do dossel da floresta e o índice de área foliar (IAF) foram determinados usando um analisador do dossel (LAI-2000, Li-Cor, EUA). A FCV foi calculada como o somatório das aberturas e mini-aberturas no dossel da floresta de modo a se obter um valor final representativo da proporção de firmamento não bloqueado pelo dossel da floresta. Para impedir o efeito da refletância e transmitância da folhagem do dossel nos valores de FCV, a lente do instrumento de medição está munida de um filtro de luz que impede o registro de radiação acima de 490 nm (abaixo de 490 nm as folhas refletem e transmitem pouca radiação). A FCV e IAF foram registradas em cada uma das amostras coletando seis leituras no microsítio em torno de cada planta (total de 30 microsítios). Cada leitura foi coletada em uma distância de aproximadamente 1,5 m da haste, formando um círculo ao

redor da planta. A altura do sensor no sub-bosque corresponde à altura das folhas utilizadas na trocas gasosas. Finalmente, para se obter os valores de FCV acima do dossel da floresta um segundo sensor (LAI-2000) operando na modalidade remota foi instalado no topo de uma torre de observação de 40 m de altura, localizado próximo à área de coleta de dados no sub-bosque.

4.6. Área foliar específica e espessura da folha

Após as medições da fotossíntese, um conjunto de folhas (dois a oito por planta em função do tamanho) foi coletado para a determinação da área foliar específica (AFE). A AFE foi calculada como a relação entre área foliar e a massa (seca) da folha. A área da folha foi medida com um medidor de área da folha (Li-3000A, Li-Cor, EUA) e a massa foliar determinada após desidratação a 72 °C até massa constante. Além disso, como um dado adicional na última época de coleta (época seca) foi medida também a espessura da folha fresca (EFF) e da folha desidratada (EFD). Para medir a espessura foram retirados círculos foliares de 240 mm² (dois por planta), sendo esta determinada com um paquímetro digital (precisão de 0,01 mm) entre as nervuras principais da folha. Para se obter os dados de EFD, o tecido vegetal foi desidratado em estufa com circulação forçada de ar a 72 °C até massa constante.

4.7. Determinação do conteúdo de clorofila

Os conteúdos de clorofila foram determinados em laboratório. Em cada planta foi selecionada uma folha madura e completamente expandida com altos conteúdos de clorofila. As folhas foram retiradas mantendo-se o pecíolo submerso em um recipiente com água para evitarem a desidratação e atingirem um alto grau de hidratação antes da análise laboratorial. A extração do conteúdo absoluto de clorofila foi feita pelo método de Arnon (Arnon, 1949). Foi usada uma folha de cada arvoreta e feitos sete discos de 5,48 mm de diâmetro por folha. Os discos foram pesados, e depois, num ambiente semi-escuro, macerados em acetona 80% (10 ml/amostra), adicionada de uma pequena quantidade de quartzo (0,017g/amostra para facilitar a maceração) e carbonato de magnésio (0,007 g/amostra para evitar alteração do pH). Depois de maceradas, as amostras foram filtradas em papel filtro tipo 10. No filtrado foi medida a absorbância das clorofilas nos comprimentos de onda de 645 e 663 nm usando um espectrofotômetro

(Spectrum SP-2000, Shanghai China). Os conteúdos absolutos de clorofilas foram expressos por unidade de área foliar e calculados usando as equações de Arnon (Arnon, 1949). Calculou-se o conteúdo de clorofila total como o somatório da clorofila *a* e clorofila *b*.

4.8. Determinação do conteúdo de nitrogênio das folhas

Amostras de folhas (quatro a doze por planta em função do tamanho) foram desidratadas em estufa a 72 °C (até massa constante). Para a determinação do conteúdo de nitrogênio foliar, no Laboratório Temático de Solos e Plantas do INPA, utilizou-se o método de Kjeldahl. Não foi possível determinar o conteúdo de nitrogênio na última coleta (época seca) pela necessidade de preservar a folhagem das plantas para futuros estudos.

4.9. Estudo da fluorescência

Nas mesmas folhas utilizadas para as mensurações das trocas gasosa foi medida a fluorescência da clorofila *a* entre as 08:00 e 10:00 h utilizando um analisador da eficiência da planta (PEA, MK2 – 9600 – Hansatech, GB). Antes de efetuar a medição, a folha foi aclimatada a escuridão por 20 min. Posteriormente, em uma área de 4 mm de diâmetro foi aplicado um pulso de luz de 3000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. A fluorescência da clorofila foi detectada usando um fotodiodo depois do feixe de luz atravessar um filtro para ondas longas. Foram registrados os valores de fluorescência inicial (F_0), máxima (F_m), variável (F_v) e a relação F_v/F_m (Dias & Marengo, 2006).

4.10. Análises climáticas

Dados de chuva, do clima e umidade do solo foram coletados na área de estudo. Os dados de precipitação foram coletados utilizando um pluviômetro convencional, instalado numa torre de observação a 40 m de altura, localizado próximo à área de coleta de dados no sub-bosque. Para os meses que não foram realizadas as coletas de precipitação, utilizou-se dados da Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira (CEPLAC, 02° 33' 45" S; 60° 01' 57" O), estação metereológica mais próxima da área do estudo. Foram coletados dados de RFA utilizando sensores específicos (um sensor linear para o sub-bosque (Li-191, Li-Cor, SA, EUA) e um sensor circular para o dossel

Li-190, Li-Cor, SA, EUA), temperatura e umidade do ar (Humitter 50y, Vaisala Oyj, Finlândia) no dossel e no sub-bosque. Os sensores foram conectados a um datalogger (Li-1400, Li-Cor, NE, EUA) e programado para registrar os dados em intervalos de 15-30 min. Na época chuvosa e seca foi também determinada a umidade do solo gravimetricamente como a relação: $(S_u - S_c) / S_u$, em que S_u e S_c representam a massa do solo úmido e seco, respectivamente. O teor de umidade em solo saturado foi determinado em amostras não alteradas após levar o solo ao ponto de saturação.

4.11. Delineamento experimental e análise estatística

O delineamento experimental utilizado foi inteiramente casualizado, tendo-se como tratamento as 10 espécies e as duas épocas do ano em que foram feitas medições. As repetições foram formadas por três arvoretas por espécie e de uma a três folhas por planta. Assim, diferenças entre as espécies foram analisadas mediante análise de variância (ANOVA). O efeito das variáveis quantitativas (variação diurna nas trocas gasosas, em A_{pot} , nas taxas de incremento anual, na fração de céu visível, nas características foliares e nos conteúdos de nitrogênio e clorofila) das arvoretas foi analisado por meio de análises de regressão. Para testar a diferença entre as médias dos parâmetros mensurados, foi utilizado o teste de Tukey ($P \leq 0,05$). O programa estatístico utilizado para análise dos dados foi SAEG 9.0 (UFV). No ANOVA considerou-se como unidade experimental “a folha”, pelo fato de folhas da mesma planta apresentar geralmente padrões fotossintéticos diferentes, em função das condições físicas (sobretudo irradiância) no entorno da folha. Desse modo, essas variações teriam sido mascaradas, caso apenas a média de cada planta tivesse sido utilizada. Assim, os graus de liberdade (gl) no ANOVA, foram distribuídos como segue: épocas (2 - 1), espécies (10 - 1), interação época x espécie (9 x 1) e resíduo [total (97 - 1) - (2 - 1) - (10 - 1) - 9] = 77]. Para os dados de crescimento, a unidade experimental foi a planta individual, os gl foram calculados de forma similar.

5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1. Condições ambientais

Durante o estudo a precipitação mensal foi geralmente superior a 100 mm; exceto o mês de setembro que apresentou menor precipitação (90 mm) (Figura 2). A precipitação mensal nos meses de coleta de dados foi de 353 mm em janeiro e 105 mm em agosto, o que está de acordo com as médias históricas (1961-1990) da região (Inmet, 2008). A Zona de Convergência Intertropical tem um importante papel no regime pluviométrico da região por deslocar para ela grandes quantidades da umidade produzida no oceano Atlântico.

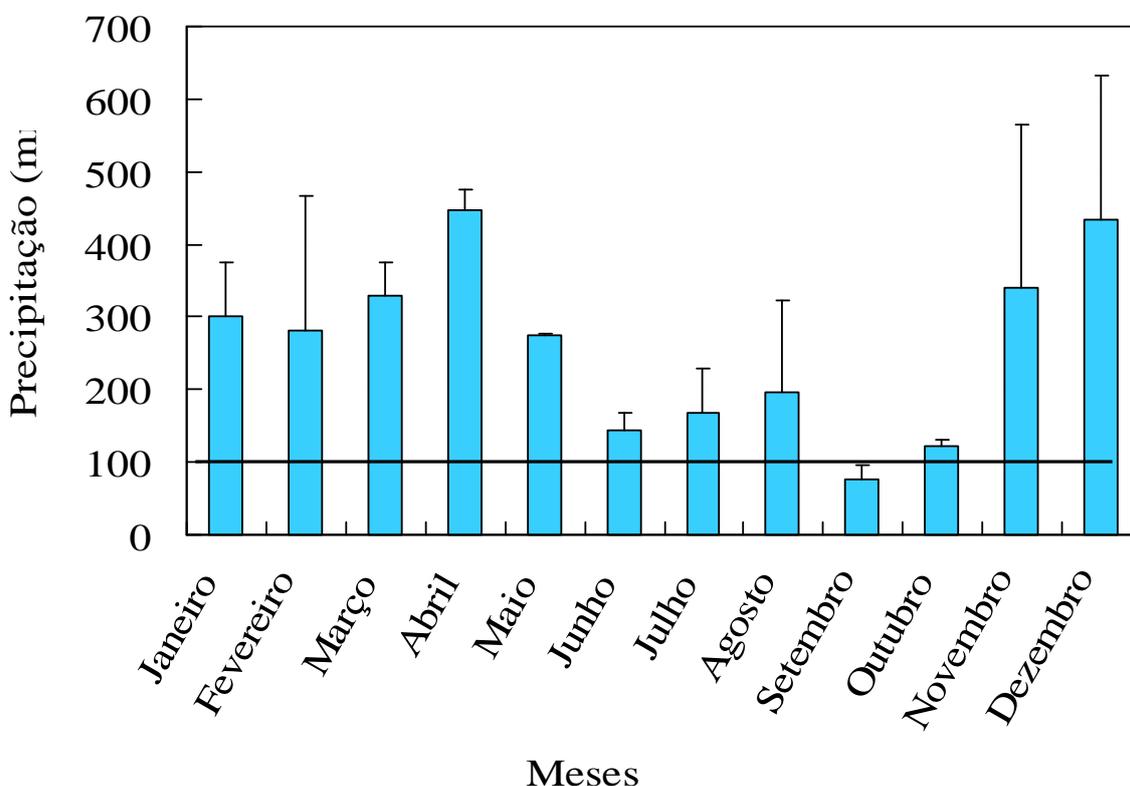


Figura 2 - Precipitação média mensal na área de estudo (02° 36' 21" Sul; 60° 08' 11" Oeste). Média dos meses de janeiro a dezembro de 2007 e 2008 que corresponde aos anos de mensuração do incremento em altura e diâmetro. No gráfico a linha contínua horizontal representa o valor de 100 mm, abaixo do qual um determinado mês é considerado seco. As linhas verticais em cada barra indicam o desvio padrão (DP).

Ao longo do ano a umidade do solo oscilou muito pouco (entre $31 \pm 1,5$ % na época seca e $32 \pm 2,7$ % na época chuvosa) (Tabela 2) e foi próxima ao ponto de saturação ($39 \pm 0,7$ %), o que mostra que durante o estudo ainda em agosto, o mês do ano tipicamente mais seco não houve déficit hídrico.

Tabela 2 - Variáveis comparativas (média \pm DP) entre os meses de janeiro (época chuvosa) e agosto (época seca) de 2008.

Variáveis	Janeiro	Agosto
¹ Precipitação (mm)	353	105
Temperatura do ar (período diurno) (°C)	$25,88 \pm 1,68$	$25,93 \pm 1,75$
Umidade relativa (período diurno) (%)	$95 \pm 3,0$	$94 \pm 2,5$
Umidade do solo (%)	$32 \pm 2,7$	$31 \pm 1,5$

¹Valores únicos medidos nos meses de janeiro e agosto de 2008.

Durante o estudo a temperatura do sub-bosque oscilou entre 22 °C durante a noite e 29 °C ao meio dia (Figura 3). Durante a maior parte do dia a média da umidade relativa do ar foi superior de 90%. Enquanto, a RFA média oscilou em torno de $9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, com variações entre um ponto e outro da floresta, com picos acima de $15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ devido à ocorrência de sunflecks (Figura 3). A RFA observada no sub-bosque é similar à relatada por outros autores (Molion 1987; Kursar & Coley, 1999; Marengo & Vieira, 2005). Molion (1987), por exemplo, estimou que a RFA no interior da floresta é 1,2% (aproximadamente $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em dias ensolarados) da RFA disponível no dossel da floresta. A RFA acima do dossel apresentou picos em torno de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ na época chuvosa e $1300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ na época seca (Figura 4).

Com relação à irradiância do sub-bosque, deve-se salientar que a irradiância no sub-bosque da floresta varia muito de um ponto a outro, em função da abertura e mini-aberturas do dossel no microsítio da medição; porém, há pouca variação entre microsítios no que se refere à umidade e temperatura do ar.

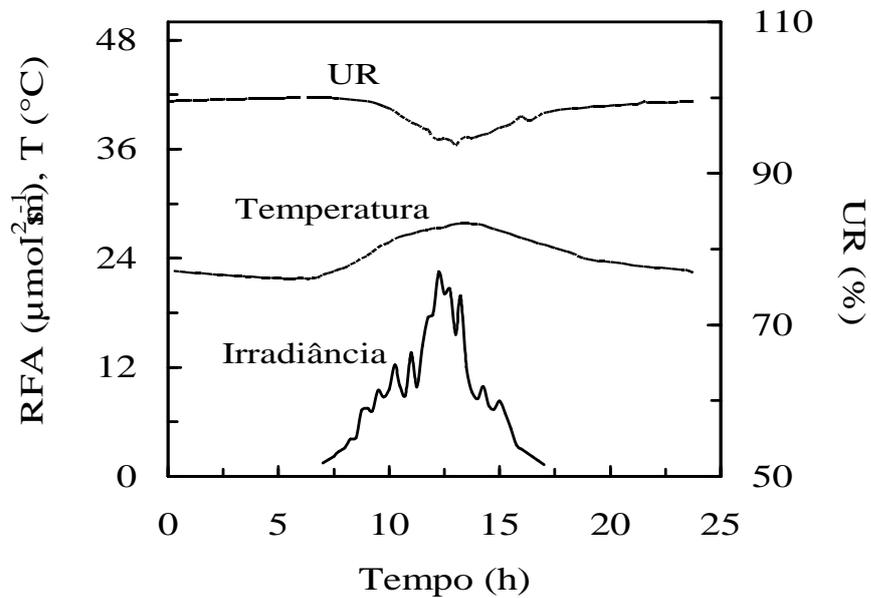


Figura 3 - Radiação fotossinteticamente ativa (RFA), temperatura (T) e umidade relativa do ar (UR) no sub-bosque da floresta em função do tempo. Média das épocas (chuvosa e seca).

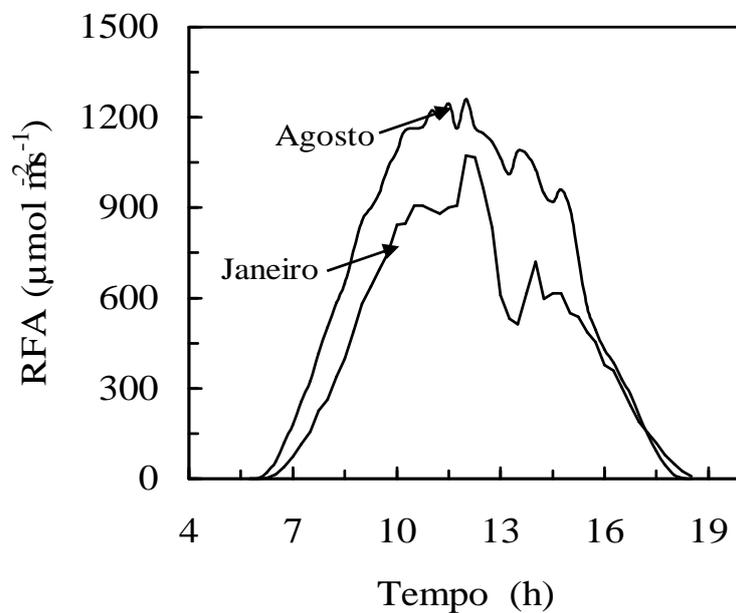


Figura 4 - Radiação fotossinteticamente ativa (RFA) no dossel da floresta em função do tempo. Dados coletados no mês de janeiro (época chuvosa) e agosto (época seca) de 2008.

5.2. Variação interespecífica dos parâmetros estudados

Nesse estudo não houve diferença significativa entre épocas (chuvosa e seca) nem entre espécies ($P > 0,05$) nos valores da capacidade fotossintética (A_{pot}) e F_v/F_m (Tabela 3 e 1A). A relação entre F_v/F_m oscilou entre 0,73 e 0,79 (Tabela 3)

Tabela 3 – Fotossíntese potencial (A_{pot}) e relação F_v/F_m em dez espécies florestais da Amazônia. Cada valor corresponde à média (\pm DP) de duas épocas (chuvosa e seca) de medição e de três plantas por espécie.

Espécies	A_{pot} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	F_v/F_m
<i>C. duckeana</i>	8,0 \pm 1,0	0,79 \pm 0,02
<i>E. guianensis</i>	8,3 \pm 0,9	0,73 \pm 0,04
<i>E. amplum</i>	9,6 \pm 0,4	0,77 \pm 0,04
<i>L. oblongifolia</i>	7,1 \pm 0,8	0,73 \pm 0,05
<i>P. guianensis</i>	8,8 \pm 0,4	0,79 \pm 0,01
<i>R. racemosa</i>	8,0 \pm 0,9	0,73 \pm 0,05
<i>S. guilleminiana</i>	8,6 \pm 1,2	0,77 \pm 0,04
<i>T. unifoliolata</i>	8,1 \pm 0,9	0,79 \pm 0,02
<i>V. calophylla</i>	8,1 \pm 0,1	0,74 \pm 0,06
<i>Z. juruana</i>	8,7 \pm 1,1	0,78 \pm 0,02
Média	8,3 \pm 0,7	0,76 \pm 0,03
C V (%)	22	7

Valores seguidos pelas mesmas letras nas colunas não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).

Houve efeito significativo da época do ano (chuvosa e seca) ($P \leq 0,05$) nos valores de A_{\max} , FCV, IAF e RFA (Tabela 4 e 1A). Houve efeito das espécies nas variáveis g_s [380] e g_s [2000], AFE, espessura fresca e seca e nitrogênio foliar (Tabela 5 e 1A). Também houve diferença significativa entre épocas do ano (chuvosa e seca) e espécies ($P \leq 0,05$) no conteúdo absoluto de clorofila *a*, *b*, clorofila total, conteúdo de carotenóides, relação clorofila *a/b* e relação clorofila/carotenóide (Tabela 6, 7 e 1A). Entretanto, a interação entre época e espécie foi significativa ($P \leq 0,05$) apenas para as variáveis clorofila *b* e clorofila total (Tabela 6 e 1A).

Tabela 4 – Efeito da época do ano na fotossíntese máxima (A_{\max}), fração de céu visível (FCV), índice de área foliar (IAF) e radiação fotossinteticamente ativa (RFA) acima do dossel, nos meses de janeiro (época chuvosa) e agosto (época seca) de 2008. Cada valor corresponde à média (\pm erro padrão –EP) de dez espécies e três plantas por espécie.

Espécies	Janeiro	Agosto
A_{\max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	3,3 \pm 0,3 A	2,5 \pm 0,2 B
FCV	0,014 \pm 0,001 B	0,020 \pm 0,001 A
IAF	5,1 \pm 0,05 A	4,7 \pm 0,06 B
RFA ($\text{mol m}^{-2} \text{dia}^{-1}$)	22,0 \pm 0,04 B	29,2 \pm 0,06 A

Valores seguidos pelas mesmas letras maiúsculas nas linhas não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).

Os valores de A_{\max} foram 30% maiores na época chuvosa do que na época seca. Similar ocorreu para IAF que foi aproximadamente 10% maior na época chuvosa do que na época seca. No entanto, FCV foi aproximadamente 40% maior na época de seca do que na época chuvosa. (Tabela 4). Acima do dossel a RFA foi maior na época seca (Tabela 4).

Os valores de $g_{s[380]}$ variaram de 0,06 em *T. unifoliolata* para 0,15 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em *E. amplum* e os valores de $g_{s[2000]}$ variaram de 0,05 em *T. unifoliolata* para 0,14 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em *C. duckeana* e *R. racemosa* (Tabela 5). Esses resultados estão de acordo com os observados por Park e Furukawa (1999) que encontraram diferenças entre espécies na g_s em espécies de árvores tropicais.

A falta de efeito da época do ano (chuvosa e seca) em A_{pot} (Tabela 3 e 1A) e $g_{s[380]}$ e $g_{s[2000]}$ (Tabela 5 e 1A) pode ser atribuída à alta umidade do solo observado durante o estudo, como resultado das chuvas frequentes no mês de agosto (105 mm) (Tabela 1) tipicamente o mês mais seco do ano (Inmet, 2008). Entretanto, a diferença entre épocas em A_{max} (Tabela 4 e 1A) não pode ser atribuída a umidade do solo, e sim as oscilações diurnas da g_s , principalmente porque as medições de A_{max} não foram feitas exatamente no mesmo horário do dia.

Os valores de AFE variaram de $13,03 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ em *S. guilleminiana* para $21,5 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ em *R. racemosa* (Tabela 5). Estes valores de AFE estão na faixa de valores observados por Marenco & Vieira (2005) que encontraram valores de AFE entre $15 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ e $24 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ para espécies de dossel na fase juvenil.

A EFF variou de 0,15 mm em *P. guianensis* para 0,23 mm em *C. duckeana* e *L. oblongifolia*. Já a EFD oscilou de 0,11 mm para as espécies *T. unifoliolata* e *P. Guianensis* para 0,18 mm em *C. duckeana* (Tabela 5).

O conteúdo de nitrogênio foliar esteve na faixa de $0,9 \text{ g m}^{-2}$ para a espécie *T. unifoliolata* e $1,7 \text{ g m}^{-2}$ mm para *S. guilleminiana* (Tabela 5). Esses valores são comparáveis aos relatados em diversos estudos em diferentes espécies (Evans, 1983; Reich et al., 1995; Osone et al., 2008).

Tabela 5 – Variação entre espécies nas variáveis condutância estomática medida em [CO₂] ambiente (g_{s[380]}) e saturada (g_{s[2000]}), área foliar específica (AFE), espessura da folha fresca (EFF), espessura da folha desidratada (EFD) e nitrogênio foliar em dez espécies florestais da Amazônia. Cada valor corresponde à média (± DP) das duas épocas (chuvosa e seca) de medição e de três plantas por espécie.

Espécies	g _{s [380]} (mol m ⁻² s ⁻¹)	g _{s [2000]} (mol m ⁻² s ⁻¹)	AFE (m ² kg ⁻¹)	EFF ¹ (mm)	EFD ¹ (mm)	Nitrogênio ² (g m ⁻²)
<i>C. duckeana</i>	0,13 ± 0,01 ab	0,14 ± 0,01 a	16,3 ± 0,2 bc	0,23 ± 0,02 a	0,18 ± 0,03 a	1,3 ± 0,11 bc
<i>E. guianensis</i>	0,09 ± 0,04 ab	0,09 ± 0,04 ab	14,2 ± 0,7 c	0,18 ± 0,05 cd	0,14 ± 0,06 bc	1,4 ± 0,5 ab
<i>E. amplum</i>	0,15 ± 0,03 a	0,12 ± 0,02 ab	19,0 ± 1,5 ab	0,22 ± 0,01 ab	0,16 ± 0,00 ab	1,1 ± 0,03 bcd
<i>L. oblongifolia</i>	0,07 ± 0,01 ab	0,07 ± 0,01 ab	15,3 ± 0,7 bc	0,23 ± 0,03 a	0,16 ± 0,03 ab	1,2 ± 0,33 bcd
<i>P. guianensis</i>	0,10 ± 0,02 ab	0,09 ± 0,01 ab	16,9 ± 0,7 abc	0,15 ± 0,03 d	0,11 ± 0,03 c	1,0 ± 0,2 cd
<i>R. racemosa</i>	0,14 ± 0,02 ab	0,14 ± 0,02 a	20,8 ± 1,3 a	0,21 ± 0,03 ab	0,15 ± 0,03 ab	0,9 ± 0,2 cd
<i>S. guilleminiana</i>	0,07 ± 0,03 ab	0,06 ± 0,01 ab	13,5 ± 0,1 c	0,20 ± 0,02 abc	0,16 ± 0,02 ab	1,7 ± 0,21 a
<i>T. unifoliolata</i>	0,06 ± 0,01 b	0,05 ± 0,02 b	18,7 ± 0,6 ab	0,16 ± 0,02 cd	0,11 ± 0,02 c	0,9 ± 0,04 d
<i>V. calophylla</i>	0,08 ± 0,03 ab	0,09 ± 0,03 ab	15,9 ± 0,3 bc	0,16 ± 0,04 cd	0,14 ± 0,05 bc	1,2 ± 0,03 bc
<i>Z. juruana</i>	0,07 ± 0,01 aba	0,08 ± 0,02 ab	15,4 ± 0,8 bc	0,17 ± 0,04 bcd	0,12 ± 0,03 bc	1,3 ± 0,04 bc
Média	0,10 ± 0,03	0,09 ± 0,03	16,6 ± 3,5	0,19 ± 0,04	0,14 ± 0,04	1,2 ± 0,32
C V (%)	61	55	17	14	20	20

Valores seguidos pelas mesmas letras minúsculas nas colunas não diferem entre si pelo teste de Tukey (P ≤ 0,05). ¹Valores medidos unicamente na época seca. ²Valores medidos unicamente na época chuvosa.

Em todas as espécies estudadas os conteúdos de clorofila total oscilaram entre 300 em *L. oblongifolia* (época chuvosa) e em torno de 700 $\mu\text{mol m}^{-2}$ em *L. oblongifolia* (época seca) (Tabela 6). Os conteúdos de clorofila total por unidade de área encontrados neste estudo são comparáveis aos relatados em estudos anteriores (Evans, 1983; 1989; Martinez & Guiamet, 2004). Os conteúdos de clorofila *a* variaram de 270 em *L. oblongifolia* para 485 $\mu\text{mol m}^{-2}$ em *S. guilleminiana* (Tabela 6). Já os conteúdos de clorofila *b* oscilaram de 123 (época chuvosa) para 272 $\mu\text{mol m}^{-2}$ (época seca) em *L. oblongifolia* (Tabela 6).

O conteúdo de carotenóide variou entre 97 em *R. racemosa* (chuvosa) para 197 $\mu\text{mol m}^{-2}$ em *E. amplum* (seca) (Tabela 7). Em relação à razão clorofila *a/b* todas as espécies apresentaram entre 1 e 3 (Tabela 7). Já a relação clorofila/carotenóide oscilou entre 3 e 4 tanto na época chuvosa como na época seca (Tabela 7).

Tabela 6 - Conteúdos de clorofila *a*, *b* e total em dez espécies florestais da Amazônia nas duas épocas do ano (chuvosa e seca) de 2008. Cada valor corresponde à média (\pm DP) de três plantas por espécie.

Espécies	Janeiro	Agosto	Janeiro	Agosto	Janeiro	Agosto
	Clorofila <i>a</i> ($\mu\text{mol m}^{-2}$)		Clorofila <i>b</i> ($\mu\text{mol m}^{-2}$)		Clorofila total ($\mu\text{mol m}^{-2}$)	
<i>C. duckeana</i>	296 \pm 37 Ab	382 \pm 64 Aab	151 \pm 33 Aab	225 \pm 8 Aabc	448 \pm 70 Abc	607 \pm 37 Aa
<i>E. guianensis</i>	348 \pm 108 Ab	388 \pm 36 Ac	197 \pm 95 Aab	212 \pm 52 Abcd	545 \pm 201 Aabc	600 \pm 87 Aab
<i>E. amplum</i>	379 \pm 113 Aab	358 \pm 30 Aabc	205 \pm 86 Aab	260 \pm 53 Aab	584 \pm 40 Abc	618 \pm 86 Aab
<i>L. oblongifolia</i>	270 \pm 12 Ab	423 \pm 42 Abc	123 \pm 15 Bb	272 \pm 73 Aa	394 \pm 22 Bc	695 \pm 116 Aa
<i>P. guianensis</i>	373 \pm 29 Ab	374 \pm 61 Ac	219 \pm 60 Aa	173 \pm 28 Acd	592 \pm 84 Aab	548 \pm 82 Ab
<i>R. racemosa</i>	274 \pm 46 Ab	375 \pm 52 Ac	126 \pm 19 Ab	156 \pm 11 Ad	400 \pm 65 Ac	532 \pm 62 Ab
<i>S. guilleminiana</i>	485 \pm 58 Aa	410 \pm 124 Aa	191 \pm 30 Aab	228 \pm 83 Aab	676 \pm 89 Aa	638 \pm 108 Aa
<i>T. unifoliolata</i>	365 \pm 96 Ab	452 \pm 42 Aabc	173 \pm 59 Aab	237 \pm 30 Aabc	539 \pm 155 Aabc	689 \pm 62 Aa
<i>V. calophylla</i>	341 \pm 45 Ab	404 \pm 91 Abc	144 \pm 26 Aab	202 \pm 46 Abcd	485 \pm 71 Abc	606 \pm 136 Aab
<i>Z. juruana</i>	321 \pm 93 Ab	386 \pm 107 Abc	166 \pm 65 Aab	195 \pm 53 Abcd	487 \pm 159 Abc	581 \pm 160 Aab
Média	346 \pm 84	427 \pm 80	170 \pm 56	218 \pm 57	509 \pm 123	624 \pm 106
C V (%)	18	15	29	22	19	14

Valores seguidos pelas mesmas letras maiúsculas nas linhas e minúsculas nas colunas não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).

Tabela 7 – Conteúdo de carotenóides e relação clorofila *a/b* e relação clorofila/carotenóide em dez espécies florestais da Amazônia nas duas épocas do ano (chuvosa/janeiro e seca/agosto) de 2008. Cada valor corresponde à média ± DP de três plantas por espécie.

Espécies	Janeiro	Agosto	Janeiro	Agosto	Janeiro	Agosto
	Carotenóide ($\mu\text{mol m}^{-2}$)		Clorofila <i>a/b</i>		Clorofila/carotenóide	
<i>C. duckeana</i>	121 ± 17 Aab	155 ± 41 Aabc	1,98 ± 0,2 Abc	1,95 ± 0,08 Acd	3,70 ± 0,07 Aab	3,86 ± 0,15 Acde
<i>E. guianensis</i>	152 ± 62 Aab	165 ± 26 Aabc	1,92 ± 0,6 Ac	1,88 ± 0,2 Ade	3,65 ± 0,20 Ab	3,65 ± 0,18 Ae
<i>E. amplum</i>	150 ± 63 Aab	197 ± 51 Aa	1,91 ± 0,3 Ac	1,87 ± 0,3 Ade	3,96 ± 0,27 Aab	3,96 ± 0,49 Ade
<i>L. oblongifolia</i>	122 ± 44 Aab	189 ± 63 Aab	2,21 ± 0,3 Aabc	1,63 ± 0,3 Ae	3,78 ± 0,53 Aab	3,68 ± 0,25 Ade
<i>P. guianensis</i>	161 ± 26 Aa	143 ± 20 Ac	2,13 ± 0,3 Abc	2,19 ± 0,3 Aabc	3,68 ± 0,23 Ab	3,83 ± 0,18 Acde
<i>R. racemosa</i>	97 ± 18 Ab	136 ± 16 Ac	2,17 ± 0,09 Aabc	2,39 ± 0,2 Aa	4,12 ± 0,25 Aa	3,90 ± 0,04 Abcde
<i>S. guilleminiana</i>	176 ± 23 Aa	178 ± 61 Aabc	2,55 ± 0,1 Aa	2,31 ± 0,3 Aab	3,84 ± 0,01 Aab	4,25 ± 0,45 Aab
<i>T. unifoliolata</i>	130 ± 31 Aab	154 ± 18 Aabc	2,15 ± 0,2 Abc	1,92 ± 0,2 Acd	4,09 ± 0,32 Aa	4,47 ± 0,16 Aa
<i>V. calophylla</i>	133 ± 26 Aab	147 ± 34 Abc	2,38 ± 0,2 Aab	2,01 ± 0,1 Abcd	3,67 ± 0,24 Ab	4,12 ± 0,08 Aabc
<i>Z. juruana</i>	127 ± 44 Aab	148 ± 59 Aabc	1,98 ± 0,2 Abc	1,98 ± 0 Acd	3,84 ± 0,07 Aab	4,06 ± 0,47 Abcd
Média	137 ± 38	162 ± 41	2,1 ± 0,3	2,0 ± 0,3	3,8 ± 0,28	3,9 ± 0,37
C V (%)	24	22	10	11	6	6

Valores seguidos pelas mesmas letras maiúsculas nas linhas e minúsculas nas colunas não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).

5.3. Incremento em diâmetro e altura das arvoretas

Não houve diferença significativa entre as épocas do ano (chuvosa e seca) no incremento médio anual em diâmetro (IAD) e altura (IAA) nem entre as espécies estudadas. Em média as plantas cresceram aproximadamente 1 mm por ano em diâmetro e 0,07 m ano⁻¹ em altura (Tabela 8). Isto provavelmente ocorreu, porque a quantidade de chuva foi constante durante o ano, apresentando precipitações mensais superiores a 100 mm ao longo do ano (Figura 2), o que mostra que durante o estudo nos meses de agosto e setembro, considerados como os mais secos do ano, não houve variações na umidade do solo, desta forma a época de seca foi inexistente.

Tabela 8 - Incremento médio anual em diâmetro e altura em dez espécies florestais da Amazônia. Dados coletados entre janeiro de 2007 a dezembro de 2008. Cada valor corresponde à média (\pm DP) dos dois anos (2007 e 2008) e de três plantas por espécies.

Espécies	Incremento anual em diâmetro (mm)	Incremento anual em altura (m)
<i>C. duckeana</i>	0,9 \pm 0,9	0,10 \pm 0,72
<i>E. guianensis</i>	1,3 \pm 0,5	0,03 \pm 0,00
<i>E. amplum</i>	1,0 \pm 0,3	0,06 \pm 0,04
<i>L. oblongifolia</i>	0,8 \pm 0,6	0,08 \pm 0,01
<i>P. guianensis</i>	1,0 \pm 0,7	0,04 \pm 0,00
<i>R. racemosa</i>	0,9 \pm 0,5	0,06 \pm 0,03
<i>S. guilleminiana</i>	0,9 \pm 0,1	0,10 \pm 0,02
<i>T. unifoliolata</i>	1,3 \pm 0,3	0,07 \pm 0,30
<i>V. calophylla</i>	1,0 \pm 0,9	0,06 \pm 0,05
<i>Z. juruana</i>	0,7 \pm 0,5	0,05 \pm 0,03
Média	0,9 \pm 0,5	0,07 \pm 0,04
C V (%)	56	44

Valores seguidos pelas mesmas letras maiúsculas nas linhas e minúsculas nas colunas não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).

O incremento em altura não demonstrou relação com a precipitação, no entanto, houve uma tendência de aumento do incremento em diâmetro com acréscimo da precipitação ($P < 0,05$) (Figura 5). Isto está de acordo com os resultados obtidos por Vieira et al. (2005) e Clark & Clark (1994) que também observaram uma tendência de maior incremento em diâmetro na época de chuva. Clark & Clark (1994) e Feeley et al. (2007) relatam que a variabilidade no regime hídrico pode acarretar alterações nas taxas de crescimento arbóreo.

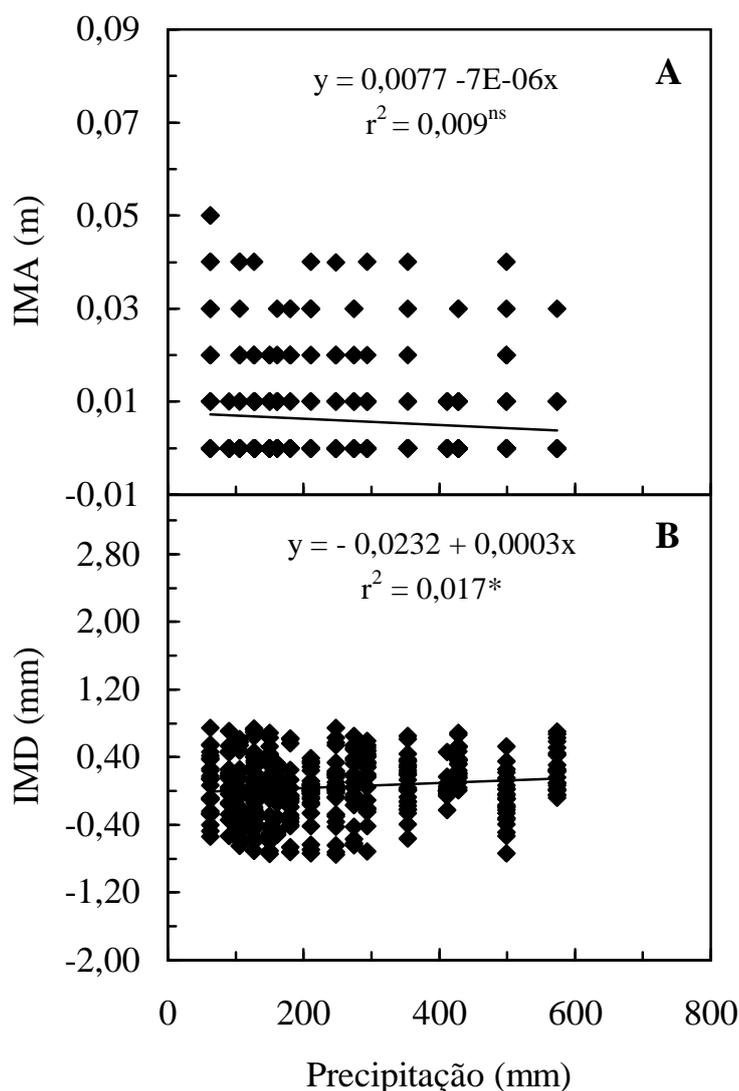


Figura 5 - Relação entre incremento mensal em altura (IMA), incremento mensal em diâmetro (IMD) e precipitação. Os dados mostram os resultados obtidos em dez espécies, coletados entre janeiro de 2007 a dezembro de 2008. Cada símbolo representa os valores mensais observados por planta. * significativo a 5% de probabilidade, ns: não significativo ($P > 0,05$).

As arvoretas apresentaram incremento médio anual do diâmetro de aproximadamente 1 mm por ano (Tabela 8). Estas taxas de incremento são menores do que para outras florestas tropicais (Clark & Clark, 2001). Vieira et al. (2005) encontraram valores maiores que os observados nesse estudo (1,72 mm por ano em árvores de dossel) na Amazônia Central. Isto indica que a maior disponibilidade de radiação no dossel leva a maiores taxas de incremento nas árvores de dossel em comparação às arvoretas do sub-bosque.

A FCV apresentou relação altamente significativa tanto para o incremento em altura como para o incremento em diâmetro (Figura 6). Esses resultados concordam com os obtidos por Clark et al. (1999) que observaram uma forte associação entre o incremento anual do diâmetro e a irradiância do ambiente em espécies tropicais de árvores juvenis.

A quantidade de irradiância que chega ao sub-bosque da floresta é fator explicativo de como as arvoretas com maior disponibilidade de irradiância (inferido pelo maior valor de FCV) podem aumentar o incremento em altura e diâmetro. Em florestas primárias, onde a quantidade de irradiância que atinge o sub-bosque é muito pequena, o nível de incremento em altura e diâmetro das arvoretas é bastante inferior ao observado em áreas abertas e em florestas secundárias. Poorter & Arets (2003) analisando espécies de árvore não pioneiras em uma floresta úmida boliviana verificaram que as árvores apresentaram um crescimento rápido de altura em função da irradiância.

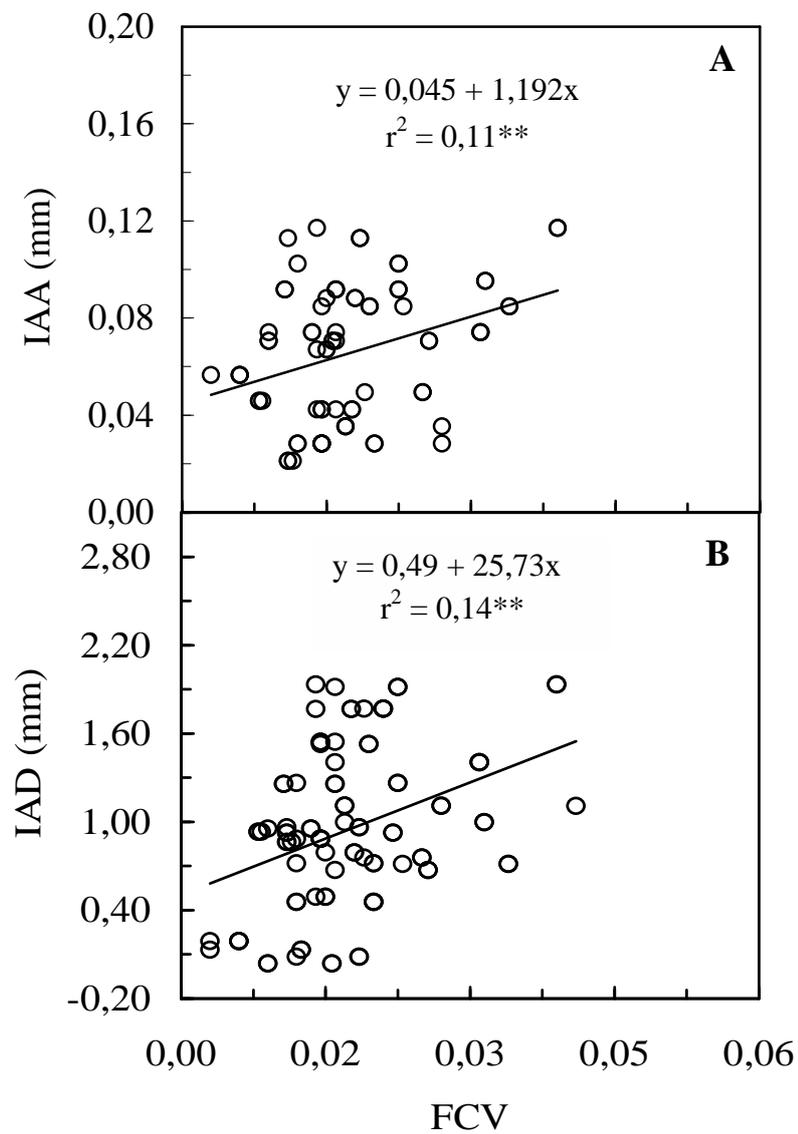


Figura 6 - Relação entre incremento anual em diâmetro (IAD), incremento anual em altura (IAA) e fração de céu visível (FCV) nas épocas chuvosa e seca. Os dados mostram os resultados obtidos em dez espécies. Cada símbolo representa uma observação. **: significativo a 1% de probabilidade.

Não houve relação significativa ($P > 0,05$) entre o incremento em diâmetro anual e diâmetro inicial das arvoretas (Figura 7). Isto mostra que na faixa de tamanho utilizadas neste estudo (plantas de 1 a 3 m de altura e 4 a 19 mm de diâmetro) não há uma vantagem competitiva pelo fato de algumas plantas serem um pouco maior do que outras plantas.

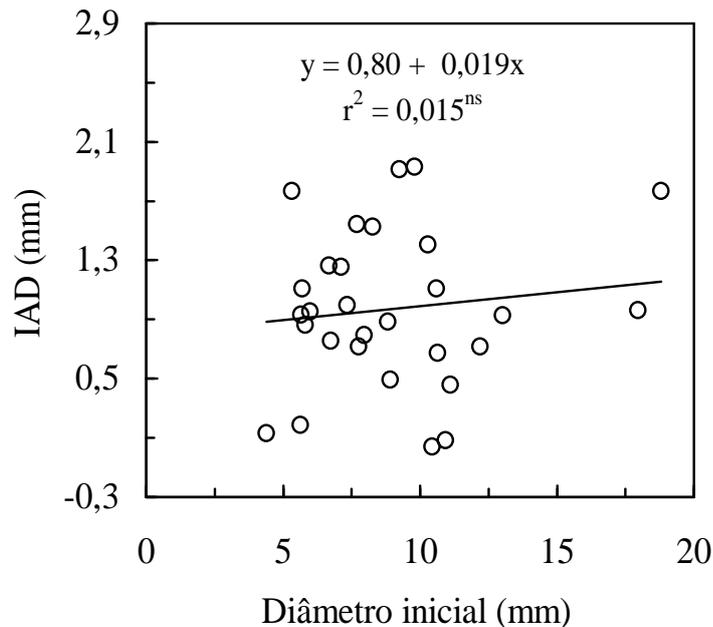


Figura 7 - Relação entre incremento anual em diâmetro (IAD) e diâmetro inicial. Os dados mostram os resultados obtidos em dez espécies. Dados coletados entre janeiro de 2007 a dezembro de 2008. Cada símbolo representa uma planta. ns: não significativo ($P > 0,05$).

Alguns autores (Clark et al., 1999; 2008; Vieira et al., 2005) relatam que árvores de dossel com maior diâmetro apresentam relação positiva com taxas de incremento anual que pode estar relacionada a uma maior atividade fotossintética dos indivíduos com maior DAP e a distribuição de irradiância direcionada ao ganho de biomassa lenhosa.

O incremento em diâmetro anual não demonstrou relação significativa ($P > 0,05$) com a A_{pot} das plantas (Figura 8). Isto mostra que o crescimento das árvores está determinado não apenas pelos ganhos instantâneos de carbono (fotossíntese), mas pela interação da fotossíntese com outras variáveis fisiológicas, tais como relação fonte-dreno, transporte de assimilados e área foliar conforme proposto por Gifford & Evans (1981).

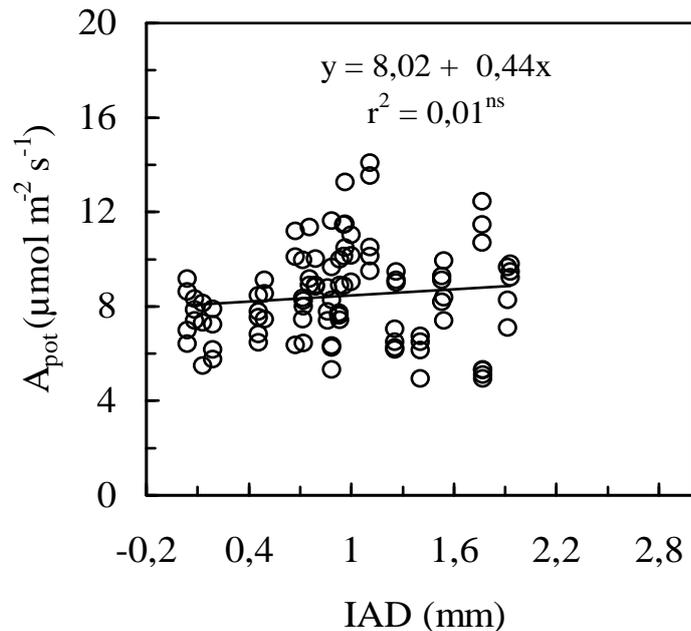


Figura 8 - Relação entre fotossíntese potencial (A_{pot}) e incremento anual em diâmetro (IAD) determinada nas épocas chuvosa e seca. Os dados mostram os resultados obtidos em dez espécies. Cada símbolo representa uma folha por planta. ns: não significativo ($P > 0,05$).

Kruger & Volin (2006) relatam que as taxas fotossintéticas afetam o crescimento das árvores, porém, outros fatores tais como a área foliar, translocação de assimilados, e a força dos drenos (Gifford & Evans, 1981) também contribuem para as taxas de crescimento observadas numa planta em um determinado intervalo de tempo.

Durante o período de estudo cinco arvoretas quebraram (incremento em altura) (Figura 9) e uma morreu. A causa mais comum de arvoretas quebradas e mortas no sub-bosque em florestas tropicais é o vento, que derrubam as árvores de dossel que desabam sobre as árvores menores, entretanto, freqüentemente as árvores morrem em pé, como

resultado de várias possíveis causas, como: fungos patogênicos, herbívoros, déficit hídrico ou a combinação destes fatores.

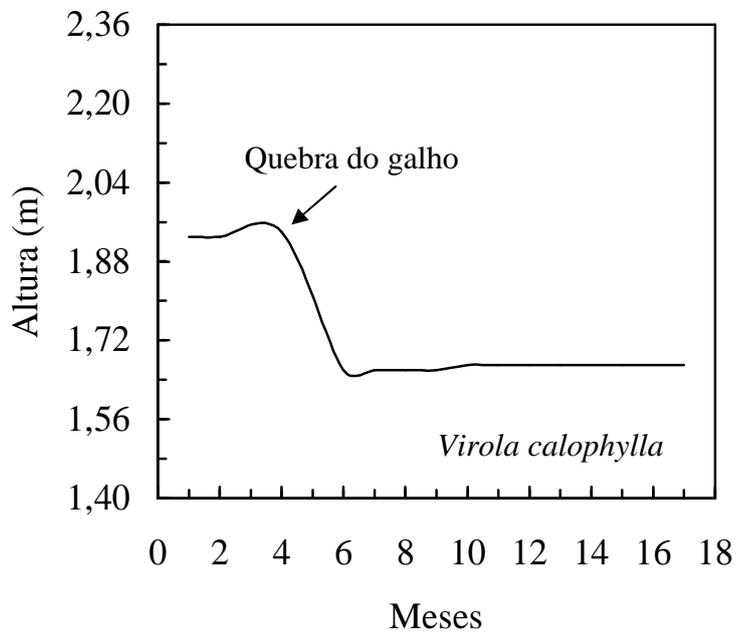


Figura 9 – Exemplo ilustrativo da interrupção no incremento em altura numa árvore na fase juvenil. O gráfico mostra a trajetória da planta 57 (*Virola calophylla*). A seta preta representa a quebra do galho com o meristema apical da arvoreta.

5.4. Trocas gasosas

5.4.1. Fotossíntese em função do tempo

Nas primeiras horas do dia (06:00 às 07:00 h) os estômatos não responderam ao estímulo luminoso, permanecendo fechados independente do nível de irradiância na câmara foliar. Como resultado tanto a g_s como A_{max} apresentam forte variação diurna (Figura 10). O mesmo ocorreu ao final da tarde, quando novamente os estômatos mostraram-se insensíveis ao estímulo luminoso (Figura 10B).

Nesse estudo observou-se que A_{max} apresentou valores elevados durante a manhã, o que poderia estar relacionado com maiores valores de g_s , como observado na espécie *E. amplum* que atingiu maiores valores ($0,15 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) de g_s (Tabela 5). Estes resultados concordam com os relatados por Kaiser & Kappen (2000) que observaram em arvoretas de sub-bosque valores máximos de g_s entre as 10:00 e 14:00 h e valores mínimos de g_s ao final da tarde. Zotz & Winter (1994) também observaram maiores valores de g_s nos horários da manhã em *Ceiba pentandra*.

Pode-se observar na Figura 10B que os valores maiores de g_s coincidiram com os horários de maior irradiância, maior temperatura e menor umidade do ar, o que sugere que alguns ou todos esses fatores, podem de alguma forma ter papel importante na modulação do movimento estomático durante o dia.

Embora seja bem conhecido que a irradiância estimula a abertura dos estômatos (Raschke et al., 1979; Mooney et al., 1983; Mooney & Chu, 1983; Shimazaki et al., 2007; Baroli et al., 2008) e que os estômatos abrem em irradiância acima de $2-8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Habermann, 1973; Hsiao et al., 1973) logo ao amanhecer a irradiância foi ineficaz em induzir a abertura dos estômatos, mesmo após uma hora de iluminação contínua na câmara foliar. Também não é possível explicar a falta de resposta dos estômatos à irradiância pela alta umidade do ar no sub-bosque. Isto porque as principais variáveis ambientais (umidade do ar, irradiância e temperatura) foram mantidas constantes na câmara foliar durante todas as medições. Isto sugere que a variação diurna na abertura e fechamento dos estômatos está modulado por fatores endógenos (ritmos circadianos) conforme observado em outras espécies, tanto herbáceas (Holmes & Klein, 1986) como florestais (Doughty et al., 2006).

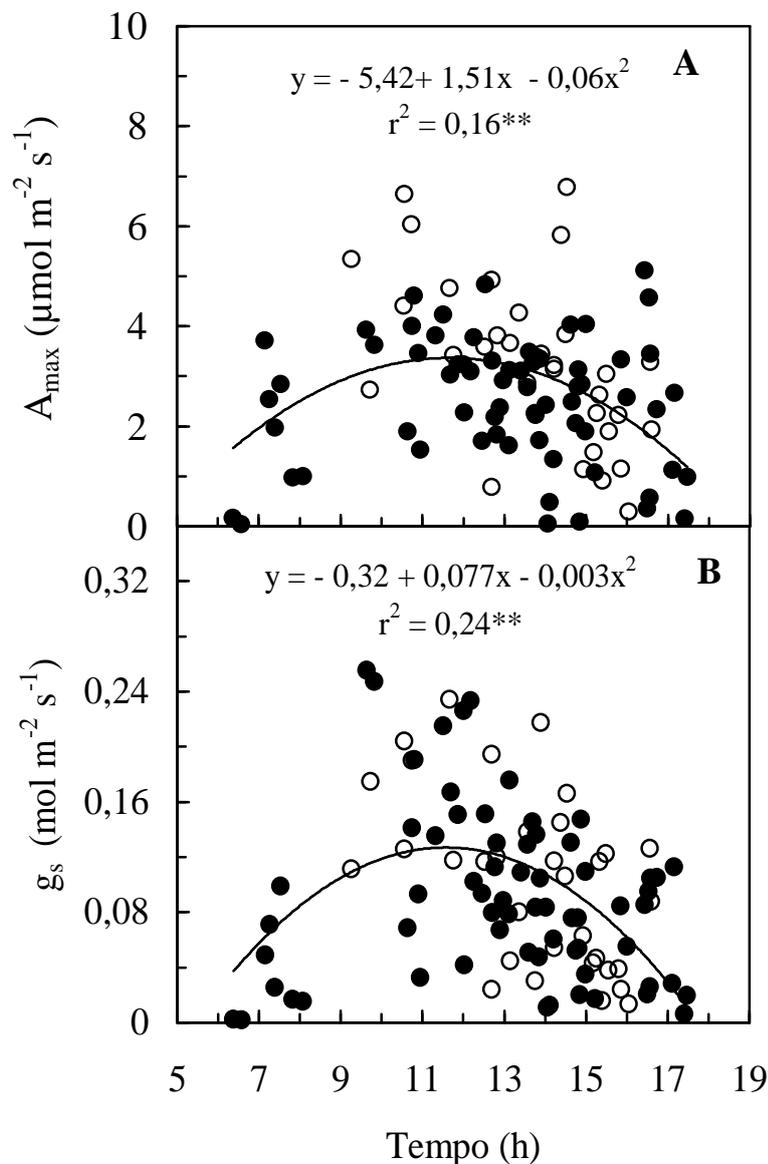


Figura 10 - Variação diurna da fotossíntese máxima (A, A_{\max}) e condutância estomática (B, $g_{s[380]}$) nos meses de janeiro (época chuvosa, círculo aberto, \circ) e agosto (época seca, círculo fechado, \bullet) de 2008. Os dados mostram os resultados obtidos com dez espécies. Cada símbolo representa uma folha por planta. Medições efetuadas a $380 \mu\text{mol mol}^{-1}$, luz saturante ($1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e temperatura foliar de $28 \pm 1 \text{ }^\circ\text{C}$. A linha contínua mostra a tendência observada ao longo do dia.

Neste estudo a A_{pot} e g_s das espécies estudadas resultou em desempenhos similares nas épocas seca e chuvosa (Tabela 3 e 5), o que significa que para esta região da Amazônia os efeitos das mudanças climáticas nas trocas gasosas derivadas de variações na precipitação ainda permanecem imperceptíveis com as técnicas disponíveis até agora. Embora, a A_{pot} das espécies estudadas fosse similar nas épocas chuvosa e seca, não é possível concluir que o mesmo pode se esperar para as próximas décadas, haja vista que alguns modelos climáticos prognosticam intensificação da época de seca (Phillips et al., 1998) em decorrência das mudanças associadas ao aquecimento do planeta.

Em concentração ambiente de CO_2 ($380 \mu mol mol^{-1}$) houve uma estreita relação entre A_{max} e g_s ($y = 5,92 + 1,18 \ln(x)$, $r^2 = 0,60$ **) (Figura 11A).

Diversos estudos têm mostrado que há uma estreita relação entre as taxas fotossintéticas medidas em $[CO_2]$ ambiente e g_s (Kumar et al., 1999; Park & Furukawa, 1999; Marenco et al., 2006). Neste estudo, entretanto, mostra-se que em concentração saturante de CO_2 a relação entre a A_{pot} e g_s é muito baixa e não significativa para valores de g_s comumente observados durante o dia ($0,015$ e $0,3 mol m^{-2} s^{-1}$) (Figura 11B), o que indica que a A_{pot} é pouco influenciada pela abertura dos estômatos na faixa de g_s observada durante a maior parte do dia (08:00 às 16:00 h). Isto mostra que alta concentração de CO_2 na câmara foliar compensa o efeito negativo da resistência à difusão de CO_2 para os espaços intercelulares decorrentes do fechamento parcial dos estômatos, exceto quando os valores de g_s são muito baixos (g_s menor de $0,015 mol m^{-2} s^{-1}$ indicados por losangos na Figura 11B); isto é, quando a maior parte dos estômatos encontram-se totalmente ou parcialmente fechados refletindo nesse caso, os valores de g_s a condutância da cutícula (g_c). Isto sugere que o limiar de $0,015 mol m^{-2} s^{-1}$ provavelmente indica a condutância da epiderme da folha (g_e). Desta forma, os baixos valores de A_{pot} observados logo ao amanhecer (indicados por losangos na Figura 11B) podem de fato refletir taxas fotossintéticas da folha quando a maior parte dos estômatos da superfície foliar está parcial ou totalmente fechados.

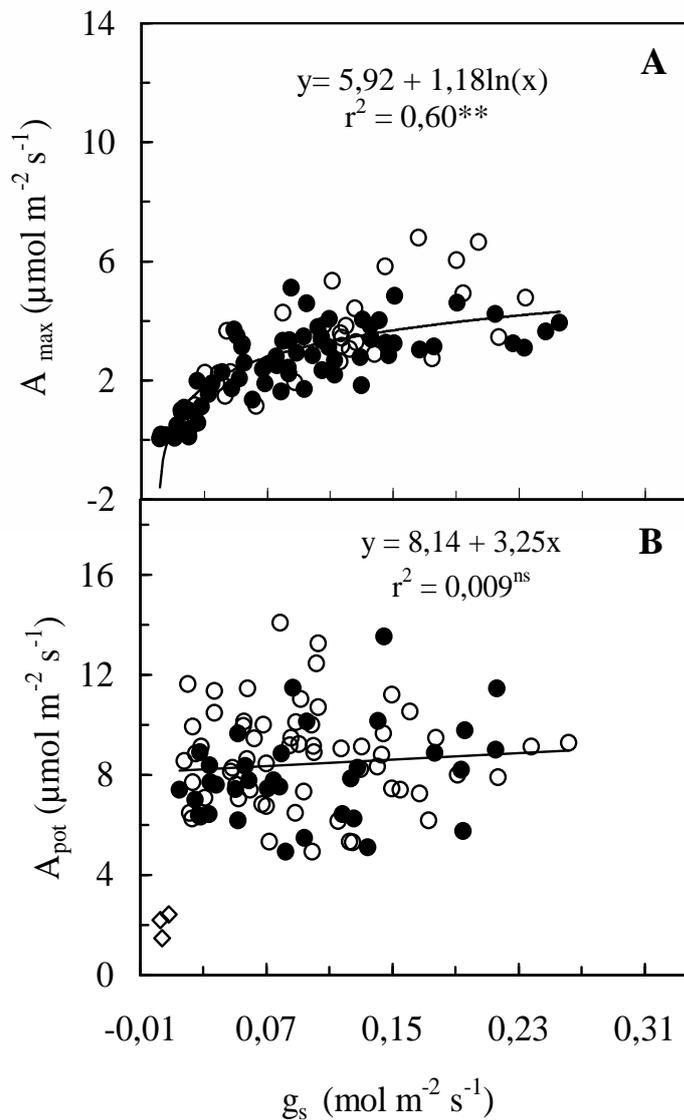


Figura 11 - Relação entre a fotossíntese máxima (A, A_{max}), fotossíntese potencial (B, A_{pot}) e a condutância estomática ($g_{s[380]}$ no painel superior e $g_{s[2000]}$ no painel inferior) nos meses de janeiro (época chuvosa, círculo aberto, \circ) e agosto (época seca, círculo fechado, \bullet) de 2008. Os dados mostram os resultados obtidos com dez espécies. Medições efetuadas em concentração de CO_2 380 (A_{max}) e 2000 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (A_{pot}) e temperatura foliar de 28 ± 1 °C. Os losangos (\diamond) na Figura 11B mostram os valores de A_{pot} logo ao amanhecer, quando g_s foi muito baixo. Cada símbolo representa uma folha por planta. ** significativo a 1% de probabilidade, ns: não significativo ($P > 0,05$).

5.4.2. Relação entre C_i/C_a

A relação entre C_i/C_a aumentou com g_s até atingir valores de 0,9 (Figura 12). Entretanto, deve-se observar que houve uma tendência de aumento em C_i/C_a em valores muito baixos de g_s , o que sugere a desuniformidade na abertura e fechamento dos estômatos ou a presença de “manchas estomáticas” conforme proposto por Pospíšilová & Santrucek (1994) tanto ao amanhecer como ao final do dia. Nas espécies estudadas a desuniformidade no movimento estomático pode ocorrer tanto em resposta ao déficit hídrico como em função de outros fatores ambientais que eventualmente levam as oscilações no movimento estomático (Marenco et al., 2006).

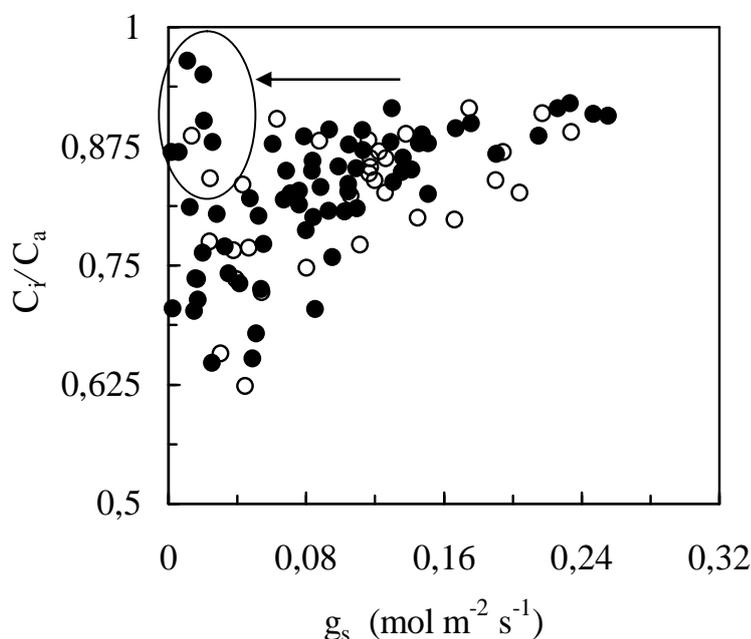


Figura 12 - Relação entre C_i/C_a e condutância estomática (g_s) nos meses de janeiro (época chuvosa, círculo aberto, ○) e agosto (época seca, círculo fechado, ●) de 2008. Os dados mostram os resultados obtidos com dez espécies. Cada símbolo representa uma folha por planta. A seta mostra valores de C_i/C_a fora do padrão esperado (baixos valores em baixa g_s).

Em função da pouca variabilidade nos valores da fotossíntese potencial (A_{pot}) ao longo do dia (09:00 as 15:00 h) as variáveis estudadas foram examinadas com relação à A_{pot} e não com a fotossíntese máxima (A_{max}), a qual é fortemente dependente da condutância estomática (g_s).

5.5. Interações entre as variáveis estudadas

5.5.1. Fração de céu visível

Os valores da FCV variaram de 0,005 a 0,04 (Figura 13), sendo a média de FCV de 0,014 em janeiro (época chuvosa) e de 0,020 em agosto (época seca) (Tabela 4), confirmando resultados obtidos num estudo prévio por Marengo & Vieira (2005). A diferença dos valores de FCV entre as épocas é atribuída a dois fatores. Primeiramente, a diferenças no índice de área foliar (IAF) entre as épocas chuvosa e seca (5,1 *versus* 4,7; Tabela 4) e segundo, a maior radiação solar na época seca (29,2 mol m⁻² dia⁻¹) que na época chuvosa (22,0 mol m⁻² dia⁻¹) (Tabela 4).

Os valores de FCV são altamente relacionados com o IAF ($r^2 = 0,8^{**}$) (Figura 13). A relação entre FCV e IAF não é linear. Isto porque menor IAF tem grande repercussão em FCV. No entanto em altos valores de IAF têm menos efeito na FCV (Figura 13).

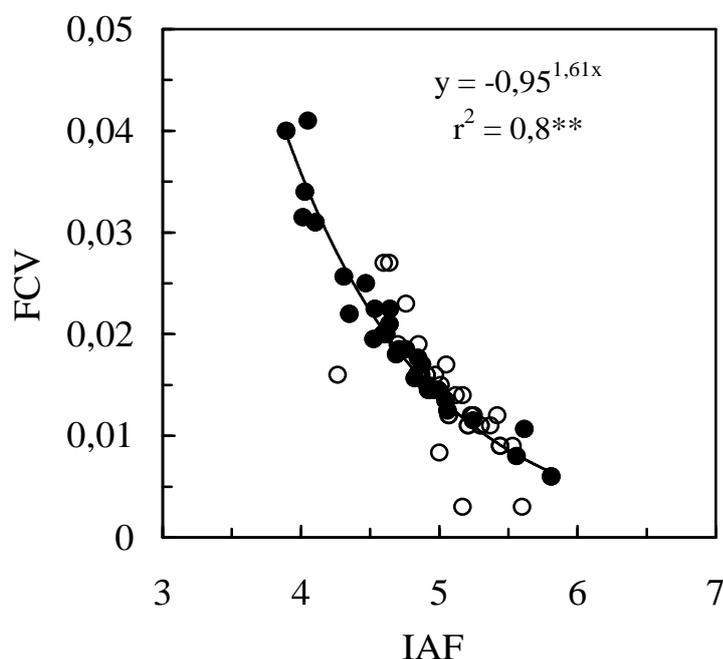


Figura 13 - Relação entre fração de céu visível (FCV) e o índice de área foliar (IAF) nos meses de janeiro (época chuvosa, círculo aberto, ○) e agosto (época seca, círculo fechado, ●) de 2008. Os dados mostram os resultados obtidos com dez espécies. Cada símbolo representa a média de seis observações em torno de cada planta (microsítios). ** significativo a 1% de probabilidade.

A média de IAF (4,9; Tabela 4) observados neste estudo é similar aos relatados por outros autores em florestas úmidas tropicais (Myneni et al., 2007; Asner et al., 2003; McWilliams et al., 1993). Por exemplo, McWilliams et al. (1993) observaram IAF médio de 5,7 numa floresta de terra-firme na Amazônia e Clark et al. (2008) encontraram IAF médio de 6,0 numa floresta da Costa Rica.

O FCV do sub-bosque teve efeito significativo ($P \leq 0,05$) em A_{pot} (Figura 14), o que mostra que pequenas alterações no ambiente luminoso do sub-bosque influenciam de forma significativa o desempenho fotossintético da folha.

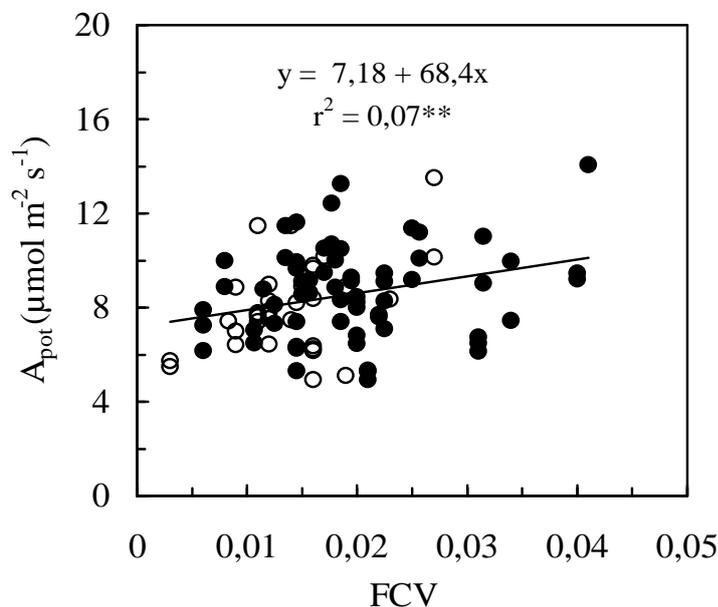


Figura 14 - Relação entre fotossíntese potencial (A_{pot}), e fração de céu visível (FCV) nos meses de janeiro (época chuvosa, círculo aberto, \circ) e agosto (época seca, círculo fechado, \bullet) de 2008. Os dados mostram os resultados obtidos com dez espécies. Cada símbolo representa uma folha por planta. **: significativo a 1% de probabilidade.

A AFE, que está relacionada à espessura foliar, apresentou aumento com a redução da FCV (Figura 15). Alguns estudos mostram que a variação da área foliar específica pode ser causada pela diferença em intensidade de irradiância no ambiente de crescimento da planta (Boardmann, 1977).

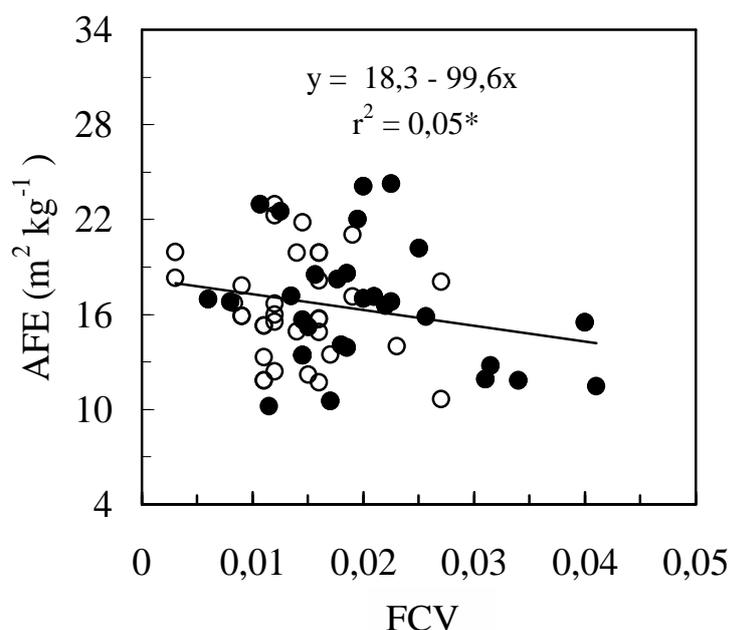


Figura 15 - Relação entre área foliar específica (AFE) e fração de céu visível (FCV) nos meses de janeiro (época chuvosa, círculo aberto, ○) e agosto (época seca, círculo fechado, ●) de 2008. Os dados mostram os resultados obtidos com dez espécies. Cada símbolo representa uma folha por planta. *: significativo a 5% de probabilidade.

Reich (1998) relata que plantas adaptadas a regiões com baixos conteúdos de nutrientes minerais, como é o caso da Amazônia Central, podem apresentar valores baixos de AFE (folhas mais espessas) como mecanismo de adaptação ao entorno físico. Nesse caso, folhas com um valor baixo de AFE também apresentariam uma maior longevidade, se assim for, folhas de *Eccclinusa guianensis*, e *Sorocea guilleminiana* teriam maior longevidade, uma hipótese que ainda está para ser testada.

As relações encontradas entre EFF, EFD e FCV (Figura 16) concordam com os resultados relatados por outros autores (Niinemets, 2001; Oguchi et al., 2005) que mostram que a espessura da folha pode aumentar em função da irradiância. Por exemplo, Oguchi et al. (2005) observaram aumento na espessura da folha após transferência a irradiância elevada. No entanto, em baixa irradiância a espessura da folha tende a diminuir enquanto que a área foliar tende a aumentar, como uma estratégia para assegurar de maneira mais eficiente à captura de irradiância em baixas intensidades de radiação (Dale, 1988).

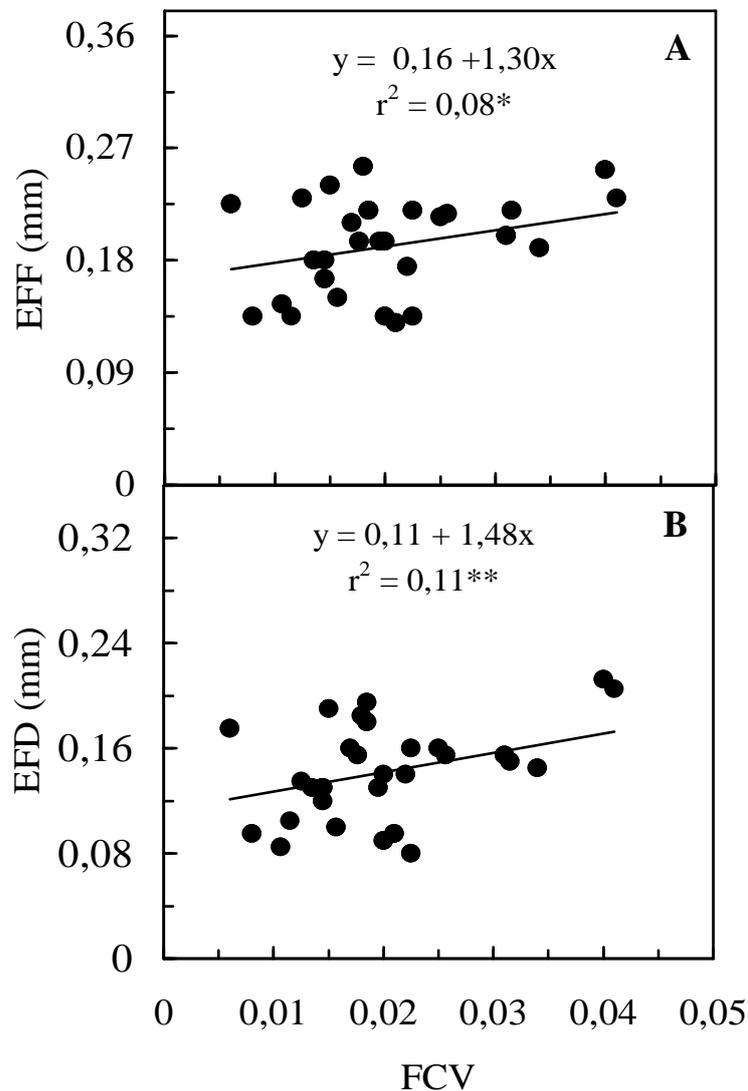


Figura 16 - Relação entre espessura da folha fresca (EEF), espessura da folha desidratada (EFD) e a fração de céu visível (FCV) no mês de agosto (época seca, círculo fechado, ●) de 2008. Os dados mostram os resultados obtidos com dez espécies. Cada símbolo representa uma folha por planta. **: significativo a 1% de probabilidade, *: significativo a 5% de probabilidade.

A diferença nos valores do coeficiente de determinação (r^2) entre EFD (r^2 de 0,11**, Figura 16B) e AFE (r^2 de 0,05*, Figura, 15) ocorre porque a AFE depende não somente da espessura, mas também da densidade foliar (Niinemets, 1999), isto sugere que FCV tem efeito menor na densidade da folha do que na espessura foliar.

Contudo, não é possível explicar as amplas variações encontradas na AFE entre espécies apenas pelas variações na irradiância do sub-bosque inferidas pelas variações em FCV. Isto sugere que fatores genéticos, estratégias de adaptações ao ambiente físico e fatores ecológicos (solos de baixo conteúdo de nutrientes, herbivoria, etc.) também são determinantes para explicar variações na AFE e na espessura da folha numa dada condição de crescimento.

A relação entre FCV e conteúdo de clorofila total (Figura 17) encontrados nesse estudo, corrobora os resultados relatados por Martinez & Guiamet (2004) onde verificaram o efeito positivo da irradiância no conteúdo de clorofila total.

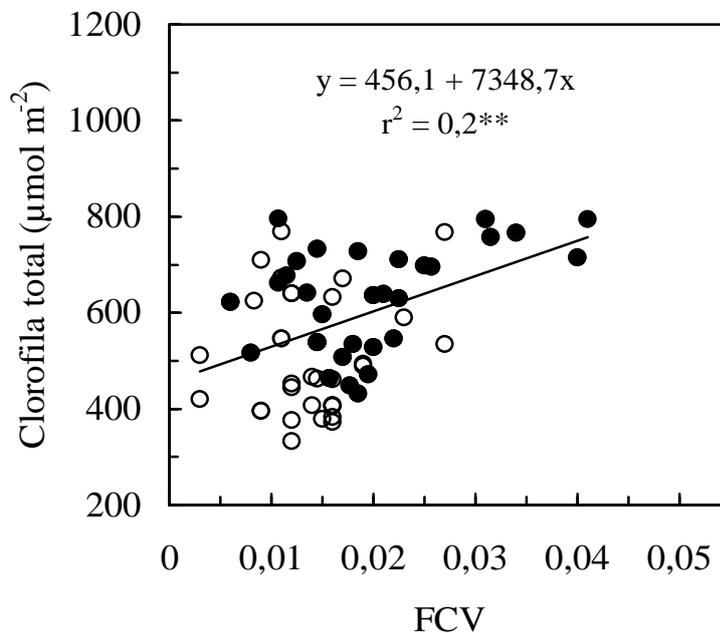


Figura 17 - Relação entre conteúdo de clorofila total e fração de céu visível (FCV) nos meses de janeiro (época chuvosa, círculo aberto, \circ) e agosto (época seca, círculo fechado, \bullet) de 2008. Os dados mostram os resultados obtidos com dez espécies. Cada símbolo representa uma folha por planta. **: significativo a 1% de probabilidade, *: significativo a 5% de probabilidade.

Tanto as concentrações de clorofila *a* como de clorofila *b* apresentaram relações altamente significativa com a FCV ($P \leq 0,05$) (Figura 18). Não só a concentração de clorofila total, mas também a relação entre clorofila *a* e *b* mudaram em função da irradiância. A menor relação de clorofila *a/b* encontrada em plantas de sombra é um

fenômeno conhecido (Boardmann, 1977; Hikosaka & Terashima, 1995). Hikosaka & Terashima (1995) relatam que plantas de sombra possuem maior proporção de complexos coletores de luz no FSII em comparação a plantas de sol. A maior proporção de complexos coletores de luz do FSII causa diminuição na proporção de clorofila *a/b* nas plantas de sombra. A maior concentração de clorofila por unidade de área foliar em ambientes de baixa irradiância pode indicar maior investimento nos pigmentos responsáveis pela absorção da radiação (Boardmann, 1977; Carvalho et al., 2006).

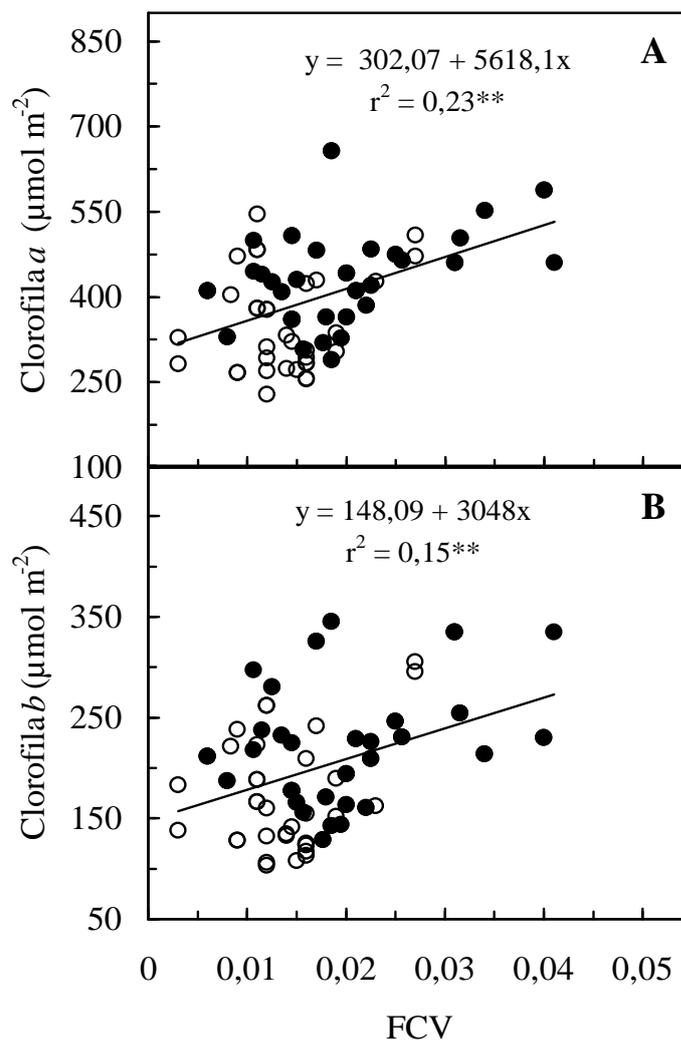


Figura 18 - Relação entre conteúdo de clorofila *a* e clorofila *b* e a fração de céu visível (FCV) nos meses de janeiro (época chuvosa, círculo aberto, ○) e agosto (época seca, círculo fechado, ●) de 2008. Os dados mostram os resultados obtidos com dez espécies. Cada símbolo representa uma folha por planta. **: significativo a 1% de probabilidade.

Não houve relação significativa entre a FCV, A_{pot} e a relação F_v/F_m (Figura 19) determinada pela fluorescência da clorofila *a*. Esse resultado já era esperado, pois, a fração de céu visível no sub-bosque é muito pequena e sob baixa irradiância as plantas não apresentam fotoinibição da fotossíntese. Essa relação indica que as arvoretas de sub-bosque não estão estressadas.

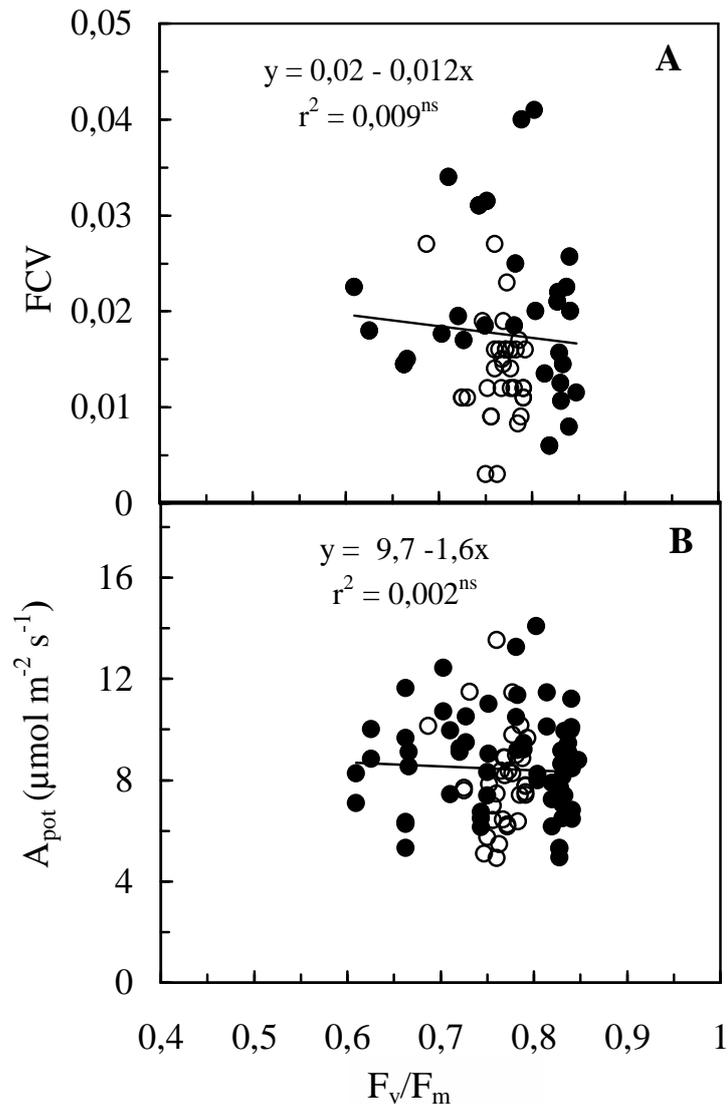


Figura 19 - Relação entre fotossíntese potencial (A_{pot}), fração de céu visível (FCV) e relação F_v/F_m , nos meses de janeiro (época chuvosa, círculo aberto, \circ) e agosto (época seca, círculo fechado, \bullet) de 2008. Os dados mostram os resultados obtidos com dez espécies. Cada símbolo representa uma folha por planta. ns: não significativo.

O valor não teórico, mas empírico de F_v/F_m é 0,83 (Björkman et al., 1972), valor típico para plantas não fotoinibidas, contudo esse valor pode levar a redução da fotossíntese quando a planta é exposta à radiação solar plena mesmo que por curto período de tempo (Dias & Marengo, 2006). No entanto, deve se salientar que reduções nos valores de F_v/F_m como os observados nesse estudo (0,6 a 0,8) não indicam fotoinibição da A_{pot} apenas mostram uma reação de fotoproteção (também chamado de fotoinibição dinâmica) a radiação solar direta (por exemplo, sunflecks) que não levam a redução da A_{pot} . Assim pode ser concluído que as plantas não demonstraram fotoinibição crônica, embora algumas plantas apresentem valores abaixo de 0,83 definido para plantas que não estão fotoinibidas.

A suscetibilidade à fotoinibição depende principalmente da espécie e do ambiente de irradiância de crescimento (Osmond, 1994). Segundo Krause et al. (1995), a fotoinibição é um processo fisiológico caracterizado pela redução lenta e reversível da fotossíntese como resultado da exposição à radiação solar plena. A intensidade da fotoinibição pode ser avaliada pela redução na eficiência quântica do fotossistema II (relação F_v/F_m). Frequentemente, esta característica da fluorescência é usada como indicador de estresse, quando fatores bióticos ou abióticos alteram a funcionalidade do FSII.

5.5.2. Área foliar específica

A área foliar específica (AFE) foi positivamente correlacionada ($P \leq 0,05$) com EFD, clorofila total e o conteúdo de nitrogênio foliar (Figura 20). O aumento da AFE está relacionado com a diminuição da espessura da folha, os conteúdos de clorofila e nitrogênio. Os resultados apresentados neste estudo seguiram o mesmo padrão encontrado por outros estudos, onde existe uma forte e positiva relação entre a área foliar específica (AFE), espessura e as concentrações de nitrogênio foliar (Evans, 1983; Reich et al., 1992, 1999; Poorter & Evans, 1998).

Reich et al. (1999) avaliando as relações entre nitrogênio foliar e AFE em seis diferentes biomas na América, encontraram que o nitrogênio foliar apresentou forte relação com a AFE, e essas características declinam com o aumento da longevidade da folha.

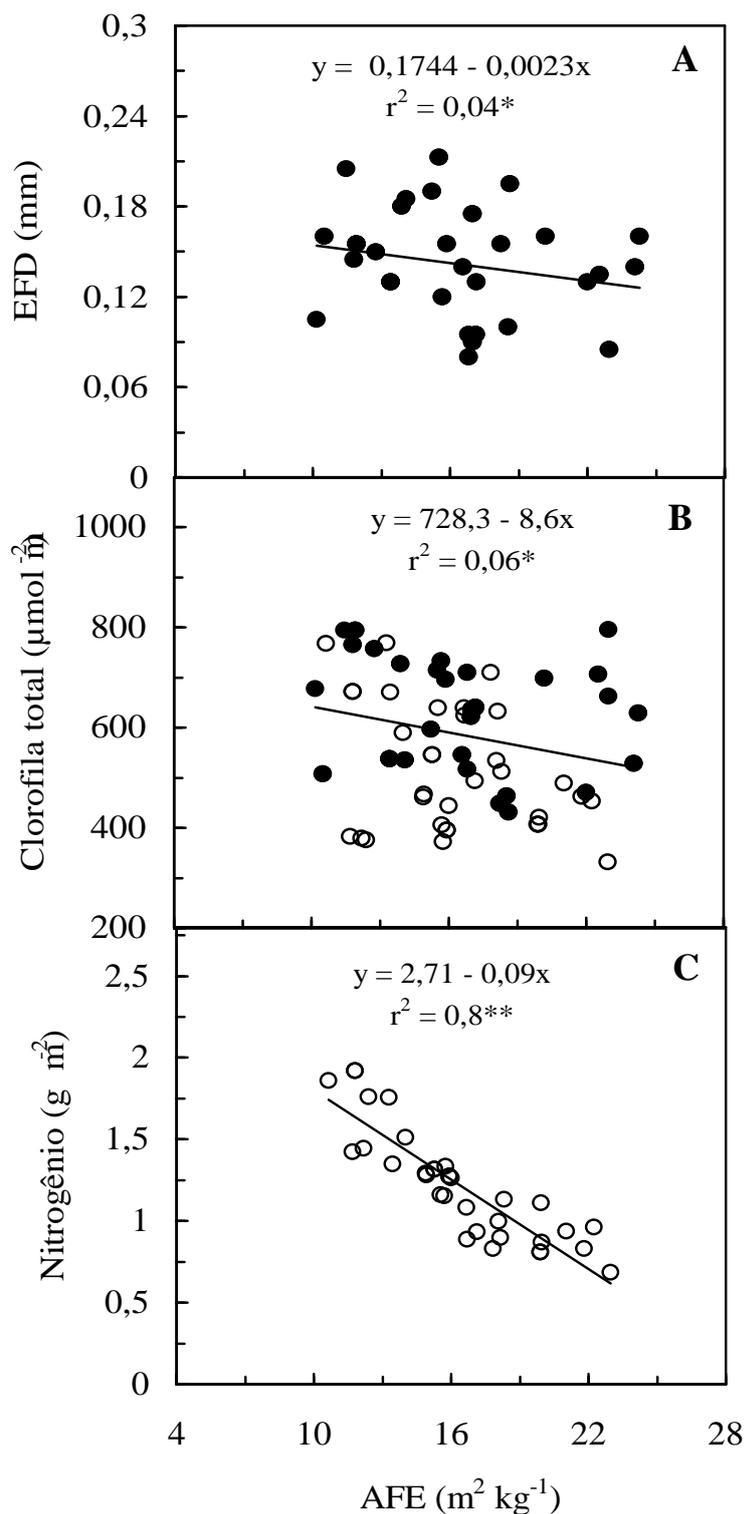


Figura 20 - Relação entre espessura da folha desidratada (EFD), clorofila total, nitrogênio e área foliar específica (AFE) nos meses de janeiro (época chuvosa, círculo aberto, \circ) e agosto (época seca, círculo fechado, \bullet) de 2008. Os dados mostram os resultados obtidos com dez espécies. Cada símbolo representa uma folha por planta. **: significativo a 1% de probabilidade *: significativo a 5% de probabilidade.

Alguns estudos indicam que a AFE possui correlação positiva com as taxas de fotossíntese por unidade de massa (Reich et al., 1992; 1999). Neste estudo houve uma tendência de diminuição da AFE com aumento de A_{pot} , mas o efeito não foi significativo ($P = 0,03$) (Figura 21).

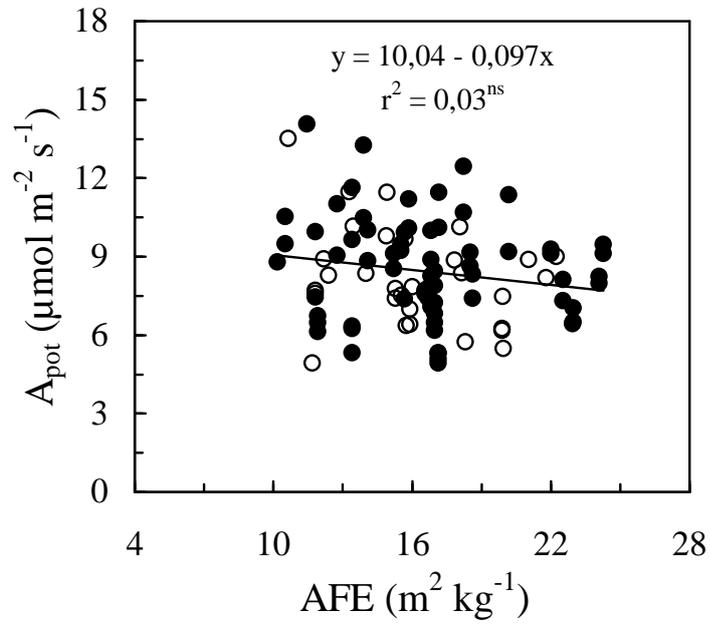


Figura 21 - Relação entre fotossíntese potencial (A_{pot}) e área foliar específica (AFE) nos meses de janeiro (época chuvosa, círculo aberto, \circ) e agosto (época seca, círculo fechado, \bullet) de 2008. Os dados mostram os resultados obtidos com dez espécies. Cada símbolo representa uma folha por planta. ns: não significativo.

5.5.3. Espessura seca e espessura fresca da folha

Observou-se uma relação altamente significativa ($r^2 = 0,15^{**}$) entre EFD, EFF e A_{pot} (Figura 22). Isto está de acordo com McMillen & McClendon (1983) que relatam que a taxa fotossintética é influenciada pela espessura, concordando com os resultados encontrados nesse trabalho.

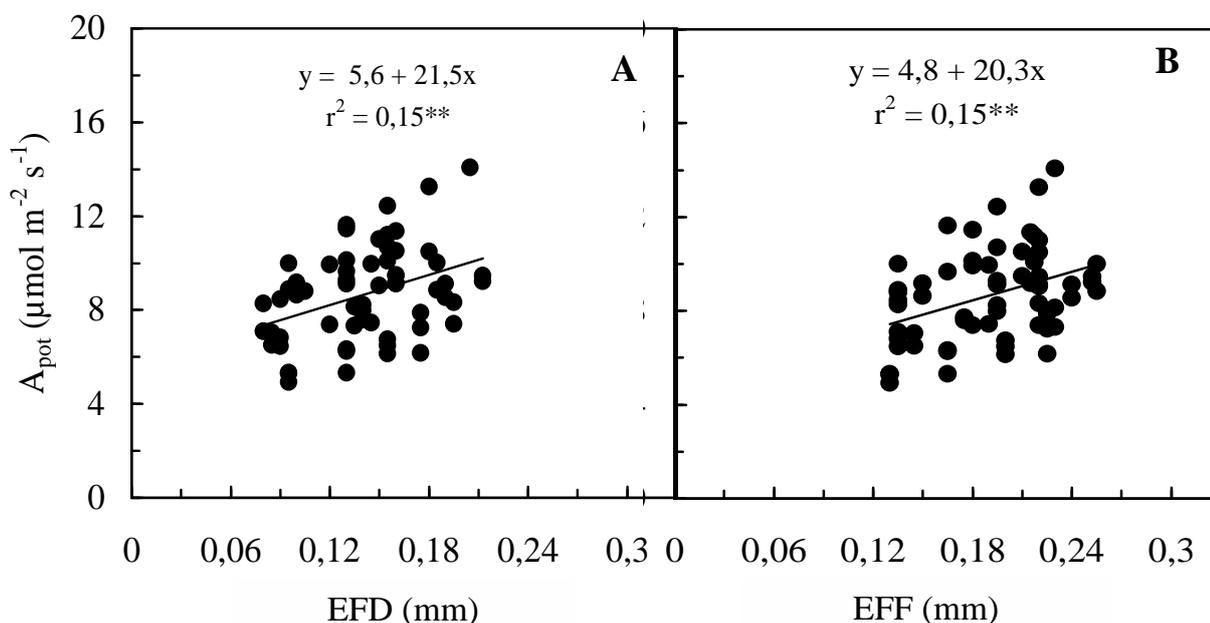


Figura 22 - Relação entre fotossíntese potencial (A_{pot}) e espessura da folha desidratada (EFD) e espessura da folha fresca (EFF) no mês de agosto (época seca, círculo fechado, ●) de 2008. Os dados mostram os resultados obtidos com dez espécies. Cada símbolo representa uma folha por planta. **: significativo a 5% de probabilidade.

A espessura da folha varia de acordo com a estrutura interna da folha (quantidade de cloroplasto, volume do mesofilo, conteúdo de proteínas). O aumento na espessura da folha (declínio da área foliar específica) é frequentemente relatado com o aumento nas taxas de fotossíntese (McMillen & McClendon, 1983; Yun & Taylor, 1986); isto provavelmente ocorre devido ao acúmulo de proteínas fotossintéticas. No entanto, isto também envolve o aumento na quantidade de moléculas e compostos não diretamente relacionados com a assimilação de carbono, que tem papel importante na defesa de

plantas; por exemplo, contra herbivoria e no aumento da resistência contra danos causados por fatores físicos; por exemplo, ventos fortes (Coley, 1988; Wright & Cannon, 2001).

EFD apresentou uma relação altamente significativa ($r^2 = 0,13^{**}$) com o conteúdo de nitrogênio foliar (Figura 23). Tem-se relatado que alta espessura foliar e baixas concentrações de nitrogênio foliar resultam em baixas taxas de fotossíntese em folhas longevas (Reich et al., 1998). Porém, no geral aumento na espessura da folha (baixos valores de AFE) está relacionado com maiores taxas fotossintéticas por unidade de área, provavelmente pelo aumento no acúmulo da Rubisco e aumento no conteúdo de nitrogênio foliar por unidade de área em comparação a folha com maior AFE (Reich et al., 1992).

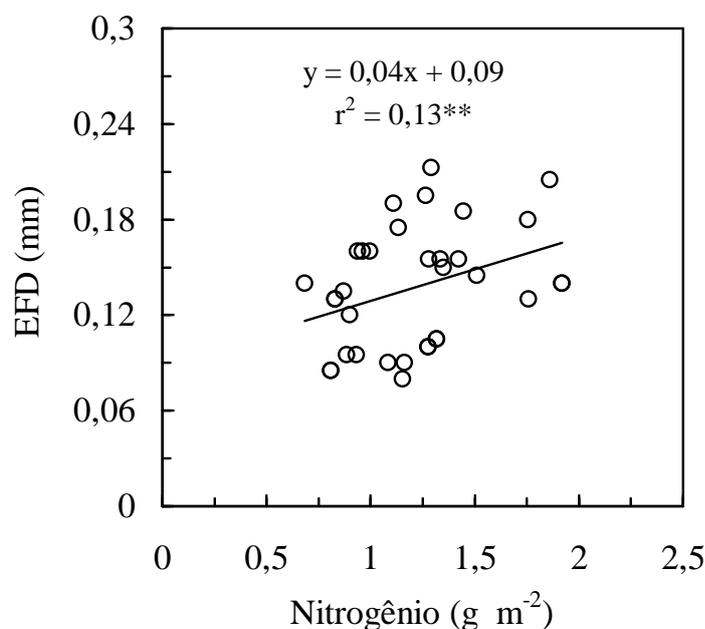


Figura 23 - Relação entre espessura da folha desidratada (EFD) e conteúdo de nitrogênio foliar. Os dados mostram os resultados obtidos com dez espécies. Cada símbolo representa uma folha por planta. **: significativo a 1% de probabilidade, *: significativo a 5% de probabilidade.

5.5.4. Conteúdo absoluto de clorofila

Analisando o comportamento do conteúdo de clorofila total em relação à fotossíntese potencial observou-se uma relação significativa ($r^2 = 0,05^*$) sendo descrita pela equação $y = 6,31 + 0,004x$ (Figura 24). Esses resultados concordam com os encontrados por Gabrielsen (1948) que relata que em condições de sombreamentos a eficiência da fotossíntese possui relação positiva com a concentração de clorofila; entretanto, deve-se salientar que a concentração de clorofila somente influencia a capacidade fotossintética da folha se esta estiver abaixo da concentração ótima para este processo (Marenco & Lopes, 2009).

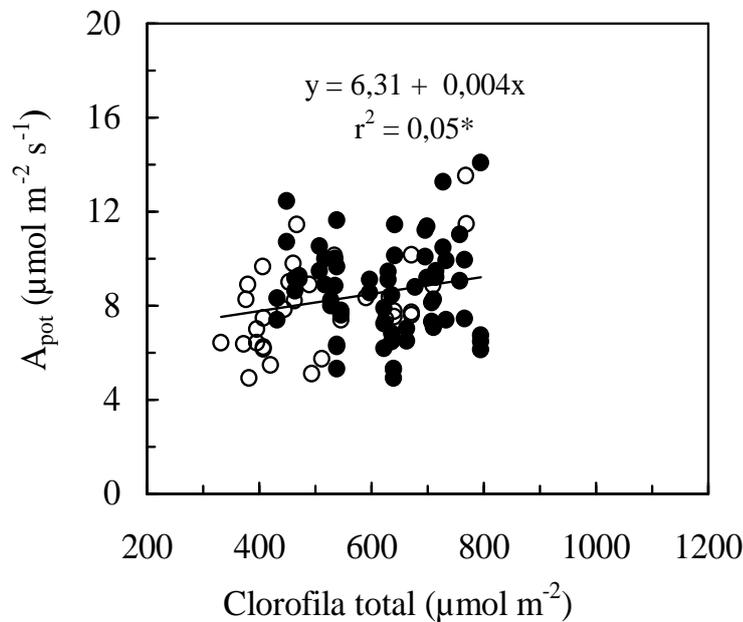


Figura 24 - Relação entre a fotossíntese potencial (A_{pot}) e conteúdo de clorofila total nos meses de janeiro (época chuvosa, círculo aberto, \circ) e agosto (época seca, círculo fechado, \bullet) de 2008. Os dados mostram os resultados obtidos com dez espécies. Cada símbolo representa uma folha por planta. *: significativo a 5% de probabilidade.

O efeito positivo do nitrogênio foliar em A_{pot} e clorofila total (Figura 25) foi consistente aos resultados relatados por diversos autores (Evans, 1983; Reich et al., 1992; Lugg & Sinclair, 1981; Hikosaka, 2004; 2005) confirmando a importância desse nutriente no aparato fotossintético.

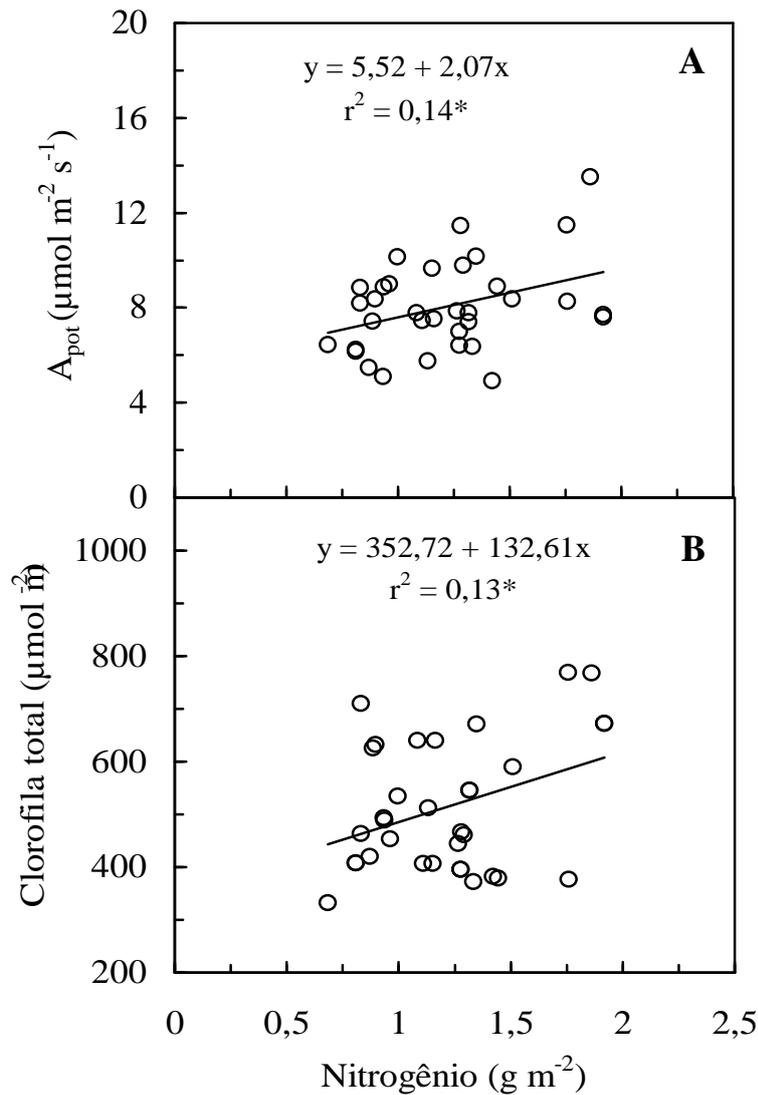


Figura 25 - Relação entre fotossíntese potencial (A_{pot}), clorofila total e nitrogênio no mês de janeiro (época chuvosa, círculo aberto, \circ) de 2008. Os dados mostram os resultados obtidos com dez espécies. Cada símbolo representa uma folha por planta. **: significativo a 1% de probabilidade *: significativo a 5% de probabilidade.

Aproximadamente 80% do nitrogênio total da folha são investidos nos cloroplastos, na Rubisco e outras enzimas que participam da fotossíntese (Evans, 1989). O que leva a relação positiva entre o conteúdo de nitrogênio e a capacidade fotossintética da folha. Vários estudos mostraram que a baixa irradiância favorece alocação de nitrogênio para a síntese de proteínas envolvidas na captura de irradiância (Evans, 1989). De forma geral, plantas com maiores concentrações de nitrogênio foliar apresentam maiores taxas fotossintéticas, sendo as taxas fotossintéticas maiores em plantas com menor área foliar específica, ou seja, maior espessura foliar.

6. CONCLUSÕES

- O crescimento de arvoretas no sub-bosque é lento, sem diferenças significativas entre épocas e espécies, porém a fração de céu visível foi positivamente relacionada com o incremento em altura e diâmetro. Entretanto, não houve relação significativa entre o incremento em diâmetro e a fotossíntese potencial (A_{pot}).
- O movimento estomático mostrou-se sensível á variação diurna, embora os níveis de irradiância no sub-bosque apresentem pouca variação ao longo do dia, indicando o envolvimento de fatores endógenos no funcionamento estomático.
- A fotossíntese potencial (A_{pot}) permanece relativamente constante ao longo do dia, mostrando pouca sensibilidade à variação na condutância dos estômatos.
- O ambiente luminoso do sub-bosque desempenha um papel importante na fisiologia e anatomia da folha, pois tanto a fotossíntese potencial como a espessura da folha mostraram-se sensíveis à variação na fração de céu visível do sub-bosque.
- Houve relação significativa entre fotossíntese potencial (A_{pot}), conteúdo de clorofila total e nitrogênio foliar.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARNON, D.I. Cooper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*, Bethesda, v.24, p.1-15, 1949.
- ASADA, K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, v.50, 601-639, 1999.
- ASNER, G.P.; SCURLOCK, J.M.O.; HICKE, J.A. Global synthesis of leaf area index observations: implications for ecological and remote sensing studies. *Global Ecology and Biogeography*, v.12, p.191-205, 2003.
- ASSMANN, S.M. The cellular basis of guard cell sensing of rising CO₂. *Plant, Cell and Environment*, v.22, p.629-637, 1999.
- BAKER, N.O. A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. *Physiologia Plantarum*, v.81, p.563-570, 1991.
- BAZZAZ, F.A.; PICKETT, S.T.A. Physiological ecology of tropical succession - a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v.11, p.287-310, 1980.
- BAROLI, I.; PRICE, G.D.; BADGER, M.R.; CAEMMERER, S.V. The contribution of photosynthesis to the red light response of stomatal conductance. *Plant Physiology*, v.146, p.737-747, 2008.
- BERRY, J. A.; BJÖRKMAN, O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, v.31, p.491-543, 1980
- BOARDMANN, N.K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*, v.28, p.355-377, 1977.
- BJÖRKMAN, O., BOARDMANN, N.K., ANDERSON, J.M., THORNE, S.W., GOODCHILD, D.J., PYLIOTIS, N.A. Effect of light intensity during growth of *Atriplex patula* on the capacity of photosynthetic reactions, chloroplast components and structure. *Carnegie Institute Year Book*, v.71, p.115-135, 1972.
- BJÖRKMAN, O; DEMMIG-ADAMS, B. Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. In: Schulze, E.D.; Caldwell, M.M. (Eds.). *Ecophysiology of Photosynthesis*, New York, Springer-Verlag, p.17-47, 1995.

- BRÉDA, N.J.J. Ground-based measurements of leaf area index: a review of methods, instruments and current controversies. *Journal of Experimental Botany*, v.54, p. 2403-2417, 2003.
- BUFFONI, M.; TESTI, M.G.; PESARESI, P.; JENNINGS, R.C. A study of the relation between CP29 phosphorylation, zeaxanthin content and fluorescence quenching parameters in *Zea mays* leaves. *Physiologia Plantarum*, v.102, p.318-324, 1998.
- CARVALHO, N.O.S.; PELACANI, C.R.; RODRIGUES, M.O.S.; CREPALDI, I.C. Crescimento inicial de plantas de licuri (*Syagrus coronata* (Mart.) Becc.) em diferentes níveis de luminosidade. *Revista Árvore*, v.30, p.351-357, 2006.
- CASTRO, Y.; FETCHER, N; FERNÁNDEZ, D.S. Chronic photoinhibition in seedlings of tropical trees. *Physiologia Plantarum*, v.94, p.560-565, 1995.
- CHAPPELLE, E.W.; KIM, M.S. Ratio analysis of reflectance spectra (RARS): an algorithm for a remote estimation of the concentrations of chlorophyll A, chlorophyll B, and carotenoids in soybean leaves. *Remote Sensing of Environment*, v.39, p.239-247, 1992.
- CHAZDON, R.L. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Advances in Ecological Research*, v.18, p.2- 54, 1988.
- CHAZDON, R.L.; PEARCY, R.W. Importance of sunflecks for forest understory plants. *BioScience*, v.41, p.760-766, 1991.
- CLARK, D.A.; CLARK, D.B. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rainforest. *Ecological Monographs*, v.62, p.315-344, 1992.
- CLARK, D.A.; CLARK, D.B. Climate-induced annual variation in canopy tree growth in a Costa Rican tropical rain forest. *Journal of Ecology*, v.82, p.865-872, 1994.
- CLARK, D.B.; PALMER, M.; CLARK, D.A. Edaphic factors and the landscape-scale distribution of tropical rain forest trees. *Ecology*, v.80, p.2662-2675, 1999.
- CLARK, D.A.; CLARK, D.B. Getting to the canopy: Tree height growth in a neotropical rain forest. *Ecology*, v.82, p.1460-1472, 2001.
- CLARK, D.B.; OLIVAS, P.C.; OBERBAUER, S.F.; CLARK, D.A.; RYAN, M.G. First direct landscape-scale measurement of tropical rain forest leaf area index, a key driver of global primary productivity. *Ecology Letters*, v.11, p.163-172, 2008.
- COLEY, P.D. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia*, v.74, p.531-536, 1988.

- DALE, J. E. The control of leaf expansion. *Annual Review of Plant Physiology*, v. 39, p. 267-295, 1988.
- DALLING, J.W.; LOVELOCK, C.E.; HUBBEL, S.P. Growth responses of seedlings of two neotropical pioneer species to simulated forest gap environments. *Journal of Tropical Ecology*, v.15, p.827-839, 1999.
- DIAS, D.P.; MARENCO, R.A. Photoinhibition of photosynthesis in *Mimosa guianensis* and *Swietenia macrophylla* inferred by monitoring the initial fluorescence. *Photosynthetica*, v.44, p.235-240, 2006.
- DOUGHTY, C.E.; GOULDEN, M.L.; MILLER, S.D.; DA ROCHA, H.R. Circadian rhythms constrain leaf and canopy gas exchange in an Amazonian forest. *Geophysical Research Letters*, v.33, p.1-5, (L15404, doi: 10.1029/2006GL026750), 2006.
- EPSTEIN, E. *Mineral nutrition of plants: principles and perspectives*. New York, John Wiley and Sons, 1972, 412p.
- EVANS, J.R. Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Physiology*, v.72, p.297-302, 1983.
- EVANS, J.R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia*, v.78, p.9-19, 1989.
- FALKOWSKI, P.; SCHOLES, R.J.; BOYLE, E.; CANADELL, J.; CANFIELD, D.; ELSER, J.; GRUBER, N.; HIBBARD, K.; HOGBERG, P.; LINDER, S.; MACKENZIE, F.T.; MOORE, B.; PEDERSEN, T.; ROSENTHAL, Y.; SEITZINGER, S.; SMETACEK, V.; STEFFEN, W. The global carbon cycle: a test of our knowledge of earth as a system. *Science*, v.290, p.291-296, 2000.
- FARQUHAR, G.D. Feedforward responses of stomata to humidity. *Australian Journal of Plant Physiology*, v.5, p.787-800, 1978.
- FEELEY, K.J.; WRIGHT, J.S.; NUR SUPARDI, M.N. ; KASSIM, A.R. ; STUART, J.D. Decelerating growth in tropical forest trees. *Ecology Letters*, v.10, p.461-469, 2007.
- FELLER, U.; CRAFTS-BRANDNSER, S.J.; SALVUCCI, M.E. Moderately high temperatures inhibit ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) activase mediated activation of Rubisco. *Plant Physiology*, v.116, p.539-546, 1998.
- FETCHER, N.; OBERBAUER, S.F.; CHAZDON, R.L. Physiological ecology of plants. In *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*, Mcdade,

- L.A.; Bawa, K.S.; Hespdenheide, H.A.; Hartshorn, G.S. (Eds.). The University of Chicago Press, London, 1994, 486p.
- GABRIELSEN, E. K. Effects of different chlorophyll concentrations on photosynthesis in foliage leaves. *Physiologia Plantarum*, v.1, p.5-37, 1948.
- GIFFORD, R.M.; EVANS, L.T. Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. *Annual Review of Plant Physiology*, v.32, p.485-509, 1981.
- GIVNISH, T. J. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, v.15, p.63-92, 1988.
- GOVINDJEE. 63 Years since Kautsky - Chlorophyll-a fluorescence. *Australian Journal of Plant Physiology*, v.22, p.131-160, 1995.
- HABERMANN, H.M. Evidence for two photoreactions and possible involvement of phytochrome in light-dependent stomatal opening. *Plant Physiology*, v.51, p.543-548, 1973.
- HIKOSAKA, K.; TERASHIMA, I. A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C₃ plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant, Cell and Environment*, v.18, p.605-618, 1995.
- HIKOSAKA, K. Interspecific difference in the photosynthesis–nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. *Journal of Plant Research*, v.117, p.481-494, 2004.
- HIKOSAKA, K. Nitrogen partitioning in the photosynthetic apparatus of *Plantago asiatica* leaves grown under different temperature and light conditions: similarities and differences between temperature and light acclimation. *Plant and Cell Physiology*, v.46, p. 1283-1290, 2005.
- HSIAO, T.C.; ALLAWAY, W.G.; EVANS, L.T. Action spectra for guard cell R_b⁺ uptake and stomatal opening in *Vicia faba*. *Plant Physiology*, v.51, p.82-88, 1973.
- HOLMES G.M.; KLEIN W.H. Photocontrol of dark circadian rhythms in stomata of *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Physiology*, v.82, p.28-33, 1986.
- HUETE, A.R.; DIDAN, K.; SHIMABUKURO, Y.E.; RATANA, P.; SALESKA, S.R.; HUTYRA, L.R.; YANG, W.Z.; NEMANI, R.R.; MYNENI, R. Amazon rainforests green-up with sunlight in dry season. *Geophysical Research Letters*, v.33, p.1-4, (L06405, doi:10.1029/2005GL025583), 2006.
- INMET, 2008. Clima (www.inmet.gov.br/clima). Acesso: 15/11/08.

- KAISER, H.; KAPPEN, L. *In situ* observation of stomatal movements and gas exchange of *Aegopodium podagraria* L. in the understorey. *Journal of Experimental Botany*, v.51, p.1741-1749, 2000.
- KING, D.A. Influence of light level on the growth and morphology of saplings in a Panamanian forest. *American Journal of Botany*, v.81, p.948-957, 1994.
- KOK, B. On the inhibition of photosynthesis by intense light. *Biochimica et Biophysica Acta*, v.21, p.234-244, 1956.
- KRAUSE, G.H.; WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basis. *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, v.42, p.313-49, 1991.
- KRAUSE, G.H.; VIRGO, A.; WINTER, K. High susceptibility to photoinhibition of young leaves of tropical forest trees. *Planta*, v.197, p.583-591, 1995.
- KRUGER, E.L.; VOLIN, J.C. Reexamining the empirical relation between plant growth and leaf photosynthesis. *Functional Plant Biology*, v. 33, p. 421-429, 2006.
- KUMAR, A.; TURNER, N.C.; SINGH, D.P.; SINGH, P.; BARR, M. Diurnal and seasonal patterns of water potential, photosynthesis, evapotranspiration and water use efficiency of clusterbean. *Photosynthetica*, v.37, p.601-607, 1999.
- KURSAR, T.A.; COLEY, P.D. Contrasting modes of light acclimation in two species of the rainforest understory. *Oecologia*, v.121, p.489-498, 1999.
- LARCHER, W. *Ecofisiologia vegetal*. Editora Rima, São Carlos, 2000, 531p.
- LAWLOR, D.W., CORNIC, G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment*, v.25, p.275-294, 2002.
- LUGG, D.G.; SINCLAIR, T.R. Seasonal changes in photosynthesis of field-grown soybean leaflets. 2. Relation to nitrogen content. *Photosynthetica*, v.15, p.138-144, 1981.
- MARENCO, R. A.; VIEIRA, G. Specific leaf area and photosynthetic parameters of tree species in the forest understory as a function of the microsite light environment in Central Amazonia. *Journal of Tropical Forest Science*, v.17, p. 265-278, 2005.
- MARENCO, R. A.; SIEBKE, K.; FARQUHAR, G. D.; BALL, M. C. Hydraulically based stomatal oscillations and stomatal patchiness in *Gossypium hirsutum*. *Functional Plant Biology*, v.33, p.1103-1113, 2006.

- MARENCO, R.A.; LOPES, N.F. *Fisiologia Vegetal: fotossíntese, respiração, relações hídricas nutrição mineral*. 3ª ed, Editora UFV, Minas Gerais, 2009, 486p.
- MARTÍNEZ, D.E.; GUIAMET, J.J.G. Distortion of the SPAD 502 chlorophyll meter readings by changes in irradiance and leaf water status. *Agronomie*, v.24, p.41-46, 2004.
- MARUYAMA, Y.; NAKAMURA, S.; MARENCO, R.A.; VIEIRA, G.; SATO, A. Photosynthetic traits of seedlings of several tree species in an Amazonian forest. *Tropics*, v.14, p.211-219, 2005.
- MAXWELL, K.; JOHNSON, G.N. Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, v.51, p.659-668, 2000.
- MCMILLEN, G.G.; MCCLENDON, J.H. Dependence of photosynthetic rates on leaf density thickness in deciduous woody plants grown in sun and shade. *Plant Physiology*, v.72, p.674-678, 1983.
- MCWILLIAMS, A.L.C.; ROBERTS, J.M.; CABRAL, O.M.R.; LEITÃO, M.V.B.R.; COSTA, A.C.L.; MAITELLI, G.T.; ZAMPARONI, C.A.G.R. Leaf area index and above-ground biomass of terra firme and adjacent clearings in Amazonia. *Functional Ecology*, v.7, p.310-317, 1993.
- MOLION, L.C.B. Micrometeorology of an Amazonian rain forest. In: *The geophysics of Amazonia: Vegetation and Climate Interactions*. In: Dickinson, R.E. (Eds.) New York, John Wiley and Sons-The United Nations University, p.255-272, 1987.
- MOONEY, H.A.; FIELD, C.; YANES, C.V.; CHU, C. Environmental controls on stomatal conductance in a shrub of the humid tropics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v.80, p.1295-1297, 1983.
- MOONEY, H.A.; CHU, C. Stomatal responses to humidity of coastal and interior populations of a Californian shrub. *Oecologia*, v.57, p.148-150, 1983.
- MÜLLER, P.; LI, X.P.; NIYOGI, K.K. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant Physiology*, v.125, p.1558-1566, 2001.
- MYNENI, R.B.; YANG, W.; NEMANI, R.R.; HUETE, A.R.; DICKINSON, R.E.; KNYAZIKHIN, Y.; DIDAN, K.; FU, R.; JUAREZ, R.I.N.; SAATCHI, S.S.; HASHIMOTO, H.; ICHII, K. SHABANOV, N.V.; TAN, B.; RATANA, P.; PRIVETTE, J.L.; MORISETTE, J.T.; VERMOTE, E.F.; ROY, D.P.; WOLFE, R.E.; FRIEDL, M.A.; RUNNING, S.W.; VOTAVA, P.; EL-SALEOUS, N.; DEVADIGA, S.; SU, Y.; SALOMONSON, V.V. Large seasonal swings in leaf

- area of Amazon rainforests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v.104, p.4820-4823, 2007.
- NIINEMETS, Ü. Research review components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytology*, v.144, p.35-47, 1999.
- NIINEMETS, Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, v.82, p.453-469, 2001.
- OGUCHI, R.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees. *Plant, Cell and Environment*, v.28, p.916-927, 2005.
- ÖQUIST, G.; CHOW, W.S.; ANDERSON, J.M. Photoinhibition of photosynthesis represents a mechanism for the long-term regulation of photosystem II. *Planta*, v.186, p.450-460, 1992.
- OSMOND, C.B. What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. In: Baker, N.R.; Bowyer, J.R. (Eds). *Photoinhibition of photosynthesis: from molecular mechanisms to the field*. BIOS Scientific Publishers Ltd, Oxford. p.1-24, 1994.
- OSONE, Y.; ISHIDA, A.; TATENO, M. Correlation between relative growth rate and specific leaf area requires associations of specific leaf area with nitrogen absorption rate of roots. *New Phytologist*, v.179, p.417-427, 2008.
- PARK, S.Y.; FURUKAWA, A. Photosynthetic and stomatal responses of two tropical and two temperate trees to atmospheric humidity. *Photosynthetica*, v.36, p.181-186, 1999.
- PEARCY, R.W. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, v.41, p.421-453, 1990.
- PHILLIPS, O.L.; MALHI, Y.; HIGUCHI, N.; LAURENCE, W.F.; NÚÑEZ, P.V.; VÁSQUEZ, R.M.; LAURENCE, S.G.; FERREIRA, L.V.; STERN, M.; BROWN, S.; GRACE, J. Change in the carbon balance of tropical forest: Evidence from long-term plots. *Science*, v.282, p.439-442, 1998.
- PHILLIPS, O.L.; MALHI, Y.; VINCETI, B.; BAKER, T.; LEWIS, S.L.; HIGUCHI, N.; LAURANCE, W.F.; VARGAS, P.N.; MARTINEZ, R.V.; LAURANCE, S.; FERREIRA, L.V.; STERN, M.; BROWN, S.; GRACE, J. Changes in growth of

- tropical forests: Evaluating potential biases. *Ecological Applications*, v.12, p.576-587, 2002.
- POORTER, H.; EVANS, J.R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia*, v.116, p.26-37, 1998.
- POORTER, L.; ARETS, E. Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant Ecology*, v.166, p.295-306, 2003.
- POSPÍSILOVÁ, J.; SANTRUCEK, J. Stomatal patchiness. *Biologia Plantarum*, v.36, p.481-510, 1994.
- RASCHKE, K. Movements using turgor mechanisms: movements of stomata. In: Haupt, W.; Feinleib, M.E. (Ed.). *Physiology of movements: Encyclopedia of plant physiology*; Berlin, Springer-Verlag, p.383-441, 1979.
- REICH, P.B.; WALTERS, M.B.; ELLSWORTH, D.S. Leaf lifespan in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, v.62, p.365-392, 1992.
- REICH, P.B.; ELLSWORTH, D.S.; UHL, C. Leaf carbon and nutrient assimilation and conservation in species of differing successional status in an oligotrophic Amazonian forest. *Functional Ecology*, v.9, p.65-76, 1995.
- REICH, P.B.; ELLSWORTH, D.S.; WALTERS, M.B. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology*, v.12, p.948-958, 1998.
- REICH, P.B.; ELLSWORTH, D.S.; WALTERS, M.B.; VOSE, J.M.; GRESHAM, C.; VOLIN, J.C.; BOWMAN, W. Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology*, v.80, p.1955-1969, 1999.
- RUSSELL, A.W.; CRITCHLEY, C.; ROBINSON, S.A.; FRANKLIN, L.A.; SEATON, G.G.R.; CHOW, W.S.; ANDERSON, J.M.; OSMOND, C.B. Photosystem II

- regulation and dynamics of the chloroplast D₁ protein in *Arabidopsis* leaves during photosynthesis and photoinhibition. *Plant Physiology*, v.107, p.943-952, 1995.
- RYAN, M.G.; YODER, B.J. Hydraulic limits to tree height and tree growth. *Bioscience*, v. 47, p.235-242, 1997.
- SALATI, E. O clima atual depende da floresta. In Salati, E. (Ed.). *Amazônia: desenvolvimento, integração e ecologia*. Brasiliense, São Paulo, p.15-44, 1983.
- SALISBURY, F.B.; ROSS, C.W. *Plant Physiology*, 4^{ed}. Belmont, CA:Wadsworth Publishing, 1992, p.682.
- SCHULZE, E.D.; HALL, A.E. Stomatal responses. water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments. In: Lange. O.L.; Nobel. P.S.; Osmond. C.B.; Ziegler, H. (eds.). *Physiological Plant Ecology II*. Berlin, Springer-Verlag, v.12B, p.181-230, 1982.
- SHIMAZAKI, K. I.; DOI M.; ASSMANN, S. M.; KINOSHITA, T. Light regulation of stomatal movement. *Annual Review Plant Biology*, v.58, p.219-247, 2007.
- SIMONNEAU, T.; HABIB, R.; GOUTOULY, J.P.; HUGUET, J.G. Diurnal changes in stem diameter depend upon variations in water-content: direct evidence in peach-trees. *Journal of Experimental Botany*, v.44, p.615-621, 1993.
- TANG, Y. Light. In: PRASAD, M. N. V. *Plant Ecophysiology*. New York, John Wiley and Sons, p.3-40, 1997.
- TINOCO-OJANGUREN, C.; PEARCY, R.W. A comparison of light quality and quantity effects on the growth and steady-state and dynamic photosynthetic characteristics of three tropical tree species. *Functional Ecology*, v.9, p. 222-230, 1995.
- UEDA, M.; SHIBATA, E. Diurnal changes in branch diameter as indicator of water status of Hinoki cypress *Chamaecyparis obtusa*. *Trees*, v.15, p.315-318, 2001.
- VALLADARES, F.; PEARCY, R.W. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell and Environment*, v.20, p.25-36, 1997.
- VIEIRA, S., TRUMBORE, S., CAMARGO, P.B., SELHORST, D., CHAMBERS, J.Q., HIGUCHI, N. Slow growth rates of Amazonian trees: consequences for carbon cycling. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v.102, p.18502-18507, 2005.
- ZOTZ, G.; WINTER, K. Photosynthesis of a tropical canopy tree, *Ceiba pentandra*, in a lowland forest in Panama. *Tree Physiology*, v.14, p.1291-1301, 1994.

- WRIGHT, I.J.; CANNON, K. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. *Functional Ecology*, v.15, p.351-359, 2001.
- YUN, J.I.; TAYLOR, S.E. Adaptive implications of leaf thickness for sun-grown and shade-grown *abutilon-theophrasti*. *Ecology*, v.67, p.1314-1318, 1986.

ANEXO – ANOVA

Tabela 1 A – Valores de gl (graus de liberdade), F (Fisher) e significância das variáveis analisadas no estudo em função das épocas (época) e das espécies (Spp). ns: não significativo, *: significativo ($P \leq 0,05$) e **: altamente significativo ($P \leq 0,01$).

Variáveis	gl (efeito, resíduo)	Valor F	Variáveis	gl (efeito, resíduo)	Valor F
<i>A_{max}</i>			Incremento altura		
Época	1,77	6,6*	Época	1,408	2,5 ^{ns}
Spp	9,77	1,9 ^{ns}	Spp	9,408	0,7 ^{ns}
Spp x época	9,77	0,9 ^{ns}	Spp x época	9,408	1,3 ^{ns}
<i>A_{pot}</i>			Incremento diâmetro		
Época	1,77	2,8 ^{ns}	Época	1,408	1,7 ^{ns}
Spp	9,77	1,0 ^{ns}	Spp	9,408	0,9 ^{ns}
Spp x época	9,77	0,4 ^{ns}	Spp x época	9,408	1,5 ^{ns}
<i>g_s [380]</i>			<i>F_v/F_m</i>		
Época	1,77	1,4 ^{ns}	Época	1	0,2 ^{ns}
Spp	9,77	2,7**	Spp	9	1,4 ^{ns}
Spp x época	9,77	0,9 ^{ns}	Spp x época	9	1,2 ^{ns}
<i>g_s [2000]</i>			Clorofila <i>a</i>		
Época	1,77	0,3 ^{ns}	Época	1,77	30,4**
Spp	9,77	3,0**	Spp	9,77	4,7**
Spp x época	9,77	0,8 ^{ns}	Spp x época	9,77	1,3 ^{ns}
FCV			Clorofila <i>b</i>		
Época	1,77	14,4**	Época	1,77	18,4**
Spp	9,77	1,0 ^{ns}	Spp	9,77	2,0*
Spp x época	9,77	0,9 ^{ns}	Spp x época	9,77	2,0*
IAF			Carotenóide		
Época	1,77	15,1**	Época	1,77	9,9**
Spp	9,77	10,7 ^{ns}	Spp	9,77	2,2*
Spp x época	9,77	1,4 ^{ns}	Spp x época	9,77	0,8 ^{ns}

Continuação Anexo Anova

Tabela 1 A - Continuação

AFE			Variáveis coletadas em uma só época		
Época	1,77	0,1 ^{ns}	Nitrogênio		
Spp	9,77	5,3**	Spp	9,89	9,1**
Spp x época	9,77	0,3 ^{ns}	Espessura fresca		
Clorofila total			Spp	9,89	12,5**
Época	1,77	29,5**	Espessura seca		
Spp	9,77	2,7**	Spp	9,89	7,1**
Spp x época	9,77	2,2*			
Clorofila <i>a/b</i>					
Época	1,77	5,3*			
Spp	9,77	4,8**			
Spp x época	9,77	1,7 ^{ns}			
Clorofila/carotenóide					
Época	1,77	3,0*			
Spp	9,77	3,8**			
Spp x época	9,77	1,7			

A_{max} – fotossíntese máxima

A_{pot} – fotossíntese potencial

g_s – condutância estomática

IAF – índice de área foliar

FCV – fração de céu visível

AFE – área foliar específica